

José JOSÉ DOMINGOS RIBEIRO NETO

INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM FLORESTAS FRAGMENTADAS: QUAL A
RELAÇÃO ENTRE ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS E O RELAXAMENTO
DO CONTROLE BASE-TOPO DAS FORMIGAS CORTADEIRAS (FORMICIDAE:
ATTINI)?

RECIFE, 2009

JOSÉ DOMINGOS RIBEIRO NETO

INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM FLORESTAS FRAGMENTADAS: QUAL A
RELAÇÃO ENTRE ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS E O RELAXAMENTO
DO CONTROLE BASE-TOPO DAS FORMIGAS CORTADEIRAS
(FORMICIDAE: ATTINI)?

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-graduação
em biologia Vegetal da
Universidade Federal de
Pernambuco, como parte dos
requisitos para obtenção do
grau de mestre.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Inara Roberta Leal

RECIFE, 2009

Ribeiro Neto, José Domingos

Interações ecológicas em florestas fragmentadas: qual a relação entre estresse hídrico em plantas e o relaxamento do controle base-topo das formigas cortadeiras (FORMICIDAE: ATTINI)?/ José Domingos Ribeiro Neto. – Recife: O Autor, 2009.

83 folhas : il., fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas. Biologia Vegetal, 2009.

Inclui bibliografia e anexo

- 1. Fragmentação na paisagem 2. Saúva (Formiga) 3. Ecologia florestal I. Título.**

577.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2011-234

JOSÉ DOMINGOS RIBEIRO NETO

INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM FLORESTAS FRAGMENTADAS: QUAL A
RELAÇÃO ENTRE ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS E O RELAXAMENTO
DO CONTROLE BASE-TOPO DAS FORMIGAS CORTADEIRAS
(FORMICIDAE: ATTINI)?

Dissertação submetida à banca examinadora:

Orientadora:

Prof^a Dr^a Inara Roberta Leal (Departamento de Botânica – UFPE)

Membros titulares

Prof. Dr. Heraldo Luís Vasconcelos (Instituto de Biologia – UFU)

Dr. Jean Carlos Santos (Bolsista DCR/CNPq – UFPE)

Membros suplentes

Prof^a Dr^a Cibele Cardoso de Castro (Departamento de Biologia – UFRPE)

Prof. Dr. Marcelo Francisco Pompelli (Departamento de Botânica – UFPE)

*A todos aqueles que se
dignam a ensinar. A todos
os que se dignam a
aprender.*

AGRADECIMENTOS

À Inara Leal, pela confiança, desde sempre depositada, pelos ensinamentos e pela paciência (que deverá ser redobrada para a próxima etapa...).

Ao Sebastian Meyer e Rayner Wirth, por ajudarem sempre.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Alemão de Pesquisa Científica (DFG) pelo apoio financeiro ao projeto.

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedida.

Ao Prof. Antonino (DEN/UFPE) pela solicitude e bom grado com que ajuda as pessoas.

À Prof^a Jarcilene Almeida-Cortêz, pela prontidão com que disponibilizou seu equipamento.

Aos professores da universidade, em especial, Marcelo Tabarelli, Cecília Costa, Mauro Guida, Ariadna Lopes e André Santos, pelos conselhos dados durante o curso.

Aos amigos Laura Leal e Bruno Pinho, sem os quais não teria terminado este trabalho.

Ao Bruno Rafael, pela análise química das folhas.

À coordenação do PPGBV, pela dedicação ao bom funcionamento do programa.

À Ercília Lima, por suportar-me consecutivamente em minhas loucuras e devaneios musicais e profissionais, e nunca me abandonar. Nunca.

À minha família.

Ao George “vá lá, você num é meu brother!” e ao Joel Queiroz pela irmandade que desenvolvemos.

Aos amigos jatrophianos Mateus Caucaia, Mércia, Milena, Wanessa, Leni, Anacy, Danielle “Dark” Gomes, Gabriel e Luís, por fazerem mais suave a minha chegada em Recife e na UFPE.

Às irmãs e irmãos de orientação: Wal, Mané, Verinha, Laura, Bruno, Marcos, Elaine, Talita, Poli, André e Úrsula, pela ótima convivência no LIPA.

A todos os companheiros em Serra Grande: Eric, Mané, Elaine, Biu, Patriota, Gleici, Drica, Wil, Cecília e Gilcean Jones, pelas agradáveis refeições coletivas e pelo auxílio na dura missão de extinguir de Coimbra as garrafas de cachaça.

Aos amigos Marinalva e Caetano, por nos tirarem dos apuros em que nos metemos.

Aos compositores e intérpretes cuja musicalidade embalou o trabalho na base de Coimbra. Certamente, fizeram essas horas terem menos que sessenta minutos.

A todos professores e professoras que tive durante todo o meu processo de educação, seja educação formal ou informal.

Aos incríveis moradores de Coimbra que, apesar de tudo o que suportam, ainda conseguem nos ajudar muito! Obrigado, Ná, Pato, Jáí, Mininha, Ninha e todos!

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	V
ÍNDICE.....	VII
LISTA DE TABELAS	VIII
LISTA DE FIGURAS.....	IX
APRESENTAÇÃO	10
REVISÃO DE LITERATURA.....	12
BIBLIOGRAFIA	23
MANUSCRITO A SER ENVIADO AO JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY	39
RESUMO	41
ABSTRACT	42
INTRODUÇÃO	43
MATERIAL E MÉTODOS	45
<i>Local de estudo</i>	45
<i>Espécies focais</i>	46
<i>Análise de dados</i>	50
RESULTADOS	50
<i>Preferência alimentar de Atta sexdens</i>	51
DISCUSSÃO	52
AGRADECIMENTOS	55
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
CONCLUSÃO	78
ANEXO – INSTRUÇÕES PARA AUTORES NO PERIÓDICO JOURNAL OF TOPICAL ECOLOGY.....	80

LISTA DE TABELAS

TABELA 1: RESULTADOS DA ANÁLISE DE CO-VARIÂNCIA APLICADA SOBRE O CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA NAS FOLHAS DE MICONIA PRASINA, OCOTEA GLOMERATA, TAPIRIRA GUIANENSIS E TOVOMITA BREVISTAMINEA NA FLORESTA DE COIMBRA, EM ALAGOAS – BRASIL. O MODELO APRESENTOU UM R ² AJUSTADO DE 0,39 (p<0,0001). G.L. – GRAUS DE LIBERDADE; SQ – SOMA DOS QUADRADOS; F – ESTATÍSTICA F DE FISHER; P – VALOR DE P.....	71
TABELA 2: CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (MÉDIA ± DP) EM QUATRO ESPÉCIES DE PLANTAS E NAS QUATRO ORIENTAÇÕES DE BORDA NA FLORESTA DE COIMBRA, ALAGOAS – BRASIL. DIFERENÇAS SIGNIFICATIVAS NOS TESTES <i>A POSTERIORI</i> ENTRE AS ESPÉCIES E ORIENTAÇÕES DE BORDA CONSIDERADAS SÃO INDICADAS POR LETRAS DIFERENTES.	72
TABELA 3: RESULTADOS DOS BIOENSAIOS PARA PREFERÊNCIA ALIMENTAR DE DUAS ESPÉCIES DE ATTA (A. SEXDENS AND A. CEPHALOTES) E UM TOTAL DE SEIS ESPÉCIES DE PLANTAS DIFERENTES EM COIMBRA, ALAGOAS – BRASIL. OS VALORES DADOS SÃO O ÍNDICE DE ACEITABILIDADE MÉDIA (IAM, ± DESVIO PADRÃO) E A ÁREA FOLIAR MÉDIA (CM ² , ± DESVIO PADRÃO) REMOVIDA DE PLANTAS CONTROLE VIGOROSAS E PLANTAS SUBMETIDAS A ESTRESSE HÍDRICO (ESTRESSADO) E OS RESULTADOS DOS TESTES-T PAREADO DE STUDENT (D.F., T E VALOR DE P).	73

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1: LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO, COIMBRA, INSERIDA NA PAISAGEM DE SERRA GRANDE, GRUPO DE REMANESCENTES DE MATA ATLÂNTICA PERTENCENTE À USINA SERRA GRANDE S.A., LOCALIZADA ENTRE OS MUNICÍPIOS DE IBATEGUARA E SÃO JOSÉ DA LAJE, ALAGOAS, NO NORDESTE BRASILEIRO.....	75
FIGURA 2: CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (CRA) EM QUATRO ESPÉCIES <i>MICONIA PRASINA</i> , <i>OCOTEA GLOMERATA</i> , <i>TAPIRIRA GUIANENSIS</i> E <i>TOVOMITA BREVISTAMINEA</i> NAS QUATRO ORIENTAÇÕES DE BORDA (LESTE, NORTE, SUL E OESTE; N = 296; G.L. = 3; F = 18,345; p < 0,0001) EM COIMBRA, ALAGOAS – BRASIL. DIFERENÇAS SIGNIFICATIVAS NOS TESTES <i>A POSTERIORI</i> (TESTE DE TUKEY) ENTRE AS ORIENTAÇÕES DE BORDA CONSIDERADAS SÃO INDICADAS POR LETRAS DIFERENTES.....	76
FIGURA 3: DISTÂNCIA E CONTEÚDO RELATIVO DE ÁGUA (N = 296; G.L. = 1; F = 0,467; p = 0.495) PARA <i>MICONIA PRASINA</i> , <i>OCOTEA GLOMERATA</i> , <i>TAPIRIRA GUIANENSIS</i> E <i>TOVOMITA BREVISTAMINEA</i> NAS QUATRO ORIENTAÇÕES DE BORDA EM COIMBRA, ALAGOAS - BRASIL..	77

APRESENTAÇÃO

Além da profunda desigualdade social, a continuidade do ciclo econômico da cana-de-açúcar no litoral nordestino legou ao século XXI uma paisagem altamente fragmentada. A Floresta Atlântica, antes contínua, penetrava no interior até onde o sertão permitia. Atualmente, persiste em pequenos fragmentos isolados, que encerram apenas um subconjunto do que foi sua diversidade biológica original e uma gama de processos biológicos interrompidos que não podem garantir a integridade desses remanescentes (Dean, 1996; Martensen et al., 2008; Reis et al., 2000; Tabarelli et al., 2004).

Esse processo de fragmentação leva, invariavelmente, a um aumento na relação borda/interior para os remanescentes grandes o suficiente para abrigar os dois ambientes, intensificando os efeitos de borda. Nos fragmentos pequenos, inexiste uma área nuclear resguardada das alterações ambientais, consistindo totalmente de áreas perturbadas ou de borda de floresta (Brockerhoff et al., 2008; Fonseca & Joner, 2007; Tabarelli et al., 2008). Os efeitos de borda causam mudanças na abundância das populações, na composição de espécies, riqueza e estrutura das comunidades, nos processos ecológicos e, portanto, no funcionamento dos ecossistemas (Laurance et al., 2002; Murcia, 1995). Sendo assim, a criação de bordas artificiais reduz a capacidade que as florestas têm de reter biodiversidade, biomassa e se recuperarem de distúrbios, o que acarreta uma sucessão ecológica mais lenta, ou, em casos extremos, uma sucessão reversa (i.e., de sistemas maduros para sistemas iniciais (Tabarelli et al., 2008).

Dentre as alterações provocadas pela criação de bordas artificiais, é notadamente documentada a hiperabundância de formigas cortadeiras na zona de borda das florestas (Cherrett, 1989; Farji-Brener, 2001; Vasconcelos & Cherret, 1994; Wirth et al., 2007). Dois eixos complementares de raciocínio explicam essa abundância. Primeiro, é bem documentada a dominância de espécies de plantas pioneiras nesses ambientes (Brockerhoff et al., 2008; Higuchi et al., 2008; Hobbs & Yates, 2003). Essas espécies são mais suscetíveis à herbivoria do que as espécies tardias, pois têm menos defesas químicas e apresentam maior teor de nitrogênio e carbono, o que as faz um recurso de melhor qualidade (Ballhorn et al., 2008; Bidart-

Bouzat & Imeh-Nathaniel, 2008; Fincher et al., 2008; Miller & Woodrow, 2008). A consequência disso para a população de formigas cortadeiras é que nas bordas das florestas existem recursos em maior quantidade e com qualidade superior, causando o relaxamento do controle base-topo das formigas nessas áreas (Hairston et al., 1960; Terborgh et al., 2001; Urbas, 2004).

O segundo eixo, envolve o fato de, em paisagens fragmentadas, populações de predadores e parasitas serem mais suscetíveis às perturbações (Watling & Donnelly, 2006), desaparecendo rapidamente desses ambientes, e de as condições microclimáticas da borda atuarem como filtro, selecionando as espécies que poderão ocorrer nas bordas (McCarthy-Neumann & Kobe, 2008). Em relação às formigas cortadeiras, a literatura reporta menores taxas de ataque por moscas da família Phoridae (Almeida et al., 2008) e uma maior predação de rainhas e ataques aos ninhos em ambientes de borda (Rao, 2000; Terborgh et al., 2001). Esses efeitos advindos da perturbação/fragmentação de florestas tropicais provoca o relaxamento do controle topo-base das formigas (Cherrett, 1989; Farji-Brener, 2001; Fowler et al., 1989; Wirth et al., 2007). Em conjunto, esses efeitos causam a liberação ecológica (Blumenthal, 2006; Rao et al., 2001) das formigas cortadeiras, permitindo seu aumento populacional nas bordas de florestas (Wirth et al., 2007).

Contudo, é necessário um maior refinamento na elucidação do relaxamento desses mecanismos. Desta forma, o objetivo desse trabalho foi fornecer uma explicação complementar à do relaxamento do controle base-topo das formigas cortadeiras em ambientes de borda. Para isso, testamos a hipótese de que as formigas forrageiam preferencialmente sobre indivíduos submetidos a estresse hídrico, que são, segundo a Hipótese do Estresse da Planta (White, 1984), mais palatáveis (Meyer et al., 2006; Vasconcelos & Cherrett, 1996), e teoricamente mais abundantes em ambientes de borda.

REVISÃO DE LITERATURA

PLANTAS E SUAS RELAÇÕES COM HERBÍVOROS

Nas florestas tropicais, as relações evolutivas entre herbívoros e plantas resultaram em uma impressionante variedade de adaptações e interações (Coley & Barone, 1996). Estas adaptações e interações resultaram de uma “corrida armamentista” coevolutiva em que cada modificação evolutiva em um herbívoro que lhe facilita o ataque às plantas enseja uma mudança nas espécies atacadas que lhes aumenta a eficiência da estratégia de defesa (Ehrlich & Raven, 1964).

De fato, na maioria das cadeias tróficas, os herbívoros são os maiores condutores do fluxo de energia entre os produtores e o restante da teia alimentar (Agrawal, 2007). Viver de plantas, entretanto, pode ser uma tarefa difícil, pois os herbívoros estão sujeitos a barreiras físicas e químicas à obtenção de alimento (Santos, 1998). Assim, não é de surpreender que as interações planta-herbívoro levem à evolução de estratégias que permitam às plantas tolerarem herbivoria (Stinchcombe, 2002; Wise & Abrahamson, 2007), e de diversas estratégias para resistir à herbivoria (Agrawal, 2007; Coley & Barone, 1996).

A tolerância à herbivoria consiste na capacidade de o organismo compensar a retirada de biomassa através da produção de mais matéria vegetal ou através de um aumento no *fitness* (Stowe et al., 2000; Wise & Abrahamson, 2005; Wise & Abrahamson, 2007). A literatura cita quatro modelos que descrevem a tolerância à herbivoria. O primeiro modelo é a Hipótese da Otimização pelos Herbívoros - *Herbivore Optimization Hypothesis*-HOH - (McNaughton, 1979). Este modelo afirma que eventos moderados de herbivoria tem um efeito positivo no *fitness* das plantas (Hilbert et al., 1981; McNaughton, 1986a; b). Este modelo geral, embora encontre alguma sustentação (Alward & Joern, 1993; Leriche et al., 2003), é bastante controverso e não traz considerações sobre os efeitos que variáveis ambientais como nível de nutrientes e competição possam ter para a resposta dos vegetais.

O segundo modelo é denominado Modelo da Taxa de Crescimento - *Growth Rate Model*-GRM, descrito em Hilbert et al. (1981). O GRM é um modelo

matemático que prediz diferenças quantitativas na taxa de crescimento relativo dependentes de (1) proporção de tecido perdido e (2) taxa de crescimento relativo da planta antes do evento de desfolha (Hilbert et al., 1981). O modelo indica que a herbivoria provoca um aumento da taxa de crescimento a fim de equiparar ou superar a performance de um indivíduo não cortado. Indivíduos levemente atacados requerem um menor aumento da taxa de crescimento para atingirem o patamar de produtividade de indivíduos não atacados. Adicionalmente, apenas plantas com taxa de crescimento pré-herbivoria abaixo do máximo exibem tal incremento na produção de material vegetal (Alward & Joern, 1993; Hilbert et al., 1981; Wise & Abrahamson, 2007).

O terceiro modelo, a Hipótese do *Continuum* Compensatório - *Continuum Compensatory Hypothesis*–CCH, de Maschinski & Whitham (1989), afirma que a habilidade em compensar herbivoria depende do estado de três variáveis externas (1) o momento da herbivoria (indivíduo jovem ou maduro); (2) a disponibilidade de recursos e (3) o nível de competição (Alward & Joern, 1993; Huhta et al., 2000; Maschinski & Whitham, 1989; Rautio et al., 2005). Sob condições de baixa competição e alto nível de recurso, a habilidade de compensação de herbivoria é alta, diminuindo continuamente até ambientes com alto nível de competição e baixo nível de recursos. Em último caso, em ambientes com muito recurso e pouca competição, o momento em que ocorre a herbivoria pode modular a resposta da planta, com adultos tendo uma menor capacidade de compensar herbivoria (Alward & Joern, 1993; Maschinski & Whitham, 1989).

O quarto e último modelo, o do Recurso Limitante - *Limiting Resource Model*–LRM, é uma tentativa de estender o CCH sem perder sua simplicidade e utilidade (Wise & Abrahamson, 2005). O LRM pode aumentar o entendimento das relações entre recursos para as plantas e tolerância à herbivoria considerando três fatores (1) quais recursos limitam a performance da planta; (2) quais recursos são afetados pelo dano dos herbívoros e (3) como a aquisição do recurso é afetada pelo dano (Wise & Abrahamson, 2005; Wise & Abrahamson, 2007). Este modelo incorpora, ainda, um possível efeito de um recurso que pode tornar-se limitante da performance (ou *fitness*) da planta após o evento de herbivoria, e a predição de maior ou menor tolerância depende dos passos que se poderá seguir no que os autores chamaram de “LRM key” (Wise & Abrahamson, 2007).

A aplicação deste modelo envolve um desenho experimental básico onde a performance da planta é observada em quatro situações que variam entre os extremos de alta herbivoria e alto nível de recurso até baixo nível de recurso e baixa herbivoria. Como este é um modelo ainda muito recente, não passou por suficientes testes científicos. Apenas um artigo foi encontrado em que se aplicou o modelo (Wise & Abrahamson, 2008), sendo que os autores relatam a concordância dos resultados com o LRM. Os mesmos autores, em revisões anteriores, reportam a aplicabilidade de exemplos da literatura ao LRM (Huhta et al., 2000; Maschinski & Whitham, 1989; Wise & Abrahamson, 2005; Wise & Abrahamson, 2007).

O rápido crescimento, essencial à tolerância à herbivoria, é típica em organismos pertencentes aos estádios sucessionais iniciais. As espécies componentes de estádios sucessionais tardios nas florestas tropicais têm crescimento lento e exibem uma série de mecanismos de defesa químicos (metabólitos secundários e baixo valor nutricional) e físicos (alto teor de fibras e dureza) que as auxilia a resistir à herbivoria tornando-as menos palatáveis e nutritivas que espécies iniciais (Agrawal, 2007; Coley, 1983). Além disso, algumas estratégias ecológicas podem ser relacionadas com a resistência à herbivoria, tais como sincronia de produção de folhas, provocando a saciedade dos herbívoros e diluindo o dano entre muitos indivíduos de plantas, e a produção de folhas em épocas do ano em que os herbívoros estão mais raros (Coley, 1983). Provavelmente, devido relações custo-benefício em termos energéticos, uma espécie em particular exibe apenas um subconjunto do leque de mecanismos de defesa que possui (Agrawal, 2006; Kursar & Coley, 2003).

As defesas físicas consistem, basicamente, na produção de folhas rígidas ou com pêlos e espinhos, as quais os herbívoros não podem cortar (Farji-Brener, 2007; Folgarait & Davidson, 1994). Os mecanismos químicos têm efeitos repelentes e/ou deterrentes da atividade dos insetos ou são inibidores enzimáticos da digestão (Farji-Brener, 2001; Folgarait & Davidson, 1994; Lebreton & Gallet, 2007; Nichols-Orians, 1991; Santos, 1998). Estes metabólitos secundários, em geral, pertencem às classes de taninos, compostos fenólicos, terpenóides e alcalóides (Agrawal, 2006; Kursar & Coley, 2003). As defesas biológicas envolvem a produção de algum mecanismo que mantenha inimigos naturais de seus herbívoros por perto da planta que o possui. Esses mecanismos incluem a disponibilização de domáceas, produção nectários extra-florais e corpos nutritivos e produção de compostos voláteis atrativos a predadores dos

herbívoros (Folgarait & Davidson, 1994; Olson et al., 2008; Pulice & Packer, 2008). Assim, herbívoros, em especial os insetos, devem escolher as plantas sobre as quais vão forragear seguindo, primeiramente, um critério físico (folhas as quais conseguem ter acesso), depois um químico e/ou biológico (menor conteúdo de defesas químicas) (Santos, 1998). Além disso, dentro de uma mesma espécie há indivíduos ou situações preferidas pelos herbívoros (Coley, 1983; Fincher et al., 2008; Meyer et al., 2006; Price, 1991; White, 1984).

Para explicar os padrões de herbivoria entre indivíduos, T. White, em 1984, cunhou a Hipótese do Estresse da Planta (White, 1984). Neste artigo, o autor reuniu um grande número de evidências que sustentaram a afirmação de que plantas submetidas a diversas condições estressantes são preferencialmente usadas por herbívoros. Segundo essa idéia, indivíduos submetidos a condições estressantes (temperatura inapropriada, estresse hídrico, déficit nutricional, poluentes e radiação) têm seu metabolismo alterado (Lawlor, 2002; Volaire & Thomas, 1995). Isto causa a degradação de proteínas, acúmulo de aminoácidos (prolina especialmente) e carboidratos não-estruturais. Concentrar esses osmólitos aumenta-lhes a capacidade de absorção de água e nutrientes (Joern & Mole, 2005; Meyer et al., 2006) e, conseqüentemente, a herbivoria.

Por outro lado, P. Price, nos anos noventa, apresentou uma explicação alternativa à de T. White. Segundo Price, os indivíduos (ou parte deles) que com crescimento mais vigoroso experimentam maior grau de herbivoria (Price, 1991). A preferência por indivíduos ou ramos mais vigorosos, segundo ele, era devida ao fato de estes indivíduos apresentarem maior disponibilidade de nitrogênio e carbono nos tecidos em decorrência do metabolismo mais acelerado em comparação com os menos indivíduos ou ramos menos vigorosos.

Estas duas teorias não são mutuamente exclusivas. Na verdade, são os dois extremos de um *continuum* de respostas que depende da espécie de herbívoro e de planta em questão (White, 2009). Por exemplo, em uma meta-análise considerando essas duas hipóteses, Huberty & Denno (2004) demonstraram efeitos negativos do estresse hídrico na performance de insetos minadores, enquanto alguns grupos de insetos mastigadores foram positivamente afetados.

Os diferentes padrões de resposta dos herbívoros à palatabilidade e ao valor nutricional das plantas, estas exercem, certamente, uma influência importante sobre o controle populacional de herbívoros (Price, 1991). Este mecanismo de controle populacional onde o nível trófico inferior exerce grande pressão sobre o efetivo populacional do nível trófico superior é conhecido como mecanismo de controle base-topo (Hairston et al., 1960). De fato, as plantas podem exercer tal controle através de: (1) estratégias de resistência à herbivoria (Ballhorn et al., 2008; Kicklighter & Hay, 2007; Lokvam & Kursar, 2005); (2) redução do teor nutricional dos tecidos (Meyer, 2008) e (3) mortalidade de larvas, em especial para galhadores (Santos et al., 2008b).

Alternativamente, populações de organismos podem ser reguladas pelo controle topo-base (Murdoch, 1966), ou seja, a população de um nível trófico é controlada pelo nível trófico imediatamente superior. Assim, predadores controlariam as populações de presas, parasitas as de seus hospedeiros e herbívoros as de plantas (Hamilton et al., 2001; Terborgh et al., 2001). Os mecanismos de controles populacionais, embora aparentemente contradigam um ao outro, são complementares e, conjuntamente, têm uma capacidade de explicação de situações mais acurada que se considerados separadamente (Almeida et al., 2008; Urbas, 2004; Urbas et al., 2007b; Wirth et al., 2007). Atualmente, essa rede de teorias vem sendo utilizada para explicar o aumento da população de herbívoros em ambientes perturbados, em especial em paisagens fragmentadas (Almeida et al., 2008; Rao, 2000; Rao et al., 2001; Terborgh et al., 2006; Urbas et al., 2007b).

As explicações para este fenômeno envolvem, principalmente, o relaxamento dos controles populacionais base-topo e topo-base, em um processo denominado liberação ecológica (Blumenthal, 2006; Caley et al., 2001; Rao et al., 2001; Wirth et al., 2008a). Considera-se relaxado o controle base-topo em paisagens perturbadas, pois é amplamente conhecido que as condições pós-distúrbio favorecem o estabelecimento de espécies de plantas pioneiras (Girão et al., 2007; Harper et al., 2005; Hobbs & Yates, 2003; Metzger, 2000), que são mais palatáveis e mais nutritivas para herbívoros. Complementarmente, tem-se demonstrado o relaxamento do controle topo-base de herbívoros (Almeida et al., 2008; Darrault, 2005; Faveri et al., 2008). Em ambientes perturbados, a perda de área florestada e alterações nas condições abióticas levam à extinção espécies animais (Brown et al., 1996; Turner, 1996; Watling & Donnelly, 2006) de maneira diferenciada, ou seja, espécies de níveis

tróficos mais altos (predadores de topo; Kruess & Tschardtke, 1994; Thies et al., 2008) e outras espécies que possuem estreitos requerimentos de habitat) extinguem-se mais rapidamente que espécies de níveis tróficos mais baixos (plantas e herbívoros, por exemplo). Assim, herbívoros são liberados da pressão exercida por níveis tróficos acima deles, o que permite o aumento de sua densidade populacional.

Ressalte-se, que, embora a maior parte dos relatos evidenciem uma resposta positiva da abundância e performance de herbívoros à perturbação ambiental, há registros de sua redução em áreas de borda de florestas (Ulyshen et al., 2005; Wirth et al., 2008a). Mas, de modo geral, ambientes perturbados (*e.g.* bordas de florestas) favorecem populações de herbívoros, pois há uma maior quantidade e qualidade de recursos e inexistência da pressão de predadores e parasitóides.

FORMIGAS CORTADEIRAS: OS GRANDES HERBÍVOROS DA TERRA

Os insetos eussociais tem uma grande importância ecológica para os ecossistemas terrestres (Wilson, 1990). Dentre estes, o grupo das formigas (Hymenoptera: Formicidae) é o mais diverso, com 11079 espécies conhecidas e 17997 estimadas (Agosti & Johnson, 2003). As formigas exibem um grande leque de hábitos alimentares, há espécies carnívoras, detritívoras e herbívoras (Hölldobler & Wilson, 1990). Dentre as herbívoras, merecem destaque as formigas cultivadoras de fungos da tribo Attini, família Formicidae. Formigas Attini estão restritas a áreas tropicais e subtropicais do novo mundo, ocorrendo entre as latitudes 40°N e 44°S (Bolton, 1995). Essas formigas têm o hábito (compartilhado com alguns besouros e cupins) de cultivar, dentro do ninho, um jardim de fungos dos quais se alimentam. Os fungos do jardim pertencem, na maioria dos casos, aos gêneros *Leucoagaricus* e *Leucocoprinus*, ambos da família Lepiotaceae (Agaricales: Basidiomycota), e são alimentados pelas formigas com o material vegetal coletado. Os grupos mais basais de Attini alimentam os fungos com matéria orgânica coletada da serapilheira, enquanto os grupos mais derivados (gêneros *Atta* e *Acromyrmex*) alimentam-nos com material vegetal fresco, especialmente folhas, que cortam da vegetação, sendo conhecidas como formigas cortadeiras (Leal & Oliveira, 2000).

A tribo Attini forma um grupo monofilético, sustentando a hipótese de que o hábito simbiote evoluiu uma vez apenas (Schultz & Meier, 1995). Nessa relação, os

fungos decompõem os tecidos vegetais, tornando-os acessíveis às formigas, bem como degradam metabólitos secundários de defesa das plantas. As formigas, por sua vez, proporcionam um ambiente adequado ao desenvolvimento do fungo em termos de substrato de crescimento, livre de competição com outras espécies, chegando, inclusive, a produzir antibióticos eficazes à proteção do fungo (Hölldobler & Wilson, 1990; Mueller et al., 2001).

As formigas cortadeiras são altamente polífas, bem como altamente seletivas (Howard, 1987). Essa alta seletividade é resultado do conteúdo químico dos tecidos (Howard, 1987; Kicklighter & Hay, 2007; Nobel, 1999), rigidez (Nichols-Orians & Schultz, 1989) e valor nutricional dos tecidos vegetais (Inbar et al., 2001; Mueller et al., 2001). Essas características podem interferir na atividade de corte das formigas ou influenciar o desenvolvimento do fungo (Nichols-Orians, 1991; Santos, 1998).

A primeira barreira que as plantas apresentam às formigas é a dureza da planta. Quanto maior o teor de fibras maior a dureza da folha, conseqüentemente, menor a capacidade de corte das formigas (Cherrett, 1972). Em seguida, características químicas das plantas em termos de metabólitos secundários dedicados à defesa anti-herbivoria e teor nutricional das folhas influenciam a escolha das espécies a serem cortadas. Os compostos de defesa das plantas podem ter uma ação repelente ou mesmo tóxica para as formigas (Howard, 1988). Além disso, as formigas satisfazem uma de suas necessidades energéticas para a contração da musculatura relacionada das mandíbulas bebendo a seiva das plantas durante a atividade de corte e durante a manipulação, dentro do ninho, do material coletado. Assim, o teor de carboidratos na seiva possivelmente é uma característica importante durante o processo de seleção por parte das formigas (Quinlan & Cherrett, 1979).

Após a seleção ao nível das operárias envolvidas com a atividade de corte do material vegetal, o fungo cultivado no jardim também influencia a decisão de onde concentrar o esforço de forrageamento. A intimidade da relação entre as formigas cortadeiras e os fungos que elas cultivam permite que as formigas percebam a taxa de crescimento do fungo, selecionem as espécies sobre as quais o fungo atinja maior eficiência no crescimento e produção de hifas e estáfilas, que servem de alimento para a colônia (Rockwood, 1976). Além disso, as formigas podem perceber também que materiais coletados tiveram uma atividade tóxica sobre o jardim de fungos retirá-los

da pilha de materiais que estão sendo metabolizados pelo jardim de fungos (pós-seleção do material coletado; Camargo et al., 2003) após o que passam a exibir o que se chama de rejeição tardia às espécie de planta que apresentam tais efeitos, interrompendo a atividade de corte sobre essas espécies (Herz et al., 2008). Adicionalmente, a colônia permanece exibindo o comportamento de rejeição dessas espécies por vários meses, através de um mecanismo de aprendizado e memória de longo tempo (Saverschek et al., 2010).

Como herbívoros, as formigas cortadeiras tem um papel fundamental na estruturação dos ecossistemas, sendo consideradas os herbívoros dominantes nos em diversos ecossistemas neotropicais, removendo cerca de 15% da produção de folhas nas áreas de forrageamento das colônias (Urbas et al. 2007; Wirth et al. 2003). A poda pelas formigas estimula o crescimento vegetal, a ciclagem de nutrientes e melhora a fertilidade do solo (Wirth et al., 2003). A taxa de herbivoria por saúvas, porém, varia imensamente, sofrendo influência, em especial, do estado de conservação da área (Herz et al., 2007; Rao et al., 2001; Vasconcelos, 1997; Viana et al., 2004; Wirth et al., 2008a). Em florestas maduras, onde há grande porcentagem de espécies tolerantes à sombra, as quais apresentam muitas defesas anti-herbivoria, as formigas apresentam grandes áreas de forrageamento (Urbas et al. 2007). Em paisagens fragmentadas, especialmente em bordas de florestas e em florestas em estágios iniciais de sucessão, onde há grande abundância de plantas pioneiras (Oliveira et al., 2004; Santos et al., 2008a), as formigas cortadeiras apresentam áreas de forrageamento menores (Silva et al., no prelo; Urbas et al., 2007b) o que propicia um aumento na densidade de colônias (Silva et al., no prelo; Wirth et al., 2007).

Além dessas mudanças na área de forrageamento e na densidade, a composição de espécies da comunidade de saúvas também sofre influência do estado de conservação da área. Áreas conservadas na Amazônia Central, por exemplo, exibem baixa densidade das formigas *Atta cephalotes*, *Atta sexdens* e *Acromyrmex hystrix*. Em áreas de regeneração, todavia, as espécies tipicamente presentes são *Atta laevigata* e *Acromyrmex laticeps* (Vasconcelos et al., 2001). Em áreas de Mata Atlântica, as alterações antropogênicas têm causado a substituição da endêmica *Atta robusta* por *Atta sexdens* no sudeste do Brasil (Fowler, 1995; Fowler et al., 1996) e de *A. cephalotes* por *A. sexdens* no nordeste do Brasil (Corrêa et al., 2005). Isso ocorre devido ao comportamento mais oportunista de *A. sexdens* (Vasconcelos & Cherrett,

1990), que permite sua ocorrência em uma ampla gama de habitats, de florestas primárias a plantações (Vasconcelos, 1990; Vasconcelos & Cherrett, 1995), sendo esta espécie, portanto, favorecida pelos efeitos da fragmentação (Fowler, 1995; Meyer, 2008).

Em uma florestas contínuas, as formigas cortadeiras provocam pequenas perturbações que aumentam a heterogeneidade ambiental e de recursos essenciais como luz, nutrientes e até mesmo água, alterando a habilidade competitiva de algumas espécies vegetais (Wirth et al., 2003), ambos processos importantes para a diversidade de espécies em ambientes tropicais (Connell, 1978). Entretanto, em florestas altamente fragmentadas tem sido demonstrado que, ao invés de promoverem heterogeneidade, as formigas cortadeiras ampliam os efeitos negativos associados à criação de bordas (Gascon et al., 2001 para mais detalhes sobre efeitos de borda). Mais especificamente, o aumento na densidade de colônias em bordas (Wirth et al., 2007) e em áreas de floresta secundária (Silva et al., no prelo), associado às altas taxas de herbivoria nessas áreas (Silva et al., no prelo; Urbas et al., 2007b) e à criação das clareiras para o estabelecimento dos ninhos (Corrêa, 2006; Meyer, 2008), faz com que as formigas cortadeiras aumentem a dessecação da floresta (Meyer, 2008), diminuindo a área core dos fragmentos florestais, a qual representa a área de recrutamento para as espécies de árvores da floresta madura.

MATA ATLÂNTICA AO NORTE DO RIO SÃO FRANCISCO – UMA PAISAGEM HIPER-FRAGMENTADA

No vasto conjunto do território intertropical e subtropical brasileiro, destaca-se o corredor norte-sul das matas atlânticas, com feições muito diferenciadas entre si (Ab'Sáber, 2003). Dentre as formações que compõem este corredor está a Mata Atlântica ao Norte do São Francisco, que pode ser dividida em duas regiões: os Brejos nordestinos, inseridos no domínio semi-árido; e o Centro de Endemismo Pernambuco (CEP), compreendendo a Floresta Atlântica costeira ao Norte do rio São Francisco (Silva & Casteleti, 2003; Veloso et al., 1991).

Como em outros ambientes tropicais do mundo, é possível perceber na Mata Atlântica ao Norte do São Francisco evidências das perturbações causadas por povos nativos. Em geral, indícios de extinção de espécies animais facilmente caçáveis e da

prática da coivara em áreas para o estabelecimento de agricultura itinerante são encontrados ao longo de rios e terrenos mais facilmente acessíveis (Dean, 1996; Rolett & Diamond, 2004). Porém, outros eventos da história da humanidade, como a chegada dos portugueses ao Brasil, os ciclos econômicos subsequentes, a revolução industrial do século XVIII e, mais recentemente, a instituição do PROALCOOL, tem maior responsabilidade sobre o atual estado de degradação da Mata Atlântica ao Norte do São Francisco (Dean, 1996; Paula, 2006). Estas pressões antrópicas foram responsáveis por grande parte da perda de habitats e fragmentação florestal, com efeitos extremamente nocivos para a biota em escala local e regional (Aguar-Neto, 2005; Grillo, 2005; Tabarelli et al., 2004).

A fragmentação, ou quebra na continuidade das florestas, é uma resultante da remoção da vegetação para o desenvolvimento das atividades antrópicas e, através de suas consequências bióticas e abióticas, é a principal ameaça à biodiversidade na atualidade (Fischer & Lindenmayer, 2007; Forman, 1995; Oliveira et al., 2008). Inicialmente, a perda de área florestada leva à redução da quantidade de recursos disponíveis em termos de alimento, locais para nidificação e requerimentos territoriais, levando à diminuição dos efetivos populacionais faunísticos, aumentando a probabilidade de extinção de espécies (Ewers & Didham, 2008; Rao et al., 2001; Tabarelli et al., 2004; Watling & Donnelly, 2006).

A defaunação tem reflexos na vegetação, pois o desaparecimento de polinizadores e dispersores de sementes leva a falhas no recrutamento de espécies vegetais, que se tornam extintas algumas décadas depois (Oliveira et al., 2004; Oliveira et al., 2008; Pimentel & Tabarelli, 2004; Silva & Tabarelli, 2001). De fato, para o CEP, tem-se demonstrado falhas na dispersão de grandes sementes, características de espécies climáticas (Pimentel & Tabarelli, 2004; Silva & Tabarelli, 2001), pois os mamíferos de grande porte como a anta, *Tapirus anta* (Perissodactyla: Tapiridae) não mais existem, e nenhum outro elemento da fauna foi capaz de realizar esta função ecológica. Além disso, o desaparecimento de predadores em paisagens perturbadas enseja a liberação do controle topo-base de herbívoros, os quais aumentam muito em densidade (Terborgh et al., 2006; Wirth et al., 2008a). Em uma paisagem de Mata Atlântica hiperfragmentada ao norte do rio São Francisco no Nordeste brasileiro, de fato, isso é bem observável, especialmente nas áreas mais sujeitas aos efeitos de borda, onde a densidade de formigas cortadeiras chega a ser

seis vezes maior que nas áreas nucleares devido à redução da atividade de predadores e parasitóides (redução do controle topo-base; Almeida et al., 2008; Darroult, 2005) e ao relaxamento do controle base-topo provocado pela alta abundância de plantas pioneiras, mais palatáveis e nutritivas (Araújo-Júnior, 2004; Urbas et al., 2007b).

Essas alterações dirigem mudanças na assembléia de árvores nas áreas fragmentadas, fazendo com que as comunidades nas bordas sejam menos diversas e estruturalmente mais simples que comunidades em grandes extensões de florestas contínuas (Melo et al., 2007; Oliveira et al., 2008; Tabarelli et al., 2008). Esses efeitos, porém, não agem sozinhos, atuam sinergeticamente com os efeitos de borda (Tabarelli et al., 2004). Efeitos de borda são resultado da interação entre dois ecossistemas adjacentes, separados por uma transição abrupta, e podem ser de ordem abiótica, biótica direta ou biótica indireta (Murcia, 1995). Os efeitos de borda abióticos são modificações nas condições microclimáticas (umidade, temperatura, regime de ventos e radiação), as quais podem funcionar como filtro, favorecendo ou prejudicando espécies conforme seus requerimentos e tolerância particulares (Booth & Swanton, 2002). Os efeitos bióticos diretos referem-se às modificações na composição de espécies que ocorrem nas comunidades biológicas, como resultado da vulnerabilidade diferencial de cada espécie às perturbações. Por exemplo, espécies de árvores climáticas, boas competidoras em ambientes conservados, rapidamente sucumbem ante as condições alteradas das bordas, pois não resistem ao ambiente mais seco, iluminado e turbulento (Laurance & Curran, 2008; Laurance et al., 2000; Laurance & Yensen, 1991). Por fim, os efeitos bióticos indiretos resultam de modificações nas relações ecológicas entre as espécies que habitam os ambientes submetidos aos efeitos de borda e de como essas comunidades se estruturam. No CEP percebem-se facilmente esses efeitos, por exemplo, a partir das relações de herbivoria entre formigas cortadeiras e suas plantas recurso (Araújo-Júnior, 2004; Costa, 2004; Falcão, 2004; Wirth et al., 2007; Wirth et al., 2008a). Além disso, algumas espécies de plantas adaptadas a ambientes perturbados podem influir na regeneração de outras espécies de plantas, como é o caso de *Attalea oleifera*, uma palmeira que, beneficiada pelos efeitos de borda, provoca redução da riqueza e abundância do banco de plantas sob sua copa (Aguiar-Neto, 2005).

Em suma, a fragmentação dos ecossistemas e a criação de bordas artificiais deprime a habilidade de as florestas neotropicais reterem biodiversidade, biomassa e

nutrientes, qualquer que seja a matriz circundante (Tabarelli et al., 2008). Estas alterações são capazes, inclusive, de frear ou mesmo reverter a sucessão ecológica, o que denota a importância da condução de estudos e geração de conhecimento a fim de orientar as políticas de conservação em florestas fragmentadas (Tabarelli & Gascon, 2005).

BIBLIOGRAFIA

- AB'SÁBER, A. N. 2003. Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas (Segunda edition). Ateliê Editorial, São Paulo. 160 pp.
- AGOSTI, D. & JOHNSON N. F. 2003. La nueva taxonomía de hormigas. Pp. 45-48 in Fernadéz, F. (ed.). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- AGOSTI, D. & JOHNSON N. F. 2005. Antbase. World Wide Web electronic publication. URL: www.antbase.org. Access date: January, 23th 2009.
- AGRAWAL, A. A. 2006. Macroeolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution* 22(2):103-109.
- AGUIAR-NETO, A. V. D. 2005. Efeito de borda e redução de diversidade vegetal: o papel da *Attalea oleifera* Barb. Rodr. (Arecaceae). Pp. 60. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- ALMEIDA, W. R. 2004. Fragmentação florestal: redução no controle da formiga *Atta cephalotes* por moscas parasitóides. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- ALMEIDA, W. R., WIRTH R. & LEAL I. R. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 129(3):251-257.
- ALWARD, R. D. & JOERN A. 1993. Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. *Oecologia* 95(3):358-364.
- APG-II. 2009. Angiosperm Phylogeny Website. Missouri Botanical garden, Missouri.
- ARAÚJO-JÚNIOR, M. V. 2004. Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Pp. 50. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

- ARAÚJO-JÚNIOR, M. V. 2009. Densidade, estrutura e caracterização microclimática de clareiras naturais em áreas de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- BALLHORN, D. J., SCHIWY S., JENSEN M. & HEIL M. 2008. Quantitative Variability of Direct Chemical Defense in Primary and Secondary Leaves of Lima Bean (*Phaseolus lunatus*) and Consequences for a Natural Herbivore. *Journal of Chemical Ecology* 34(10):1298-1301.
- BIDART-BOUZAT, M. G. & IMEH-NATHANIEL A. 2008. Global Change Effects on Plant Chemical Defenses against Insect Herbivores. *Journal of Integrative Plant Biology* 50(11):1339-1354.
- BLUMENTHAL, D. M. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* 9(7):887-895.
- BLUTHGEN, N. & METZNER A. 2007. Contrasting leaf age preferences of specialist and generalist stick insects (Phasmida). *Oikos* 116:1853-1862.
- BOERGER, L., DALZIEL B. D. & FRYXELL J. M. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11(6):637-650.
- BOLTON, B. 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press, Cambridge.
- BOOTH, B. D. & SWANTON C. J. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50(1):2-13.
- BROCKERHOFF, E. G., JACTEL H., PARROTTA J. A., QUINE C. P. & SAYER J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17(5):925-951.
- BROWN, J. H., STEVENS G. C. & KAUFMAN D. M. 1996. The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual review of Ecology and Systematics* 27:597-623.
- BRUNA, E. M., LAPOLA D. M. & VASCONCELOS H. L. 2004. Interspecific variation in the defensive responses of obligate plant-ants: experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia* 138(4):558-565.
- CALEY, M. J., BUCKLEY K. A. & JONES G. P. 2001. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. *Ecology* 82(12):3435-3448.

- CAMARGO, J. L. C. 1993. Variation in soil moisture and air vapour pressure deficit relative to tropical rain forest edges near to Manaus, Brazil. University of Cambridge, Cambridge.
- CAMARGO, J. L. C. & KAPOV V. 1995. Complex edge effects on soil-moisture and microclimate in Central Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205-221.
- CHERRETT, J. M. 1989. Leaf-cutting ants. Pp. 473-486 in Lieth, H. & Werger, M. J. A. (eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystem*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York.
- COLEY, P. D. 1983. Intraspecific Variation in Herbivory on Two Tropical Tree Species. Pp. 426-433. Ecological Society of America.
- COLEY, P. D. 1987. Patterns of Herbivory and Plant Defenses - Why Do Herbivores Prefer Certain Species. *Revista De Biologia Tropical* 35:151-164.
- COLEY, P. D. 1988. Effects of Plant-Growth Rate and Leaf Lifetime on the Amount and Type of Anti-Herbivore Defense. *Oecologia* 74(4):531-536.
- COLEY, P. D. & BARONE J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- COLEY, P. D., BATEMAN L. M. & KURSAR T. A. 2006. The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos* 115(2):219-228.
- COLEY, P. D., BRYANT J. P. & CHAPIN-III F. S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230(4728):895-899.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- 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. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- CORRÊA, M. M., BIEBER A. G. D., WIRTH R. & LEAL I. R. 2005. Ocorrência of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 34(4):695-698.
- COSTA, J. B. D. 2004a. Caracterização e constituição do solo (7 edition). Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa. 527 pp.

- COSTA, Ú. A. S. 2004b. Efeitos da fragmentação na taxa de crescimento das colônias da formiga cortadeira *Atta cephalotes* num remanescente de floresta Atlântica nordestina, AL. *Centro de Ciências Biológicas*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- DARRAULT, O. P. G. 2005. Efeito da Fragmentação sobre o controle *Top-Down* das formigas cortadeiras. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- DAWKINS, R. 2001. O relojoeiro cego: A teoria da evolução contra o desígnio divino. Cia. das Letras, São Paulo. 488 pp.
- DEAN, W. 1996. A ferro e fogo - A história da devastação da mata atlântica (1^o edition). Cia das Letras. 484 pp.
- EICHHORN, P. M., FAGAN C. K., COMPTON G. S., DENT H. D. & HARTLEY E. S. 2007. Explaining leaf herbivory rates on tree seedlings in a Malaysian rain forest. Pp. 416-421.
- ENGELBRECHT, B. M. J. & KURSAR T. A. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136:383-392.
- ENGELBRECHT, B. M. J., KURSAR T. A. & TYREE M. T. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* 19:312-321.
- ENGELBRECHT, B. M. J., TYREE M. T. & KURSAR T. A. 2007. Visual assessment of wilting as a measure of leaf water potential and seedling drought survival. *Journal of Tropical Ecology* 23:497-500.
- ESRI. 1998. ArcView Gis 3.2a. ESRI, USA.
- EWERS, R. M. & DIDHAM R. K. 2008. Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(14):5426-5429.
- FALCÃO, P. F. 2004. Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira *Atta cephalotes*. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- 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(1):169-177.

- FARJI-BRENER, A. G. 2007. How plants may benefit from their consumers: leaf-cutting ants indirectly improve anti-herbivore defenses in *Carduus nutans* L. Pp. 31-38.
- FAVERI, B. S., VASCONCELOS H. L. & DIRZO R. 2008. Effects of Amazonian forest fragmentation on the interaction between plants, insect herbivores, and their natural enemies. Pp. 57-64.
- FINCHER, R. M., DYER L. A., DODSON C. D., RICHARDS J. L., TOBLER M. A., SEARCY J., MATHER J. E., REID A. J., ROLIG J. S. & PIDCOCK W. 2008. Inter- and intraspecific comparisons of antiherbivore defenses in three species of rainforest understory shrubs. Pp. 558-574.
- FISCHER, J. & LINDENMAYER D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.
- FOLGARAIT, P. J. & DAVIDSON D. W. 1994. Antiherbivore defenses of myrmecophytic *Cecropia* under different light regimes. *Oikos* 71(2):305-320.
- FONSECA, C. R. & JONER F. 2007. Two-sided edge effect studies and the restoration of endangered ecosystems. *Restoration Ecology* 15(4):613-619.
- FORMAN, R. T. T. 1995a. Boundaries and edges. Pp. 82-109. *Land mosaics: the ecology of landscapes*. Cambridge University Press.
- FORMAN, R. T. T. 1995b. *Land mosaics: the ecology of landscapes* (1 edition). Cambridge University Press. 636 pp.
- FOWLER, H. G. 1995. The population status of the endangered Brazilian endemic leaf-cutting ant *Atta rubusta* (Hymenoptera, Formicidae). *Biological Conservation* 74(3):147-150.
- FOWLER, H. G., DELABIE J. H. C. & SCHILINDWEIN M. N. 1996. The endemic Brazilian leaf-cutting ants, *Atta silvai* and *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae): population status. *Revista Brasileira De Entomologia* 40:111-112.
- FOWLER, H. G., PAGANI M. I., DASILVA O. A., FORTI L. C., DASILVA V. P. & VASCONCELOS H. L. 1989. A Pest Is a Pest Is a Pest - the Dilemma of Neotropical Leaf-Cutting Ants - Keystone Taxa of Natural Ecosystems. *Environmental Management* 13(6):671-675.
- FREITAS, L. A. V., LEAL, R. I., FERREIRA & O. S. 1999. Selection of oviposition sites by a lepidopteran community of a tropical forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 31(2):372-375.

- GASCON, C., BIERREGAARD-JR R. O., LAURANCE W. F. & MÉRONA J. M. R. D. 2001. Deforestation and forest fragmentation in the Amazon. Pp. 22-30 in Bierregard, R. O., Gascon, C., Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of fragmented forest*. Yale University Press, London.
- GIANGRANDE, A., GERACI S. & BELMONTE G. 1994. Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. *Oceanography and Marine Biology*, Vol 32 32:305-333.
- GIERTYCH, M. J., KAROLEWSKI P. & OLEKSYN J. 2008. Early-season defoliation of *Sorbus aucuparia* (L.) and *Acer platanoides* (L.) can induce defense mechanisms against the spider mite *Tetranychus urticae* (Koch). *Polish Journal of Ecology* 56(3):443-452.
- GIRÃO, L. C., LOPES A. V., TABARELLI M. & BRUNA E. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented atlantic forest landscape. Pp. e908. *PLoS ONE*. Public Library of Science.
- 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 Rio São Francisco. Pp. 200. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- GROVE, T. S. & MALAJCZUK N. 1987. Nitrogen fixation (acetilene reduction) by forest legumes: sensitivity to pre-harvest and assay conditions. Pp. 115-127.
- HAIRSTON, N. G., SMITH F. E. & SLOBODKIN L. B. 1960. Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist* 94(879):421-425.
- HAMILTON, J. G., ZANGERL A. R., DELUCIA E. H. & BERENBAUM M. R. 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4(1):86-95.
- HARPER, K. A., MACDONALD S. E., BURTON P. J., CHEN J. Q., BROSOFSKE K. D., SAUNDERS S. C., EUSKIRCHEN E. S., ROBERTS D., JAITEH M. S. & ESSEEN P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19(3):768-782.
- HASBAND, W. 2000. Scion Image for Windows. National Institutes for Healthy, USA.

- HAUKIOJA, E. & KORICHEVA J. 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology* 14(4-6):551-562.
- HERMAN, M. A. B., DAVIDSON J. K. & SMART C. D. 2008. Induction of Plant Defense Gene Expression by Plant Activators and *Pseudomonas syringae* pv. tomato in Greenhouse-Grown Tomatoes. *Phytopathology* 98(12):1226-1232.
- HERZ, H., BEYSCHLAG W. & HOLLOBLER B. 2007. Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. Pp. 476-481.
- HIGUCHI, P., OLIVEIRA A. T., BEBBER D. P., BROWN N. D., SILVA A. C. & MACHADO E. L. M. 2008. Spatio-temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest fragment in South-east Brazil. *Plant Ecology* 199(1):125-135.
- HILBERT, D. W., SWIFT D. M., DETLING J. K. & DYER M. I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51:14-18.
- HOBBS, R. J. & YATES C. J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51(5):471-488.
- HÖLLOBLER, B. & WILSON E. O. 1990. The ants. Springer-Verlag, Berlin, London, Paris, Tokyo, Hong Kong.
- HOWARD, J. J. 1987. Leafcutting Ant Diet Selection: The Role of Nutrients, Water, and Secondary Chemistry. *Ecology* 68(3):503-515.
- HUHTA, A. P., HELLSTROM K., RAUTIO P. & TUOMI J. 2000. A test of the compensatory continuum: fertilization increases and below-ground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology* 14(4-6):353-372.
- IBGE. 1985. Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste. IBGE.
- INBAR, M., DOOSTDAR H. & MAYER R. T. 2001. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos* 94:228-235.
- JOERN, A. & MOLE S. 2005. The plant stress hypothesis and variable responses by blue grama grass (*Bouteloua gracilis*) to water, mineral, nitrogen and insect herbivory. *Journal of Chemical Ecology* 31(9):269-290.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.

- KERGOAT, G. J., SILVAIN J. F., DELOBEL A., TUDA M. & ANTON K. W. 2007. Defining the limits of taxonomic conservatism in host-plant use for phytophagous insects: Molecular systematics and evolution of host-plant associations in the seed-beetle genus *Bruchus* Linnaeus (Coleoptera : Chrysomelidae : Bruchinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43(1):251-269.
- KICKLIGHTER, C. E. & HAY M. E. 2007. To avoid or deter: interactions among defensive and escape strategies in sabellid worms. *Oecologia* 151(1):161-173.
- KORICHEVA, J. & LARSSON S. 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annual Review of Entomology* 43:195-216.
- KRUESS, A. & TSCHARNTKE T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological-control. *Science* 264(5165):1581-1584.
- KURSAR, T. A. & COLEY P. D. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31(8):929-949.
- LARCHER, W. 2004. Relações Hídricas. Pp. 230-294. *Ecofisiologia Vegetal*. Editora Rima, São Carlos - SP.
- LAUGHLIN, D. C. & ABELLA S. R. 2007. Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological Modelling* 205(1-2):231-240.
- LAURANCE, W. F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution* 15(4):134-135.
- LAURANCE, W. F. & CURRAN T. J. 2008. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology* 33(4):399-408.
- LAURANCE, W. F., DELAMONICA P., LAURANCE S. G., VASCONCELOS H. L. & LOVEJOY T. E. 2000. Conservation - Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404(6780):836-836.
- LAURANCE, W. F., LOVEJOY T. E., VASCONCELOS H. L., BRUNA E. M., DIDHAM R. K., STOUFFER P. C., GASCON C., BIERREGAARD R. O., LAURANCE S. G. & SAMPAIO E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16(3):605-618.

- LAURANCE, W. F. & YENSEN E. 1991. Predicting the Impacts of Edge Effects in Fragmented Habitats. *Biological Conservation* 55(1):77-92.
- LAWLOR, D. W. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role ATP. *Annals of Botany* 89:871-885.
- LEAL, I. & OLIVEIRA P. S. 2000. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux* 47(4):376-382.
- LEBRETON, P. & GALLET C. 2007. Plant communities are biochemically organized. *Acta Botanica Gallica* 154(4):573-595.
- LERICHE, H., ROUX X. L., DESNOYERS F., BENEST D., SIMIONI G. & ABBADIE L. 2003. Grass response to clipping in an African savanna: Testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Applications* 13(5):1346-1354.
- LOKVAM, J. & KURSAR T. A. 2005. Divergence in structure and activity of phenolic defenses in young leaves of two co-occurring *Inga* species. *Journal of Chemical Ecology* 31(11):2563-2580.
- LUNDBERG, P. & ASTROM M. 1990. Low Nutritive Quality as a Defense against Optimally Foraging Herbivores. *American Naturalist* 135(4):547-562.
- MARTENSEN, A. C., PIMENTEL R. G. & METZGER J. P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* 141(9):2184-2192.
- MASCHINSKI, J. & WHITHAM T. G. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist* 134(1):1-19.
- MCCARTHY-NEUMANN, S. & KOBE R. K. 2008. Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology* 89(7):1883-1892.
- MCNAUGHTON, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: Grassland-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113:691-703.
- MCNAUGHTON, S. J. 1986a. GRAZING LAWNS - ON DOMESTICATED AND WILD GRAZERS. *American Naturalist* 128(6):937-939.
- MCNAUGHTON, S. J. 1986b. ON PLANTS AND HERBIVORES. *American Naturalist* 128(5):765-770.

- MELO, F. P. L., LEMIRE D. & TABARELLI M. 2007. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Ecoscience* 14(1):124-129.
- MENDES, M. G. F. 2008. Microclima e expressão do efeito de borda em uma paisagem fragmentada na Floresta Atlântica Nordeste. Pp. 66. *Departamento de Botânica*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- METZGER, J.-P. 2000. Tree Functional Group Richness and Landscape Structure in a Brazilian Tropical Fragmented Landscape. *Ecological Applications* 10(4):1147-1161.
- MEYER, S. T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests. Edge-mediated hyper-abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration. Pp. 171. *Department of Plant Ecology and Systematics*. University of Kaiserslautern, Kaiserslautern.
- MEYER, S. T., ROCES F. & WIRTH R. 2006. Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intraspecific and within plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Functional Ecology* 20:973-984.
- MILLER, R. E. & WOODROW I. E. 2008. Resource availability and the abundance of an N-based defense in Australian tropical rain forests. *Ecology* 89(6):1503-1509.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD D. C. & DAVIDSON E. A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84(5):1265-1276.
- MUELLER, U. G., SCHULTZ T. R., CURRIE C. R., ADAMS R. M. M. & MALLOCH D. 2001. The origin of the attine ant-fungus mutualism. *Quarterly Review of Biology* 76(2):169-197.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10(2):58-62.
- MURDOCH, W. W. 1966. "Community Structure, Population Control, and Competition"-A Critique. *The American Naturalist* 100(912):219-226.
- NICHOLS-ORIAN, C. 1991. Condensed Tannins, Attine Ants, and the Performance of a Symbiotic Fungus. *Journal of Chemical Ecology* 17(6):1177-1195.
- NICHOLS-ORIAN, C. M. & SCHULTZ J. C. 1989. Leaf Toughness Affects Leaf Harvesting by the Leaf Cutter Ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 21(1):80-83.

- NOBEL, P. S. 1999. Physicochemical & environmental plant physiology (Second edition). Academic Press, San Diego. 474 pp.
- OLIVEIRA, M. A., GRILLO A. S. & TABARELLI M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. Pp. 389-394. Cambridge Journals Online.
- OLIVEIRA, M. A., SANTOS A. M. M. & TABARELLI M. 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 256(11):1910-1917.
- OLSON, D. M., DAVIS R. F., WACKERS F. L., RAINS G. C. & POTTER T. 2008. Plant-herbivore-carnivore Interactions in Cotton, *Gossypium hirsutum*: Linking Belowground and Aboveground. *Journal of Chemical Ecology* 34(10):1341-1348.
- PAULA, M. D. D. 2006. Padrões e processos de fragmentação no Centro de Endemismo Pernambuco. Pp. 112. *Centro de Ciências Biológicas*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- PIMENTEL, C., SARR B., DIOUF O., ABOUD A. C. S. & ROY-MACAULEY H. 2002. Tolerância protoplasmática foliar à seca em dois genótipos de Caupi cultivados em campo. *Revista da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - Série Ciências da Vida* 22(1):07-14.
- PIMENTEL, D. S. & TABARELLI M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36(1):74-84.
- PÔRTO, K., ALMEIDA-CORTEZ J. D. S. & TABARELLI M. (eds.) 2006. Diversidade biológica e conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco (1 edition). Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 363 pp.
- PRICE, P. 1991. The plant vigor hypothesis and the attack of herbivores. *Oikos* 62:244-251.
- PULICE, C. E. & PACKER A. A. 2008. Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. *Functional Ecology* 22(5):801-807.
- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16:209-225.
- RAO, M., TERBORGH J. & NUÑEZ P. 2001. Increased Herbivory in Forest Isolates: Implications for Plant Community Structure and Composition. *Conservation Biology* 15(3):624-633.

- RAUTIO, P., HUHTA A. P., PIIPPO S., TUOMI J., JUENGER T., SAARI M. & ASPI J. 2005. Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to simulated browsing and resource availability. *Oikos* 111(1):179-191.
- REIS, M. S. D., FANTINI A. C., NODARI R. O., REIS A., GUERRA P. M. & MANTOVANI A. 2000. Management and Conservation of Natural Populations in Atlantic Rain Forest: The Case Study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* 32(4b):894-902.
- RIES, L., FLETCHER R. J., BATTIN J. & SISK T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:491-522.
- ROLETT, B. & DIAMOND J. 2004. Environmental predictors of pre-European deforestation on Pacific islands. *Nature* 431(7007):443-446.
- ROTHLEY, K. D., SCHMITZ O. J. & COHON J. L. 1997. Foraging to balance conflicting demands: novel insights from grasshoppers under predation risk. *Behavioral Ecology* 8(5):551-559.
- SANTOS, B. A., PERES C., OLIVEIRA M. A., GRILLO A., ALVES-COSTA C. P. & TABARELLI M. 2008a. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141(1):249-260.
- SANTOS, J. C., SILVEIRA F. A. O. & FERNANDES G. W. 2008b. Long term oviposition preference and larval performance of *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) on larger shoots of its host plant *Bauhinia brevipes* (Fabaceae). *Evolutionary Ecology* 22(1):123-137.
- SANTOS, J. H. R. D. 1998. Relação inseto-planta: princípios de manejo. Imagem Gráfica Editora Ltda, Mossoró. 219 pp.
- SCHULTZ, T. R. & MEIER R. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20(4):337-370.
- SILVA, J. M. C. & CASTELETI C. H. M. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of the Brazil. Pp. 43-59 in Câmara, I. G. (ed.). *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats and outlook*. Island Press, Washington.

- SILVA, M. G. & TABARELLI M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22(5-6):259-268.
- SILVA, P. S. D. D., LEAL I. R., WIRTH R. & TABARELLI M. Decreasing abundance of leaf-cutting ants across a chronosequence of advancing Atlantic forest regeneration. *Journal of Tropical Ecology* (no prelo).
- STATSOFT, I. 2001. STATISTICA 6.0 (data analysis software system).
- STINCHCOMBE, J. R. 2002. Can tolerance traits impose selection on herbivores? *Evolutionary Ecology* 16(6):595-602.
- STOWE, K. A., MARQUIS R. J., HOCHWENDER C. G. & SIMMS E. L. 2000. The evolutionary Ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology & Systematics* 31:565-595.
- TABARELLI, M. & GASCON C. 2005. Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 19(3):734-739.
- TABARELLI, M., LOPES A. V. & PERES C. A. 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40(6):657-661.
- TABARELLI, M., SILVA J. M. C. D. & GASCON C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13(7):1419-1425.
- TERBORGH, J., FEELEY K., SILMAN M., NUÑEZ P. & BALUKJIAN B. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands *Journal of Ecology* 94:253-263.
- TERBORGH, J., LOPEZ L., NUÑEZ 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(5548):1923-1926.
- THIES, C., STEFFAN-DEWENTER I. & TSCHARNTKE T. 2008. Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agriculture Ecosystems & Environment* 125(1-4):266-268.
- TURNER, I. M. 1996. Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *The Journal of Applied Ecology* 33(2):200-209.

- ULYSHEN, M. D., HANULA J. L., HORN S., KILGO J. C. & MOORMAN C. E. 2005. Herbivorous insect response to group selection cutting in a southeastern bottomland hardwood forest. *Environmental Entomology* 34(2):395-402.
- URBAS, P. 2004. Effects of forest fragmentation on *bottom-up* control in leaf-cuttings ants. *Department of Botany*. Technische Universität Kaiserslautern, Kaiserslautern.
- URBAS, P., ARAUJO-JÚNIOR M. V., LEAL I. R. & WIRTH R. 2007. Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39(4):489-495.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Habitat Selection by the Queens of the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens* L. in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 6(2):249-252.
- VASCONCELOS, H. L. 1997. Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant: responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia* 112(3):370-378.
- VASCONCELOS, H. L., CARVALHO K. S. & DELABIE J. H. C. 2001. Landscape Modifications and Ant Communities. Pp. 199-207 in Bierregard, R. O., Gascon, C., Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of fragmented forest*. Yale University Press, London.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRET J. M. 1994. Changes in leaf-cutting ants populations (Formicidae: Attini) after the clearing off mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30:107-113.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRETT J. M. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a 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(2):107-113.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRETT J. M. 1996. The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 78:215-220.

- 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. 123 pp.
- VERCHOT, L. V., MOUTINHO P. R. & DAVIDSON E. A. 2003. Leaf-cutting ant (*Atta Sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry* 35(9):1219-1222.
- VIANA, L. R., SANTOS J. C., ARRUDA L. J., SANTOS G. P. & FERNANDES G. W. 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae : Attini) in an area of Cerrado vegetation. *Neotropical Entomology* 33(3):391-393.
- VOLAIRE, F. & THOMAS H. 1995. Effects of drought on water relations, mineral up-take, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany* 75:513-524.
- WAJNBERG, E. 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60(5):589-611.
- WATLING, J. I. & DONNELLY M. A. 2006. Fragments as Islands: a Synthesis of Faunal Responses to Habitat Patchiness. *Conservation Biology* 20(4):1016-1025.
- WHITE, T. C. R. 1984. The Abundance of Invertebrate Herbivores in Relation to the Availability of Nitrogen in Stressed Food Plants. *Oecologia* 63(1):90-105.
- WILCOX, D., DOVE B., MCDAVID D. & GREER D. 2002. Image Tool for Windows. UTHSCSA, San Antonio.
- WILSON, E. O. 1990. Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- WIRTH, R., HERZ H., RYEL R., BEYSCHLAG W. & HÖLLDOBLER B. 2003. Herbivory of Leaf-Cutting Ants - A Case Study on *Atta colombica* in the Tropical Rainforest of Panama. Springer, Berlin.
- WIRTH, R., MEYER S. T., ALMEIDA W. R., ARAÚJO-JÚNIOR M. V., BARBOSA V. S. & LEAL I. R. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23:501-504.

- WIRTH, R., MEYER S. T., LEAL I. R. & TABARELLI M. 2008. Plant-Herbivore Interactions at the Forest Edge. *Progress in Botany* 69:423-448.
- WISE, M. J. & ABRAHAMSON W. G. 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109(3):417-428.
- WISE, M. J. & ABRAHAMSON W. G. 2007. Effects of Resource Availability on Tolerance of Herbivory: A Review and Assessment of Three Opposing Models. *The American Naturalist* 169(4):443-454.
- WISE, M. J. & ABRAHAMSON W. G. 2008. Applying the Limiting Resource Model to Plant Tolerance of Apical Meristem Damage. *American Naturalist* 172(5):635-647.
- YIMER, F., LEDIN S. & ABDELKADIR A. 2006. Soil property variations in relation to topographic aspect and vegetation. community in the south-eastern highlands of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 232(1-3):90-99.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical Analysis (4 edition). Prentice Hall, New Jersey.

MANUSCRITO A SER ENVIADO AO JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY

Interações ecológicas em florestas fragmentadas: qual a relação entre estresse hídrico em plantas e o relaxamento do controle base-topo das Formigas cortadeiras (Formicidae: attini)?

Estresse hídrico e herbivoria por *Atta sexdens*

Palavras-chave: efeitos de borda, forrageamento, herbivoria, Mata Atlântica, *Plant Stress Hypothesis*, processo de fragmentação

José Domingos Ribeiro Neto¹, Sebastian Meyer² e Inara Roberta Leal^{3, 4}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco

Av. Prof. Moraes Rego s/no. Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE. Brasil

²Department of Plant Ecology & Systematics, University of Kaiserslautern, Postfach 3049, 67653 Kaiserslautern, Germany

³Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco

Av. Prof. Moraes Rego s/no. Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE. Brasil

⁴Autor de correspondência: irleal@ufpe.br

RESUMO

Fragmentação florestal provoca efeitos de borda, levando ao relaxamento dos controles base-topo e topo-base das formigas cortadeiras (*Atta* spp.), aumentando seu efetivo populacional. Como a suscetibilidade de plantas ao ataque por formigas pode ser influenciado por variáveis ambientais, testamos as hipóteses: (1) indivíduos de plantas mais próximos à borda do fragmento estão submetidos a condições mais estressantes que indivíduos mais distantes; (2) indivíduos localizados nas bordas voltadas para o equador estão submetidos a condições mais estressantes; e (3) formigas cortadeiras forrageiam preferencialmente sobre indivíduos cultivados em condições de estresse hídrico. Para isso, construímos transectos para medir o conteúdo de água foliar no gradiente borda-interior nas quatro orientações de borda em um fragmento de Mata Atlântica em Alagoas, Brasil, e conduzimos um experimento de oferecimento de plantas sadias e estressadas hidricamente, *Miconia prasina* DC (Melastomataceae), *Ocotea glomerata* (Nees) Mez. (Lauraceae), *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Tovomita brevistaminea* Engl. (Clusiaceae), *Lecythis lurida* (Miers) S. A. Mori (Lecythidaceae) e *Licania tomentosa* Benth (Chrysobalanaceae). as colônias *Atta sexdens* L. e *Atta cephalotes* L.. Os resultados não se evidenciaram o gradiente conteúdo de água foliar com a distância, mas mostraram um efeito consistente da orientação geográfica da borda. O experimento confirmou a preferência das formigas por plantas estressadas. As formigas foram prontamente atraídas para as plantas submetidas a estresse hídrico, e trabalhos futuros devem investigar se o aumento da densidade de formigas cortadeiras é também influenciado pela orientação geográfica da borda.

Palavras chave: Fragmentação, Efeitos de Borda, Hipótese do Estresse da Planta, Formigas Cortadeiras

ABSTRACT

Forest fragmentation implies the increase of edge effects, what leads to loose bottom-up and top-down controls for leaf-cutting ants (*Atta* sp.). Since environmental variables affect the chance of a plant being attacked by leaf-cutting ants, we tested the following hypothesis: (1) the leaf water content increases as a function of edge distance; (2) leaf water content is lesser on equator-facing edges (north-facing edges in Coimbra); and (3) that *Atta sexdens* and *Atta cephalotes* preferentially cut off drought-stressed individuals, complementing the explanation for its depressed bottom-up control. To test these hypotheses, we constructed transects to evaluate the foliar water content at the edge-interior gradient in a Brazilian Atlantic rain forest fragment. We also performed an experiment where were made available to the ants healthy and stressed plants (five different species) to test the foraging preference of the ants. The results showed no water content gradient, but there was an important effect of edge geographic orientation. The experiment confirmed foraging preference for stressed plants. Future works may address the question if higher *Atta* densities are influenced by geographic edge orientation.

Key words: Fragmentation, Edge effects, Plant Stress Hypothesis, Leaf-Cutting Ants

INTRODUÇÃO

As espécies de plantas apresentam um leque diverso de estratégias de defesa contra herbívoros, desde as que visam impedir a herbivoria (Agrawal, 2006; Coley & Barone, 1996), até as que objetivam tolerar herbivoria (Agrawal, 2006). As defesas químicas, mais relacionadas à estratégia de evitar herbivoria, são mais comuns em espécies climáticas na sucessão ecológica (Bluthgen & Metzner, 2007) enquanto que a tolerância à herbivoria, efetivada através da rápida produção de biomassa vegetal, padrão característico em espécies pioneiras. Nesse caso, os organismos apresentam baixo nível de defesas químicas, o que os torna um recurso preferencialmente usado por herbívoros (Coley, 1987).

Entre indivíduos pertencentes a uma mesma espécie vegetal, fatores ambientais e/ou fisiológicos podem influir na palatabilidade e no valor nutricional que estes têm para os herbívoros, influenciando, portanto, na probabilidade de serem atacados (Coley et al., 1985). A discussão sobre a escolha dos herbívoros entre plantas vigorosas ou submetidas a estresse tem sido impulsionada por duas teorias. Primeiro a Hipótese do Estresse da Planta prediz que plantas estressadas são uma fonte de recurso de melhor qualidade para os herbívoros que se alimentam de tecidos senescentes do que as plantas não-estressadas (White, 1984; 2009). Isto acontece devido a processos fisiológicos das plantas sob estresse (e.g. mobilização de nitrogênio solúvel) que aumenta o valor nutricional dos tecidos da planta (White, 1984). A segunda teoria, a Hipótese do Vigor da Planta, prediz que herbívoros que forrageiam preferencialmente sobre plantas ou ramos de plantas vigorosas (normalmente indivíduos ou ramos com crescimento intenso) atingem uma melhor performance devido a uma maior ciclagem e disponibilidade de nutrientes nesses tecidos em crescimento (Price, 1991). Essas teorias não são mutuamente exclusivas, são, na verdade, os dois extremos de um continuum de respostas que depende da espécie de planta e da espécie de herbívoro em questão (White, 2009). Por exemplo, em uma meta-análise de estudos testando as duas hipóteses, Huberty & Denno (2004) demonstraram efeitos negativos do estresse hídrico em minadores enquanto alguns sub-grupos de insetos mastigadores foram positivamente afetados.

Considerando estas respostas das plantas ao meio, as relações de herbivoria podem ser afetadas por alterações ambientais, como o processo de fragmentação florestal, cuja maior consequência é os efeitos de borda (Forman, 1995). Efeitos de bordas são alterações bióticas e abióticas no ambiente florestado decorrentes da forte interação com um ambiente externo diferente, a matriz (Murcia, 1995). Os efeitos de borda podem afetar o microclima das florestas, alterando a temperatura, umidade no ar e no solo, conteúdo relativo de água nas folhas (Camargo & Kapos, 1995; Laurance et al., 2011; Laurance et al., 2002) e regime de ventos (Laurance & Curran, 2008). Os efeitos de borda, entretanto, não são homogêneos no espaço e no tempo. Por exemplo, a topografia e orientação da borda podem ter influências importantes sobre a umidade do ar, do solo e conteúdo relativo de água nas folhas. Assim, a presença de um vale pode atenuar os efeitos dessecativos das bordas florestais (Fischer & Lindenmayer, 2007) enquanto que bordas florestais voltadas para o equador tendem a sofrer mais intensamente os efeitos de borda (Chen et al., 1995; Laurance & Curran, 2008). Além disso, a idade das bordas também influencia a intensidade e penetração do seus efeitos. Bordas recém formadas, tendem a exibir um forte gradiente, desaparecendo nas áreas nucleares da floresta. Entretanto, conforme a idade da borda aumenta e as modificações bióticas na floresta acontecem, este gradiente tende a desaparecer e as características microclimáticas de cada ponto parecem ser mais influenciadas por fatores particulares e de ação local, como a ocorrência de clareiras e/ou manchas de solo diferenciadas (Laurance et al., 2011; Matlack, 1994). Ecologicamente, as condições microclimáticas em ambientes de bordas de florestas podem funcionar como filtro (Yimer et al., 2006), favorecendo a ocorrência de espécies de plantas e animais afeitas a ambientes alterados e prejudicando os organismos adaptados às condições ambientais de floresta madura (Melo et al., 2007; Watling & Donnelly, 2006).

De fato, tem-se demonstrado para paisagens fragmentadas, como a Floresta Atlântica Nordeste, que a densidade de colônias de formigas cortadeiras (tribo Attini) pode ser de cinco a seis vezes maior na borda do que em áreas nucleares (Wirth et al., 2007), e que essa alta densidade nos ambientes afetados por bordas florestais tende a ser estável ao longo do tempo (Meyer et al., 2009). Isto se deve à alta abundância de espécies pioneiras (Oliveira et al., 2008; Santos et al., 2008a), mais palatáveis para as formigas (Urbas, 2004), resultando em menores áreas de

forrageamento e maiores taxas de herbivoria (Urbas et al., 2007b). Paralelamente, há uma redução da taxa de parasitismo por moscas Phoridae em colônias localizadas na borda da floresta (Almeida et al., 2008). Sendo assim, a fragmentação gera efeitos de borda que levam ao relaxamento dos controles base-topo e topo-base, culminando com o aumento da densidade de formigas cortadeiras (Wirth et al., 2008a).

Considerando as formigas cortadeiras, um outro elemento pode atuar no mecanismo de relaxamento do controle base-topo: sua preferência em cortar plantas submetidas a estresse, especialmente estresse hídrico (em colônias de laboratório ver, Meyer et al., 2006; em colônias no campo, ver, Vasconcelos & Cherrett, 1996). Os mecanismos propostos para essa preferência envolvem a concentração de carboidratos não estruturais e de prolina (Meyer et al., 2006), bem como a perda de turgor e, possivelmente, evaporação de substâncias químicas de defesa anti-herbivoria (Vasconcelos & Cherrett, 1996). Essa evidência, no entanto, foi obtida para poucas espécies de plantas e de formigas, carecendo de generalidade.

Desta forma, o presente trabalho objetivou, de modo geral, fornecer uma explicação complementar para a alta densidade de saúvas em florestas tropicais perturbadas. Para isso, pretendeu-se (1) caracterizar o conteúdo relativo de água em folhas de seis espécies de planta utilizadas pelas formigas cortadeiras *Atta sexdens* L. e *Atta cephalotes* L. ao longo do gradiente borda-interior de floresta e (2) verificar se as formigas cortadeiras têm preferência por plantas submetidas a estresse hídrico. Para cumprir estes objetivos, testamos as seguintes hipóteses (1) indivíduos de plantas mais próximos à borda do fragmento estão submetidos a condições mais estressantes que indivíduos mais distantes; (2) indivíduos localizados nas bordas voltadas para o equador estão submetidos a condições mais estressantes; e (3) formigas cortadeiras forrageiam preferencialmente sobre indivíduos cultivados em condições de estresse hídrico.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo

O estudo foi realizado em um remanescente de mata atlântica localmente conhecido como Mata de Coimbra (3.500 ha), pertence à Usina Serra Grande. Coimbra faz parte de uma paisagem com aproximadamente 200 km² de área, dos quais ca. 40% são ocupados por remanescentes de Floresta Atlântica de diversos tamanhos (1 a 3.500 ha; Figura 1). Os 60% restantes consistem de uma matriz de monocultura de cana-de-açúcar, *Saccharum officinarum* L. (Poaceae) estabelecida há pelo menos 30 anos (Aguar-Neto, 2005).

Coimbra situa-se em uma área de terreno montanhoso, dotado de vales largos e rasos, característicos da área de transição entre a superfície da Borborema e a Planície Costeira, cujo clima é tropical quente e úmido, com média térmica anual de 23°C precipitação média de 2.000 mm/ano, com período seco entre outubro e março (IBGE, 1985). Os tipos de solo mais comumente encontrados são latossolos e podzólicos distróficos (IBGE, 1985). A vegetação, classificada como Floresta Ombrófila Aberta Baixo-Montana (250-600 m de altitude), possui três estratos bem definidos: 4-6 m, 15-20 m, 25-30 m (Veloso et al., 1991). Nas áreas interiores, predominam as famílias Sapotaceae, Mimosaceae, Moraceae, Chrysobalanaceae, Caesalpinaceae, Lauraceae e Myrtaceae; nas áreas mais sujeitas aos efeitos de borda predominam Sapindaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Anacardiaceae, Malpighiaceae, Moraceae e Verbenaceae (Grillo, 2005; Oliveira et al., 2004).

Espécies focais

O experimento de oferecimento de plantas foi conduzido tendo como modelo a formiga cortadeira *Atta sexdens* L. e *Atta cephalotes* L., duas espécies de saúva muito abundante nas bordas de Coimbra (Corrêa et al., 2005; Meyer et al., 2009; Wirth et al., 2007) bem como nas zonas de aceiro, entre a mata e a cana-de-açúcar, o que facilitou a execução dos experimentos. Embora a tribo Attini tenha distribuição no Novo Mundo tropical e subtropical, bases de dados digitais sobre a distribuição geográfica de *A. sexdens* e *A. cephalotes* relatam sua ocorrência somente nos Neotrópicos, entre o México e o Paraguai (Agosti & Johnson, 2005). Seus ninhos, dotados de grande complexidade, podem ser construídos tanto em clareiras originadas pela queda de árvores quanto fora da mata e influenciam a ciclagem de nutrientes no solo, bem como suas propriedades gerais (Moutinho et al., 2003; Verchot et al., 2003).

As espécies de plantas utilizadas foram as seguintes: *Miconia prasina* DC (Melastomateaceae), *Ocotea glomerata* (Nees) Mez. (Lauraceae), *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Tovomita brevistaminea* Engl. (Clusiaceae), *Lecythis lurida* (Miers) S. A. Mori (Lecythidaceae) e *Licania tomentosa* Benth (Chrysobalanaceae). Estas cinco espécies figuram na lista de espécies componentes da dieta da formiga cortadeira *Atta cephalotes* L. na região de estudo (Falcão, 2004). Embora estas não sejam, necessariamente, as espécies mais cortadas pelas formigas, foram escolhidas por serem abundantes em Coimbra, ocuparem estádios distintos na sucessão ecológica, pioneiras – *M. prasina*, *O. glomerata* e *T. guianensis*, Tolerantes à sombra – *T. brevistaminea* e *L. lurida* (Grillo, 2005; Oliveira et al., 2004), ocorrerem tanto nas bordas quanto no núcleo de Coimbra e haver disponibilidade de mudas para a execução do experimento de oferecimento de plantas às formigas. As espécies *L. lurida* e *L. tomentosa* foram utilizadas apenas no experimento sobre a preferência alimentar das formigas cortadeiras.

Conteúdo Relativo de Água – CRA

Inicialmente, foram sorteados, nas bordas de Coimbra, 120 pontos com distância mínima de 50 m entre eles com auxílio do *software* ArcView 3.2[®] (ESRI, 1998). Dentre estes pontos, foram selecionados 4 pontos na borda voltada para o Leste, 10 pontos voltados para a borda Norte, 5 pontos voltados para a borda Sul e 6 pontos voltados para a borda Oeste, totalizando 25 pontos. Com isso, foram construídos 25 transectos lineares de 100m, perpendiculares à borda. Para controlar o efeito da topografia, somente foram escolhidos pontos em áreas de encosta. A classificação da topografia da área de estudo foi obtida a partir dos arquivos do Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.

Os transectos foram percorridos entre dezembro de 2007 e março de 2008 quando apenas indivíduos de *M. prasina* foi coletada. Entre fevereiro e março de 2009, os transectos foram novamente percorridos coletando-se *O. glomerata*, *T. guianensis*, *T. brevistaminea* e *L. lurida*. Entretanto, como nenhum indivíduo de *L. lurida* foi encontrado na borda Sul, esta espécie foi excluída da análise. Para cada indivíduo com até um metro de altura e sem sinal de rebrota encontrado, três folhas maduras e inteiras foram aleatoriamente coletadas, anotando-se a que distância da

borda os indivíduos se localizavam com auxílio de uma trena. As folhas foram acondicionadas em sacos plásticos de fecho hermético e seladas em atmosfera saturada de umidade. As coletas foram realizadas entre 7 e 13 h, sendo que o ponto do transecto (início, meio ou final) a partir do qual as coletas foram iniciadas foram sorteados para diluir o efeito do horário de início da coleta.

Ao retornar para a base de pesquisas em Coimbra, extraíram-se 3 discos foliares de 1,5 cm², os quais foram pesados (massa fresca – MF) em uma balança com precisão de 0,001 g. Em seguida, os discos foram colocados para embeber em água mineral por 2 dias. Decorrido este prazo, os discos foram novamente pesados (massa túrgida – MT) e postos para secar em estufa de lâmpada incandescente por dois dias. Após este tempo, os discos foram novamente pesados (massa seca - MS). De posse desses dados, foi possível calcular o Conteúdo Relativo de Água (CRA) para cada indivíduo com a seguinte fórmula segundo (Pimentel et al., 2002):

$$CRA = \frac{(MF - MS)}{(MT - MS)} \times 100$$

Preferência alimentar de *Atta sexdens*

À exceção de *M. prasina*, que teve suas mudas obtidas na mata de Coimbra, e *L. tomentosa*, que foram cultivadas a partir de sementes coletadas no *campus* da Universidade Federal de Pernambuco, Recife – Brasil, e cultivadas em Coimbra em potes individuais, todos os indivíduos das espécies focais foram provenientes de mudas adquiridas junto ao Horto Florestal da R. P. P. N. Frei Caneca, município de Jaqueira, Pernambuco, em Junho de 2008. Esta reserva localiza-se na mesma unidade de relevo que a mata de Coimbra e apresenta vegetação semelhante (Pôrto et al., 2006).

Inicialmente, foram sorteados, nas bordas de Coimbra, 120 pontos com distância mínima de 50 m entre eles com auxílio do *software* ArcView 3.2[®] (ESRI, 1998). Dentre estes pontos, foram selecionados 4 pontos na borda voltada para o Leste, 10 pontos voltados para a borda Norte, 5 pontos voltados para a borda Sul e 6 pontos voltados para a borda Oeste, totalizando 25 pontos. Com isso, foram construídos 25 transectos lineares, perpendiculares à borda, com a orientação. Para controlar o efeito da topografia, somente foram escolhidos pontos em áreas de encosta. A classificação da topografia da área de estudo foi obtida a partir dos

arquivos do Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.

Antes dos experimentos, todos os indivíduos com altura em torno de 50 cm ($n = 5-10$ por espécie, conforme a tabela 1) foram cultivados em condições semi-naturais nas bordas de Coimbra sob tendas de plástico transparentes sem contato com o solo subjacente e submetidas a um regime de rega diária por um mês (Julho de 2008) para serem aclimatadas. Após isso, as plantas foram aleatoriamente divididas em dois grupos, um grupo continuou com um regime de rega diária (Controle) e o outro foi cultivado sob suspensão de rega (Estressado) por dois meses (Setembro e Outubro de 2008). O tempo requerido para os indivíduos ficarem estressados varia devido ao tamanho dos indivíduos utilizados, o tamanho dos potes e à espécie de planta. Portanto, estágios visíveis de murcha, os quais estão diretamente correlacionados ao potencial hídrico da planta (Tyree et al., 2002), foi usado em vez de empregar um esquema de tempo fixo. Plantas suficientemente estressadas para serem usadas nos bioensaios corresponderam à terceira (que vai de um a três) categoria de murcha de Tyree ‘*Severely-wilted*’ (folhas verdes, ângulo das folhas em torno de 90° com a horizontal, extensivo dobramento foliar e zonas necróticas próximo às margens da folha).

Os bioensaios foram conduzidos com o oferecimento simultâneo de um indivíduo Controle e um indivíduo Estressado (com similar área e sem sinais de necrose) a colônias de *Atta* no campo. Tanto para *A. sexdens* como para *A. cephalotes*, foram utilizadas 10 colônias independentes, localizadas próximo à borda física de Coimbra (distância média entre as colônias 369 ± 355 m e 88 ± 27 m, respectivamente). Em cada bioensaio, os dois indivíduos foram oferecidos próximos um ao outro (copa superposta) e sobre a trilha de forrageamento da colônia ou, no caso de colônias jovens sem um sistema de trilhas estabelecido, próximo à entrada principal da colônia. O bioensaio foi finalizado quando 50% da área foliar de um dos dois indivíduos oferecidos foi consumida (visual cue; Meyer et al., 2006). Os indivíduos de uma dada espécie de planta foram oferecidos no mesmo dia, e diferentes espécies foram testadas durante intervalos de um dia.

A área foliar cortada pelas formigas foi estimada através de fotografias antes e depois do experimento usando o *software* Scion Image® (National Institutes for Healthy,

USA) e subtraindo a área foliar remanescente da área oferecida. Um índice de aceitabilidade (IAM) média foi calculado para cada combinação de planta/formiga dividindo a área foliar total removida do tratamento Estressado pela área total consumida no bioensaio (Estressado + Control; Meyer et al., 2006).

Análise de dados

Para testar a hipótese de que o conteúdo relativo de água das folhas aumenta com o aumento da distância para a borda, foi utilizada uma Análise de Co-variância com teste de Tukey *a posteriori*. As variáveis explicativas foram espécie de planta e orientação da borda (categóricas) e distância (transformada para o $\log_{10}$) para a borda (co-variável). A variável resposta foi o conteúdo relativo de água CRA (transformado para ArcSin).

A área foliar cortada pelas formigas cortadeiras foi comparada entre as plantas estressadas e as plantas controle com Teste-t de Student pareado. A influência da espécie de planta na preferência das formigas por plantas estressadas foi testada com uma Análise de variância (ANOVA um fator) usando o índice de aceitabilidade média MAI (transformado para ArcSin). Os pré-requisitos para utilização das análises foram observados, e os procedimentos estatísticos utilizados neste trabalho então descritos em Zar (1999) e foram computados usando as funções padrão providas pelo *software* SAS JMP 8.0 (SAS Institute Inc.).

RESULTADOS

Conteúdo Relativo de Água – CRA

Foram amostrados ao todo 296 indivíduos, com marcada dominância de indivíduos de *Miconia prasina*. A comunidade de plantas apresentou uma saturação de água relativamente alta, com 50% dos indivíduos apresentando um conteúdo relativo de água (CRA) de no mínimo 91% (média $\pm$ DP 83,08 $\pm$ 20,62). O conteúdo relativo de água das folhas foi influenciado pela espécie de planta e pela orientação

geográfica da borda, porém não foi detectado efeito da distância sobre o CRA (Tabela 1).

Miconia prasina exibiu o maior conteúdo relativo de água, em torno de 30% maior que em *Ocotea glomerata*, a espécie com menor conteúdo relativo de água (Tabela 2). Bordas voltadas para o Norte (orientação da borda voltada para o equador em Coimbra) apresentaram menor CRA para todas as espécies, exceto *M. prasina*. Esta espécie foi a mais freqüente nas amostras e apresentou o maior conteúdo de água, podendo ser a melhor adaptada às condições mais secas dos ambientes afetados pelos efeitos de borda. Adicionalmente, *T. guianensis* foi a única espécie que apresentou redução do CRA também nas bordas voltadas para o Oeste (Tabela 2; Figura 3). Não foi evidenciado um gradiente do conteúdo relativo de água influenciado pela distância para a borda. Ao invés disso, o CRA exibe uma forte variação, com indivíduos próximo à saturação e indivíduos com CRA menor que 10% situados a uma mesma distância da borda (Figura 4).

Preferência alimentar de Atta sexdens

As formigas de todas as colônias do estudo foram prontamente atraídas para as plantas oferecidas e removeram 50% (o mínimo requerido para um bioensaio) em menos de 80 minutos. Os bioensaios revelaram que o estresse hídrico afetou significativamente a seleção do recurso alimentar em ambas as espécies de formigas cortadeiras. Indivíduos de plantas submetidos a estresse hídrico foram preferidos em 95% de um total de 51 bioensaios. Ao todo, as formigas cortadeiras cortaram em torno de três vezes mais material foliar dos indivíduos submetidos a estresse hídrico do que nos indivíduos vigorosos (Tabela 3).

A preferência alimentar de *A. sexdens* pelas plantas submetidas a estresse hídrico pode ser evidenciada também pelo IAM (Tabela 2), cujo menor valor (IAM = 0,65) foi obtido para *T. guianensis* (Figura 5f), e o maior (IAM = 0,86) foi obtido para *T. brevistaminea* (Figura 4d). Isto significa que 65% e 86% da área foliar removida pertenceu a plantas com suspensão de rega, respectivamente para *T. guianensis* e *T. brevistaminea*.

DISCUSSÃO

Neste trabalho, foi testada a preferência das formigas cortadeiras por plantas estressadas hidricamente em condições naturais. A motivação do trabalho foi investigar se a alta densidade de formigas cortadeiras em zonas de borda (Wirth et al., 2007), explicada, entre outros fatores, pela alta proporção de plantas pioneiras (Oliveira et al., 2004; Urbas et al., 2007b), poderia ser explicada também por uma maior ocorrência de indivíduos estressados hidricamente e, portanto, mais palatáveis às formigas (Meyer et al., 2006). Apesar de corroborada a preferência das formigas por plantas estressadas hidricamente, não foi constatado que indivíduos mais próximos às bordas apresentaram menor conteúdo de água nas suas folhas, mesmo com a inclusão do efeito da orientação da borda no modelo.

De acordo com Engelbrecht et al. (2005), plântulas de espécies diferentes apresentam tolerância e suscetibilidade diferentes ao déficit hídrico. Assim, espécies mais sensíveis devem exibir as mudanças fisiológicas relacionadas ao estresse mais rapidamente e, com isso, tornarem-se um recurso de maior qualidade para as formigas mais rapidamente. Essa conversão em um recurso preferido para as formigas pode ser influenciada pelos efeitos de borda, uma vez que houve uma influência da orientação geográfica da borda no CRA das plantas. Como os indivíduos de plantas localizados na borda Norte de Coimbra (voltada para o equador) estão mais sujeitos à dessecação, é mais provável que estes indivíduos atinjam um limiar de estresse hídrico que os tornaria mais propensos ao ataque por parte das formigas. Esse cenário de maior probabilidade de estresse hídrico pode ser importante para a dinâmica da floresta especialmente se forem consideradas as evidências de aquecimento e mudanças climáticas globais. Enquist & Enquist (2011) mostraram evidências de mudanças na assembléia de plantas em florestas neotropicais ligadas ao aquecimento global e relacionam a tolerância ao estresse como um possível mecanismo. Um outro mecanismo também possível é a preferência das formigas cortadeiras por indivíduos com menor conteúdo de água, o que acentuaria as restrições à permanência dessas espécies menos tolerantes ao estresse no ambiente. Assim, considerando o aquecimento global e as mudanças climáticas, a capacidade de as formigas cortadeiras forragearem sobre um número muito grande de espécies, bem como sua preferência por plantas submetidas a estresse, e os efeitos de borda, as plantas menos tolerantes ao

estresse hídrico podem enfrentar filtros ecológicos severos, aumentando a probabilidade de se tornarem extintas.

Vale ressaltar que, de acordo com nossos resultados, esse efeito da borda sobre o conteúdo de água das plantas não esteve ligado à distância a que o indivíduo se encontra da borda, sendo que o CRA médio das plantas foi acima de 80%. Por outro lado, a variabilidade do CRA foi muito alta, e especialmente alta nos indivíduos localizados na borda Norte de Coimbra. Isso sugere que na borda Norte, mesmo indivíduos localizados no interior do fragmento podem experimentar estresse hídrico, tornando-se mais propensos ao ataque pelas formigas cortadeiras. Essa alta variação do CRA concorda com os outros achados para essa paisagem, que não têm apresentado gradientes microclimáticos de distância em relação à temperatura do ar, déficit de pressão de vapor, umidade relativa do ar ou incidência de luz (Mendes, 2008). A linearidade de respostas ao distanciamento da borda em paisagens fragmentadas tem sido reportada freqüentemente (Laurance, 2000; Laurance et al., 2002; Murcia, 1995; Ries et al., 2004), porém, estes achados estão ligados a efeitos de borda recentes (ao menos mais recentes do que em Coimbra), onde a dinâmica pós-distúrbio pode não estar estabilizada (Harper et al., 2005), apresentando acentuado decaimento da intensidade do efeito com a distância para a borda. Em bordas antigas, como as existentes na paisagem de Serra Grande, e em Coimbra especificamente, a variação da intensidade de um determinado efeito pode ser um reflexo refinado de condições sítio-específicas (Forman, 1995; Mendes, 2008), o atenua ou mesmo faz desaparecer os gradientes relacionados à distância para a borda.

Os *insights* providos por este estudo em relação aos fatores determinantes dos padrões intraespecíficos de herbivoria pelas formigas cortadeiras é um passo adiante para a maior generalidade da preferência das formigas cortadeiras por indivíduos de plantas submetidos a estresse hídrico. As duas espécies de *Atta* utilizadas nos bioensaios no campo mostraram-se fortemente inclinadas a cortar indivíduos de plantas experimentalmente estressados pertencentes a espécies filogeneticamente diversas (espécies de famílias e ordens diferentes) e com diferentes características de história de vida (pioneiras e tolerantes à sombra). Estes resultados sob condições de forrageamento naturais, no campo, corrobora e estende vastamente a evidência prévia de um estudo com colônias de laboratório (Meyer et al., 2006), o qual foi restrito a uma única combinação de espécies (*Atta colombica* Guerin e *Piper marginatum*

Jacq.), uma vez que o foco primário desses autores era os mecanismos osmorregulatórios subjacentes à preferência dessas formigas por plantas estressadas. Nosso achado com colônias em campo de duas outras espécies (*A. sexdens* e *A. cephalotes*), que também removeram maior área foliar de plantas submetidas a estresse hídrico do que de plantas controle vigorosas apontam para um padrão mais geral na seleção de recursos alimentares em formigas cortadeiras, independentemente da combinação particular de espécie de *Atta* e planta. Um exame mais atento nos mecanismos subjacentes a esta preferência revela por que esse padrão parece estar de acordo com a Hipótese do Estresse da Planta de White (1984), a qual estabelece que herbívoros se beneficiam da elevação da qualidade nutricional dos tecidos das plantas devida ao estresse.

O único estudo disponível investigando o mecanismo por trás da preferência das formigas cortadeiras por plantas estressadas identificou que o estresse hídrico aumenta o valor nutricional dos tecidos das plantas (Meyer et al., 2006). A elevação da qualidade nutricional dos tecidos induzida pelo estresse envolve menor conteúdo de água e o acúmulo ativo de osmólitos, tais como sucrose e prolina (Meyer et al., 2006; White, 1984). Segundo Meyer et al. (2006), estes compostos podem ser detectados pelas formigas cortadeiras e são preferidos em teste de livre escolha utilizando material foliar enriquecido com essas substâncias. Carboidratos não estruturais são conhecidos por serem atrativos/benéficos para formigas cortadeiras e seus fungos (e.g. Gomes de Siqueira et al., 1998), e existe forte evidência de que a ingestão de carboidratos e prolina existentes na seiva das plantas provê a energia necessária durante a atividade de corte de folhas pelas formigas (Meyer et al., 2006, respectively; Quinlan & Cherrett, 1979). Uma vez que a osmorregulação é uma resposta básica ao estresse muito comum em angiospermas (Bradford & Hsiao, 1982), plantas submetidas a estresse hídrico devem ser, de modo geral, atrativas para as formigas cortadeiras independentemente da espécie de planta. Apesar do fato que os efeitos do estresse hídrico interferirem diferencialmente nas defesas químicas nas diversas espécies de plantas, (reviewed in Gershenzon, 1984), nossos resultados não mostraram qualquer preferência das formigas ligada à espécie de planta. Estudos futuros devem investigar se isto foi devido a uma reduzida importância dos compostos secundários das plantas na determinação da atratividade das plantas sob estresse hídrico ou foi devida à peculiaridades na química das folhas das espécies testadas.

A preferência intraespecífica das formigas cortadeiras por indivíduos submetidos a estresse hídrico pode ter relevantes implicações ecológicas para seu futuro papel nas florestas modificadas pelo homem. Algumas espécies de formigas cortadeiras ocorrem em alta abundância ao longo das bordas dos fragmentos de florestas neotropicais. (Dohm et al., *in press*; Meyer et al., 2009; Wirth et al., 2007) e afetam profundamente a assinatura funcional do ambiente e a trajetória desses fragmentos (Corrêa et al., 2010; Meyer et al., 2011). A proliferação da vegetação pioneira menos defendida contra herbívoros nos ambientes afetados pelos efeitos de borda (Laurance et al., 2011; Oliveira et al., 2008) aliada à forte preferência das formigas cortadeiras por este tipo de vegetação (Falcão et al., 2011) tem sido sugerida como o mecanismo subjacente a este aumento populacional (Urbas et al., 2007a; Wirth et al., 2007; Wirth et al., 2008b). Os presentes achados podem ser integrados neste contexto geral de relaxamento dos controles base-topo e hiper-abundância das formigas cortadeiras por que as bordas florestais podem estar mais propensas ao estresse hídrico (Laurance et al., 2011), especialmente se se leva em consideração as bordas florestais voltadas para o equador. Uma vez que assembléias de plantas ao longo dos trópicos estão sofrendo mudanças sem precedentes. Com a redução na precipitação devida ao aquecimento global e a remoção de florestas, espera-se que as assembléias de plantas ao longo dos neotrópicos enfrentem períodos de seca mais frequentes e severos (Laurance & Williamson, 2001). Assim, investigar se o aumento da densidade populacional das formigas cortadeiras em bordas de florestas é também influenciado pela orientação geográfica da borda é um tema promissor e importante para o estabelecimento de um conhecimento mais detalhado dos mecanismos de relaxamento base-topo para as populações de herbívoros em geral, e formigas cortadeiras em particular. A preferência de *Atta* por plantas submetidas a estresse hídrico deve alimentar sua hiper-proliferação, o que deverá ter consequências importantes para o futuro das florestas neotropicais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Usina Serra Grande S.A. e ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste – CEPAN pelo apoio logístico ao trabalho. Ao CNPq (EDITAL UNIVERSAL processo número 471904/2004-0), à CAPES e DAAD (PROBRAL processo número 257/07) pelo apoio financeiro e ao CNPq pela concessão da bolsa de

mestrado a J.D. Ribeiro Neto e de produtividade à I.R. Leal. à Dr. Jarcilene Almeida-Cortez (Depto. de Botânica – UFPE) pela cessão de material laboratorial, ao Dr. Antônio Celso Dantas Antonino (DEN – UFPE), pela orientação nas coletas de solo, e a Bruno Pinho e Laura Leal (UFPE) pela ajuda em campo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber AN (2003) Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. Segunda edn. Ateliê Editorial, São Paulo.
- Agosti D & Johnson NF (2003) La nueva taxonomía de hormigas: Introducción a las Hormigas de la región Neotropical (ed. by F Fernadéz) Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 45-48.
- Agosti D & Johnson NF (2005) Antbase. World Wide Web electronic publication. URL: www.antbase.org. Access date: January, 23th 2009., Vol. 2009.
- Agrawal AA (2006) Macroevolution of plant defense strategies. Trends in Ecology and Evolution 22: 103-109.
- Agrawal AA (2007) Macroevolution of plant defense strategies. Trends in Ecology & Evolution 22: 103-109.
- Aguiar-Neto AVd (2005) Efeito de borda e redução de diversidade vegetal: o papel da *Attalea oleifera* Barb. Rodr. (Arecaceae). Msc thesis. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Almeida WR, Wirth R & Leal IR (2008) Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. Entomologia Experimentalis et Applicata 129: 251-257.
- Alward RD & Joern A (1993) Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. Oecologia 95: 358-364.
- Araújo-Júnior MV (2004) Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Master. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Ballhorn DJ, Schiwy S, Jensen M & Heil M (2008) Quantitative Variability of Direct Chemical Defense in Primary and Secondary Leaves of Lima Bean (*Phaseolus lunatus*) and Consequences for a Natural Herbivore. Journal of Chemical Ecology 34: 1298-1301. doi:10.1007/s10886-008-9540-1.

- Bidart-Bouzat MG & Imeh-Nathaniel A (2008) Global Change Effects on Plant Chemical Defenses against Insect Herbivores. *Journal of Integrative Plant Biology* 50: 1339-1354. doi:10.1111/j.1744-7909.2008.00751.x.
- Blumenthal DM (2006) Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* 9: 887-895. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00934.x.
- Bluthgen N & Metzner A (2007) Contrasting leaf age preferences of specialist and generalist stick insects (Phasmida). *Oikos* 116: 1853-1862. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.16037.x.
- Bolton B (1995) A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press, Cambridge.
- Booth BD & Swanton CJ (2002) Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50: 2-13.
- Bradford KJ & Hsiao TC (1982) 9 physiological responses to moderate water stress, Vol. Water Relations and Carbon Assimilation: Physiological Plant Ecology (ed. by OL Lange, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler) Springer-Verlag, Berlin, pp. 263-324.
- Brockerhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, Quine CP & Sayer J (2008) Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17: 925-951. doi:10.1007/s10531-008-9380-x.
- Brown JH, Stevens GC & Kaufman DM (1996) The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual review of Ecology and Systematics* 27: 597-623.
- Caley MJ, Buckley KA & Jones GP (2001) Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. *Ecology* 82: 3435-3448.
- Camargo JLC & Kapos V (1995) Complex edge effects on soil-moisture and microclimate in Central Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Camargo RS, Forti LC, Matos CAO, Lopes JF, Andrade APP & Ramos VM (2003) Post-selection and return of foraged material by *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 42: 93-102.

- Chen JQ, Franklin JF & Spies TA (1995) Growing-season microclimatic gradients from clear-cut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5: 74-86.
- Cherrett JM (1972) Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 41: 647-660.
- Cherrett JM (1989) Leaf-cutting ants, Vol. 14B: Tropical Rain Forest Ecosystem (ed. by H Lieth & MJA Werger) Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York, pp. 473-486.
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-229.
- Coley PD (1987) Patterns of herbivory and plant defenses - Why do herbivores prefer certain species. *Revista De Biologia Tropical* 35: 151-164.
- Coley PD & Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Coley PD, Bryant JP & Chapin-III FS (1985) Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Corrêa MM (2006) Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica Nordestina. Thesis. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Corrêa MM, Bieber AGD, Wirth R & Leal IR (2005) Ocurrence of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 34: 695-698.
- Corrêa MM, Silva PSD, Wirth RM, Tabarelli M & Leal IR (2010) How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: 103-115. doi:10.1007/s00442-009-1436-4.
- Costa UAS (2004) Efeitos da fragmentação na taxa de crescimneto das colônias da formiga cortadeira *Atta cephalotes* num remanescente de floresta Atlântica nordestina, AL. Gduate. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.

- Darrault OPG (2005) Efeito da Fragmentação sobre o controle *Top-Down* das formigas cortadeiras. Master. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Dean W (1996) A ferro e fogo - A história da devastação da mata atlântica. 1º edn. Cia das Letras.
- Dohm C, Leal IR, Tabarelli M, Meyer ST & Wirth R (*in press*) Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? *Journal of Tropical Ecology*.
- Ehrlich PR & Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*: 586-608.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA & Tyree MT (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* 19: 312-321.
- Enquist BJ & Enquist CAF (2011) Long-term change within a Neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *global Change Biology* 17: 1408-1424.
- ESRI (1998) ArcView Gis 3.2a: ESRI, USA.
- Ewers RM & Didham RK (2008) Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 5426-5429. doi:10.1073/pnas.0800460105.
- Falcão PF (2004) Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Master. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Falcão PF, Pinto SRR, Wirth R & Leal IR (2011) Edge-induced narrowing of dietary diversity in leaf-cutting ants. *Bulletin of Entomological Research* 101: 305-311. doi:10.1017/S000748531000043X.
- Farji-Brener AG (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 AG (2007) How plants may benefit from their consumers: leaf-cutting ants indirectly improve anti-herbivore defenses in *Carduus nutans* L, Vol. 193, pp. 31-38.
- Faveri BS, Vasconcelos HL & Dirzo R (2008) Effects of Amazonian forest fragmentation on the interaction between plants, insect herbivores, and their

- natural enemies. *Journal of Tropical Ecology* 24: 57-64. doi:10.1017/s0266467407004592.
- Fincher RM, Dyer LA, Dodson CD, Richards JL, Tobler MA, Searcy J, Mather JE, Reid AJ, Rolig JS & Pidcock W (2008) Inter- and intraspecific comparisons of antiherbivore defenses in three species of rainforest understory shrubs. *Journal of Chemical Ecology* 34: 558-574. doi:10.1007/s10886-008-9432-4.
- Fischer J & Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280. doi:DOI: 10.1111/j.1466-8238.2006.00287.x.
- Folgarait PJ & Davidson DW (1994) Antiherbivore defenses of myrmecophytic *Cecropia* under different light regimes. *Oikos* 71: 305-320.
- Fonseca CR & Joner F (2007) Two-sided edge effect studies and the restoration of endangered ecosystems. *Restoration Ecology* 15: 613-619.
- Forman RTT (1995) *Land mosaics: the ecology of landscapes*. 1 edn. Cambridge University Press.
- Fowler HG (1995) The population status of the endangered Brazilian endemic leaf-cutting ant *Atta rubusta* (Hymenoptera, Formicidae). *Biological Conservation* 74: 147-150.
- Fowler HG, Delabie JHC & Schilindwein MN (1996) The endemic Brazilian leaf-cutting ants, *Atta silvai* and *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae): population status. *Revista Brasileira De Entomologia* 40: 111-112.
- Fowler HG, Pagani MI, Dasilva OA, Forti LC, Dasilva VP & Vasconcelos HL (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.
- Gascon C, Bierregaard-Jr RO, W. F. Laurance & M rona JMRd (2001) Deforestation and forest fragmentation in the Amazon: Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of fragmented forest (ed. by RO Bierregard, C Gascon, TE Lovejoy & R Mesquita) Yale University Press, London, pp. 22-30.
- Gershenzon J (1984) Changes in the level of plant secondary metabolites under water and nutrient stress: Phytochemical adaptations to stress (ed. by BN Timmerman, C Steerlink & EA Loewus) Plenum Press, New York, pp. 273-321.

- Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M & Bruna E (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented atlantic forest landscape, Vol. 2: PLoS ONE (ed. Public Library of Science, p. e908.
- Gomes de Siqueira C, Bacci M, Jr., Pagnocca FC, Bueno OC & Hebling MJA (1998) Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus*, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. Applied Environmental Microbiology 64: 4820-4822.
- Grillo AAS (2005) As implicações da fragmentação e da perda de habitats sobre a assembléia de árvores na floresta atlântica ao norte do Rio São Francisco. Dsc Thesis. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Hairston NG, Smith FE & Slobodkin LB (1960) Community Structure, Population Control, and Competition. The American Naturalist 94: 421-425.
- Hamilton JG, Zangerl AR, DeLucia EH & Berenbaum MR (2001) The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. Ecology Letters 4: 86-95.
- Harper KA, Macdonald SE, Burton PJ, Chen JQ, Brosfokske KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberts D, Jaiteh MS & Esseen PA (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. Conservation Biology 19: 768-782.
- Herz H, Beyschlag W & Holldobler B (2007) Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. Biotropica 39: 476-481. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00283.x.
- Herz H, Holldobler B & Roces F (2008) Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. Behavioral Ecology 19: 575-582.
- Higuchi P, Oliveira AT, Bebbler DP, Brown ND, Silva AC & Machado ELM (2008) Spatio-temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest fragment in South-east Brazil. Plant Ecology 199: 125-135. doi:10.1007/s11258-008-9418-x.
- Hilbert DW, Swift DM, Detling JK & Dyer MI (1981) Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. Oecologia 51: 14-18.
- Hobbs RJ & Yates CJ (2003) Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. Australian Journal of Botany 51: 471-488.

- Hölldobler B & Wilson EO (1990) The ants. Springer-Verlag, Berlin, London, Paris, Tokyo, Hong Kong.
- Howard JJ (1987) Leafcutting Ant Diet Selection: The Role of Nutrients, Water, and Secondary Chemistry. *Ecology* 68: 503-515. doi:doi:10.2307/1938455.
- Howard JJ (1988) Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology* 68: 503-515. doi:10.2307/1938455.
- Huberty AF & Denno RF (2004) Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: A new synthesis. *Ecology* 85: 1383-1398. doi:10.1890/03-0352.
- Huhta AP, Hellstrom K, Rautio P & Tuomi J (2000) A test of the compensatory continuum: fertilization increases and below-ground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology* 14: 353-372.
- IBGE (1985) Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste: IBGE.
- Inbar M, Doostdar H & Mayer RT (2001) Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos* 94: 228-235.
- Joern A & Mole S (2005) The plant stress hypothesis and variable responses by blue grama grass (*Bouteloua gracilis*) to water, mineral, nitrogen and insect herbivory. *Journal of Chemical Ecology* 31: 269-290.
- Kicklighter CE & Hay ME (2007) To avoid or deter: interactions among defensive and escape strategies in sabellid worms. *Oecologia* 151: 161-173. doi:10.1007/s00442-006-0567-0.
- Kruess A & Tscharntke T (1994) Habitat fragmentation, species loss, and biological-control. *Science* 264: 1581-1584.
- Kursar TA & Coley PD (2003) Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929-949. doi:10.1016/s0305-1978(03)00087-5.
- Laurance WF (2000) Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 134-135.
- Laurance WF, Camargo JLC, Luizao RCC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC, Williamson GB, Benitez-Malvido J, Vasconcelos HL, Van Houtan KS, Zartman CE, Boyle SA, Didham RK, Andrade A & Lovejoy TE (2011) The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144: 56-67. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021.

- Laurance WF & Curran TJ (2008) Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology* 33: 399-408. doi:10.1111/j.1442-9993.2008.01895.x.
- Laurance WF, Delamonica P, Laurance SG, Vasconcelos HL & Lovejoy TE (2000) Conservation - Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836-836.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierregaard RO, Laurance SG & Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Laurance WF & Williamson GB (2001) Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology* 15: 1529-1535. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.01093.x.
- Laurance WF & Yensen E (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- Lawlor DW (2002) Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role ATP. *Annals of Botany* 89: 871-885.
- Leal I & Oliveira PS (2000) Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux* 47: 376-382.
- Lebreton P & Gallet C (2007) Plant communities are biochemically organized. *Acta Botanica Gallica* 154: 573-595.
- Leriche H, Roux XL, Desnoyers F, Benest D, Simioni G & Abbadie L (2003) Grass response to clipping in an African savanna: Testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Applications* 13: 1346-1354.
- Lokvam J & Kursar TA (2005) Divergence in structure and activity of phenolic defenses in young leaves of two co-occurring *Inga* species. *Journal of Chemical Ecology* 31: 2563-2580. doi:10.1007/s10886-005-7614-x.
- Maschinski J & Whitham TG (1989) The Continuum of Plant Responses to Herbivory: The Influence of Plant Association, Nutrient Availability, and Timing. *The American Naturalist* 134: 1-19.
- Matlack GR (1994) Vegetation dynamics of the forest edge -- trends in space and successional time. *The Journal of Ecology* 82: 113-123.

- McCarthy-Neumann S & Kobe RK (2008) Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology* 89: 1883-1892.
- McNaughton SJ (1979) Grazing as an optimization process: Grassland-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113: 691-703.
- McNaughton SJ (1986a) GRAZING LAWNS - ON DOMESTICATED AND WILD GRAZERS. *American Naturalist* 128: 937-939.
- McNaughton SJ (1986b) ON PLANTS AND HERBIVORES. *American Naturalist* 128: 765-770.
- Melo FPL, Lemire D & Tabarelli M (2007) Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Ecoscience* 14: 124-129.
- Mendes MGF (2008) Microclima e expressão do efeito de borda em uma paisagem fragmentada na Floresta Atlântica Nordeste. Master. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Metzger J-P (2000) Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10: 1147-1161.
- Meyer ST (2008) Ecosystem engineering in fragmented forests. Edge-mediated hyper-abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration. Doctorate. Department of Plant Ecology and Systematics, University of Kaiserslautern - Kaiserslautern.
- Meyer ST, Leal IR, Tabarelli M & Wirth R (2011) Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology* 36: 14-24. doi:10.1111/j.1365-2311.2010.01241.x.
- Meyer ST, Leal IR & Wirth R (2009) Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) at the edge of an old Atlantic forest fragment. *Biotropica* 41: 711-716. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00531.x.
- Meyer ST, Roces F & Wirth R (2006) Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intraspecific and within plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Functional Ecology* 20: 973-984. doi:10.1111/j.1365-2435.2006.01178.x.

- Miller RE & Woodrow IE (2008) Resource availability and the abundance of an N-based defense in Australian tropical rain forests. *Ecology* 89: 1503-1509.
- Moutinho P, Nepstad DC & Davidson EA (2003) Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265-1276.
- Mueller UG, Schultz TR, Currie CR, Adams RMM & Malloch D (2001) The origin of the attine ant-fungus mutualism. *Quarterly Review of Biology* 76: 169-197.
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58-62.
- Murdoch WW (1966) "Community Structure, Population Control, and Competition"-A Critique. *The American Naturalist* 100: 219-226.
- Nichols-Orians C (1991) Condensed Tannins, Attine Ants, and the Performance of a Symbiotic Fungus. *Journal of Chemical Ecology* 17: 1177-1195.
- Nichols-Orians CM & Schultz JC (1989) Leaf Toughness Affects Leaf Harvesting by the Leaf Cutter Ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 21: 80-83.
- Nobel PS (1999) *Physicochemical & environmental plant physiology*. Second edn. Academic Press, San Diego.
- Oliveira MA, Grillo AS & Tabarelli M (2004) Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages, Vol. 38: Cambridge Journals Online, pp. 389-394.
- Oliveira MA, Santos AMM & Tabarelli M (2008) Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 256: 1910-1917. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.014.
- Olson DM, Davis RF, Wackers FL, Rains GC & Potter T (2008) Plant-herbivore-carnivore Interactions in Cotton, *Gossypium hirsutum*: Linking Belowground and Aboveground. *Journal of Chemical Ecology* 34: 1341-1348. doi:10.1007/s10886-008-9532-1.
- Paula MDd (2006) Padrões e processos de fragmentação no Centro de Endemismo Pernambuco. Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco - Recife.
- Pimentel C, Sarr B, Diouf O, Abboud ACS & Roy-Macauley H (2002) Tolerância protoplasmática foliar à seca em dois genótipos de Caupi cultivados em

- campo. Revista da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - Série Ciências da Vida 22: 07-14.
- Pimentel DS & Tabarelli M (2004) Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36: 74-84.
- Pôrto K, Almeida-Cortez JdS & Tabarelli M, eds. (2006) Diversidade biológica e conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco. 1 edn. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Price P (1991) The plant vigour hypothesis and the attack of herbivores. *Oikos* 62: 244-251. doi:10.2307/3545270.
- Pulice CE & Packer AA (2008) Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. *Functional Ecology* 22: 801-807. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01440.x.
- Quinlan RJ & Cherrett JM (1979) The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology* 4: 151-160. doi:10.1111/j.1365-2311.1979.tb00570.x.
- Rao M (2000) Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16: 209-225.
- Rao M, Terborgh J & Nuñez P (2001) Increased Herbivory in Forest Isolates: Implications for Plant Community Structure and Composition. *Conservation Biology* 15: 624-633.
- Rautio P, Huhta AP, Piippo S, Tuomi J, Juenger T, Saari M & Aspi J (2005) Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to simulated browsing and resource availability. *Oikos* 111: 179-191.
- Ries L, Fletcher RJ, Battin J & Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 491-522. doi:10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148.
- Rockwood LL (1976) Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57: 48-61.
- Rolett B & Diamond J (2004) Environmental predictors of pre-European deforestation on Pacific islands. *Nature* 431: 443-446. doi:10.1038/nature02801.
- Santos BA, Peres C, Oliveira MA, Grillo A, Alves-Costa CP & Tabarelli M (2008a) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest

- fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141: 249-260. doi:10.1016/j.biocon.2007.09.018.
- Santos JC, Silveira FAO & Fernandes GW (2008b) Long term oviposition preference and larval performance of *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) on larger shoots of its host plant *Bauhinia brevipes* (Fabaceae). *Evolutionary Ecology* 22: 123-137. doi:10.1007/s10682-007-9162-z.
- Santos JHRd (1998) *Relação inseto-planta: princípios de manejo*. Imagem Gráfica Editora Ltda, Mossoró.
- Saverschek N, Herz H, Wagner M & Roces F (2010) Avoiding plants unsuitable for the symbiotic fungus: learning and long-term memory in leaf-cutting ants. *Animal Behaviour* 79: 689-698. doi:10.1016/j.anbehav.2009.12.021.
- Schultz TR & Meier R (1995) A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20: 337-370.
- Silva JMC & Casteleti CHM (2003) Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of the Brazil: The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats and outlook (ed. by IG Câmara) Island Press, Washington, pp. 43-59.
- Silva MG & Tabarelli M (2001) Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 22: 259-268.
- Silva PSDd, Leal IR, Wirth R & Tabarelli M Decreasing abundance of leaf-cutting ants across a chronosequence of advancing Atlantic forest regeneration. *Journal of Tropical Ecology*.
- Stinchcombe JR (2002) Can tolerance traits impose selection on herbivores? *Evolutionary Ecology* 16: 595-602.
- Stowe KA, Marquis RJ, Hochwender CG & Simms EL (2000) The evolutionary Ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology & Systematics* 31: 565-595.
- Tabarelli M & Gascon C (2005) Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 19: 734-739.

- Tabarelli M, Lopes AV & Peres CA (2008) Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40: 657-661. doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x.
- Tabarelli M, Silva JMCd & Gascon C (2004) Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419-1425.
- Terborgh J, Feeley K, Silman M, Nuñez P & Balukjian B (2006) Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands *Journal of Ecology* 94: 253-263.
- Terborgh J, Lopez L, Nuñez P, Rao M, Shahabuddin G, Orihuela G, Riveros M, Ascanio R, Adler Gh, Lambert TD & Balbas L (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Thies C, Steffan-Dewenter I & Tscharntke T (2008) Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agriculture Ecosystems & Environment* 125: 266-268. doi:10.1016/j.agee.2007.12.011.
- Turner IM (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *The Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- Tyree MT, Vargas G, Engelbrecht BMJ & Kursar TA (2002) Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *Journal of Experimental Botany* 53: 2239-2247. doi:10.1093/jxb/erf078.
- Ulyshen MD, Hanula JL, Horn S, Kilgo JC & Moorman CE (2005) Herbivorous insect response to group selection cutting in a southeastern bottomland hardwood forest. *Environmental Entomology* 34: 395-402.
- Urbas P (2004) Effects of forest fragmentation on *bottom-up* control in leaf-cuttings ants. Doctorate. Department of Botany, Technische Universität Kaiserslautern - Kaiserslautern.
- Urbas P, Araujo-Jr MV, Leal IR & Wirth R (2007a) Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39: 489-495. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00285.x.
- Urbas P, Araujo-Júnior Mv, Leal IR & Wirth R (2007b) Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39: 489-495. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00285.x|ISSN 0006-3606.

- Vasconcelos HL (1990) Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 6: 249-252.
- Vasconcelos HL (1997) Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant: responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia* 112: 370-378.
- Vasconcelos HL, Carvalho KS & Delabie JHC (2001) Landscape Modifications and Ant Communities: Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of fragmented forest (ed. by RO Bierregard, C Gascon, TE Lovejoy & R Mesquita) Yale University Press, London, pp. 199-207.
- Vasconcelos HL & Cherret JM (1994) Changes in leaf-cutting ants populations (Formicidae: Attini) after the clearing off mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 107-113.
- Vasconcelos HL & Cherrett JM (1990) Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the Central Amazon. *Insectes Sociaux* 37: 131-145.
- Vasconcelos HL & Cherrett JM (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 HL & Cherrett JM (1996) The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 78: 215-220.
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR & LIMA JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Verchot LV, Moutinho PR & Davidson EA (2003) Leaf-cutting ant (*Atta Sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1219-1222.
- Viana LR, Santos JC, Arruda LJ, Santos GP & Fernandes GW (2004) Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae : Attini) in an area of Cerrado vegetation. *Neotropical Entomology* 33: 391-393.
- Volaire F & Thomas H (1995) Effects of drought on water relations, mineral up-take, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany* 75: 513-524.

- Watling JI & Donnelly MA (2006) Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* 20: 1016-1025.
- White TCR (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90-105. doi:10.1007/BF00379790.
- White TCR (2009) Plant vigour versus plant stress: a false dichotomy. *Oikos* 118: 807-808. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17495.x.
- Wilson EO (1990) *Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Wirth R, Herz H, Ryel R, Beyschlag W & Hölldobler B (2003) *Herbivory of Leaf-Cutting Ants - A Case Study on *Atta colombica* in the Tropical Rainforest of Panama*. Springer, Berlin.
- Wirth R, Meyer ST, Almeida WR, Júnior MVA, Barbosa VS & Leal IR (2007) Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23: 501-504. doi:10.1017/S0266467407004221.
- Wirth R, Meyer ST, Leal IR & Tabarelli M (2008a) Plant-Herbivore Interactions at the Forest Edge. *Progress in Botany* 69: 423-448.
- Wirth R, Meyer ST, Leal IR & Tabarelli M (2008b) Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 68: 423-448.
- Wise MJ & Abrahamson WG (2005) Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109: 417-428.
- Wise MJ & Abrahamson WG (2007) Effects of Resource Availability on Tolerance of Herbivory: A Review and Assessment of Three Opposing Models. *The American Naturalist* 169: 443-454.
- Wise MJ & Abrahamson WG (2008) Applying the Limiting Resource Model to Plant Tolerance of Apical Meristem Damage. *American Naturalist* 172: 635-647. doi:10.1086/591691.
- Yimer F, Ledin S & Abdelkadir A (2006) Soil property variations in relation to topographic aspect and vegetation. community in the south-eastern highlands of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 232: 90-99. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.055.
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th edn. Prentice Hall, New Jersey.

Tabela 1: Resultados da análise de co-variância aplicada sobre o conteúdo relativo de água nas folhas de *Miconia prasina*, *Ocotea glomerata*, *Tapirira guianensis* e *Tovomita brevistaminea* na floresta de Coimbra, em Alagoas – Brasil. O modelo apresentou um R² ajustado de 0,39 ($p < 0,0001$). g.l. – graus de liberdade; SQ – soma dos quadrados; F – estatística F de Fisher; p – valor de p.

Efeito	g.l.	SQ	F	p
Orientação da borda	3	2,289	18,345	<,0001
Espécie	3	0,506	4,056	0,008
log Distância	1	0,019	0,467	0,495
Espécie*log distância	3	0,048	0,383	0,766
Orientação da borda*Espécie	9	0,924	2,470	0,010
Orientação da borda*log Distância	3	0,177	1,417	0,238
Orientação da borda*Espécie*log Distância	9	0,315	0,842	0,578

Tabela 2: Conteúdo relativo de água (média $\pm$ DP) em quatro espécies de plantas e nas quatro orientações de borda na floresta de Coimbra, Alagoas – Brasil. Diferenças significativas nos testes *a posteriori* entre as espécies e orientações de borda consideradas são indicadas por letras diferentes.

Espécie	<i>Miconia prasina</i> (N = 178)	<i>Ocotea glomerata</i> (N = 41)	<i>Tapirira guianensis</i> (N = 42)	<i>Tovomita brevistaminea</i> (N = 35)
CRA (%)	90,07 $\pm$ 12,4 ^A	68,771 $\pm$ 28,06 ^{A,B}	74,357 $\pm$ 24,04 ^B	74,778 $\pm$ 24,23 ^B
Orientação da borda	Leste (N = 39)	Norte (N = 198)	Sul (N = 22)	Oeste (N = 36)
CRA (%)	85,405 $\pm$ 12,6 ^A	80,365 $\pm$ 23,7 ^B	93,87 $\pm$ 4,21 ^A	88,48 $\pm$ 8,7 ^A
Espécie	Orientação da borda	CRA (%)	DP	N
<i>Miconia prasina</i>	Leste	95,045	7,283	7
	Norte	88,990	13,466	145
	Sul	95,526	2,423	8
	Oeste	94,497	3,244	18
<i>Ocotea glomerata</i>	Leste	83,187	6,407	11
	Norte	54,914	33,072	21
	Sul	94,831	0,680	2
	Oeste	80,247	10,158	7
<i>Tapirira guianensis</i>	Leste	75,822	26,739	6
	Norte	62,813	25,527	21
	Sul	94,154	2,239	7
	Oeste	86,238	7,426	8
<i>Tovomita brevistaminea</i>	Leste	86,369	5,945	15
	Norte	48,774	28,149	11
	Sul	90,458	7,407	5
	Oeste	83,220	10,937	4
TOTAL		83,080	20,620	296

Tabela 3: Resultados dos bioensaios para preferência alimentar de duas espécies de Atta (*A. sexdens* and *A. cephalotes*) e um total de seis espécies de plantas diferentes em Coimbra, Alagoas – Brasil. Os valores dados são o Índice de Aceitabilidade Média (IAM, $\pm$ desvio padrão) e a Área Foliar Média (cm², $\pm$ desvio padrão) removida de plantas controle vigorosas e plantas submetidas a estresse hídrico (Estressado) e os resultados dos testes-t pareado de Student (d.f., t e valor de p).

Espécie de planta	IAM	Área foliar média (cm ²)		g.l.	T	p
		Controle	Estressado			
<i>Atta sexdens</i>						
<i>Ocotea glomerata</i>	0.72 ± 0.31	36.34 ± 36.59	96.45 ± 36.59	9	2.88	0.01
<i>Lecythis lurida</i>	0.84 ± 0.13	12.27 ± 15.75	51.23 ± 15.75	7	5.23	< 0.001
<i>Miconia prasina</i>	0.66 ± 0.22	24.10 ± 19.23	50.82 ± 19.23	7	1.92	0.04
<i>Tovomita brevistaminea</i>	0.86 ± 0.24	11.87 ± 12.79	17.88 ± 12.79	4	3.01	0.01
<i>Tapirira guianensis</i>	0.65 ± 0.39	20.86 ± 22.06	59.97 ± 22.06	4	0.61	0.28
<i>Atta cephalotes</i>						
<i>Ocotea glomerata</i>	0.79 ± 0.16	2.64 ± 3.75	29.44 ± 3.75	4	5.64	0.01
<i>Licania tomentosa</i>	0.78 ± 0.14	35.28 ± 39.48	97.65 ± 39.48	9	4.05	0.01

Legenda das figuras

Figura 1 – Localização da área de estudo, Coimbra, inserida na paisagem de Serra Grande, grupo de remanescentes de Mata Atlântica pertencente à Usina Serra Grande S.A., localizada entre os municípios de Ibateguara e São José da Laje, Alagoas, no Nordeste brasileiro.

Figura 2 – Conteúdo relativo de água (CRA) em quatro espécies *Miconia prasina*, *Ocotea glomerata*, *Tapirira guianensis* e *Tovomita brevistaminea* nas quatro orientações de borda (Leste, Norte, Sul e Oeste; $N = 296$; g.l. = 3; $F = 18,345$; $p < 0,0001$) em Coimbra, Alagoas – Brasil. Diferenças significativas nos testes *a posteriori* (teste de Tukey) entre as orientações de borda consideradas são indicadas por letras diferentes.

Figura 3 – Distância e Conteúdo Relativo de Água ($N = 296$; g.l. = 1; $F = 0,467$; $p = 0,495$) para *Miconia prasina*, *Ocotea glomerata*, *Tapirira guianensis* e *Tovomita brevistaminea* nas quatro orientações de borda em Coimbra, Alagoas - Brasil.

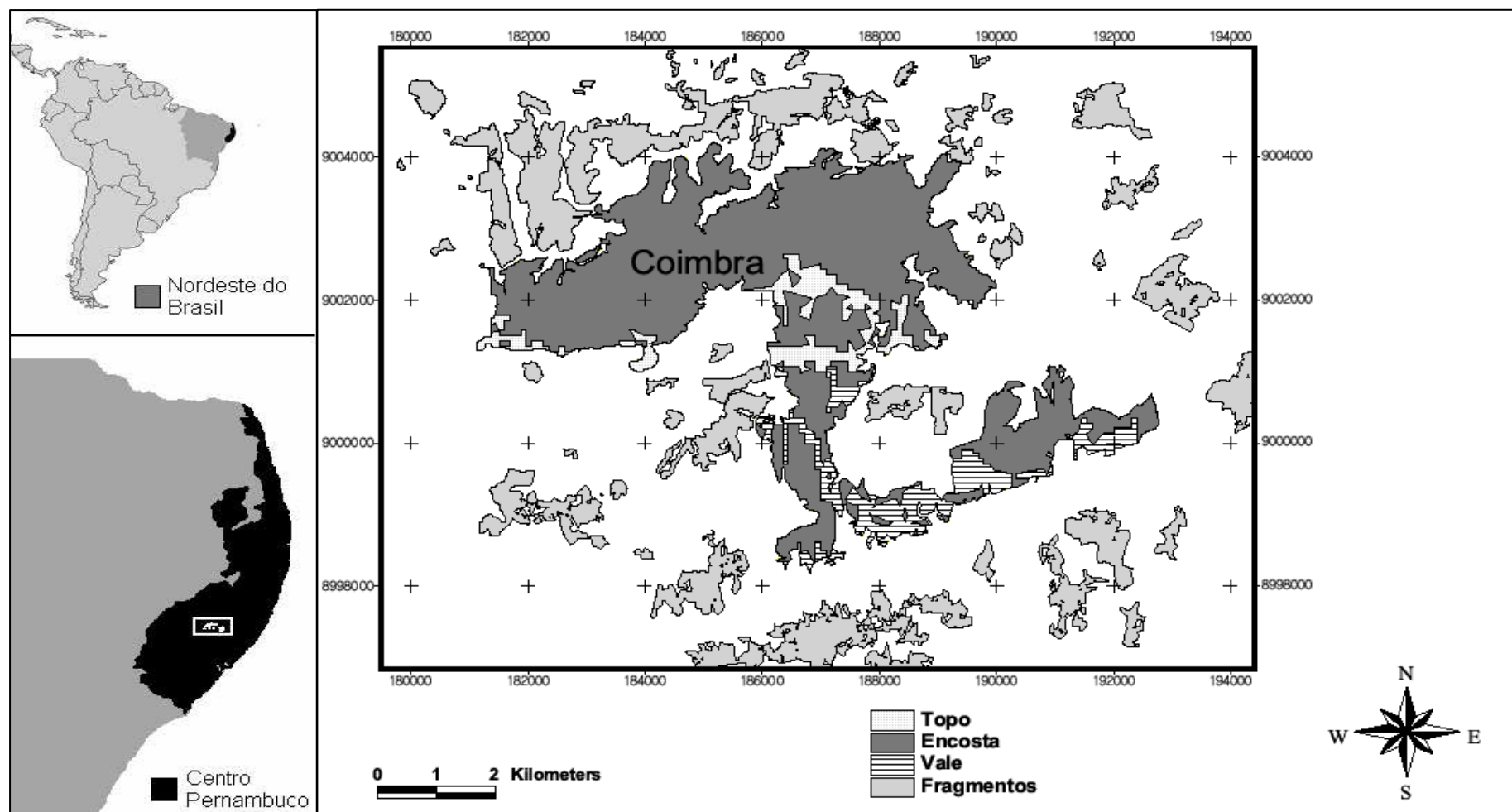


Figura 1.

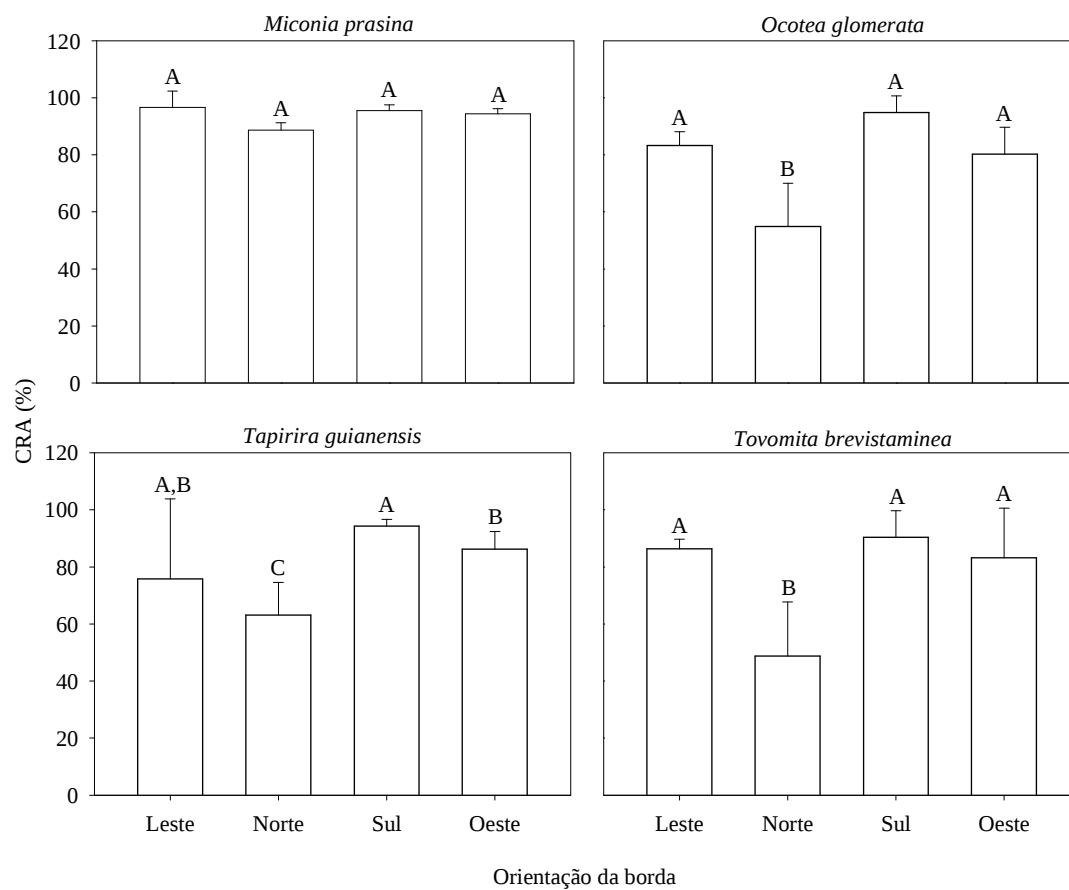


Figura 2.

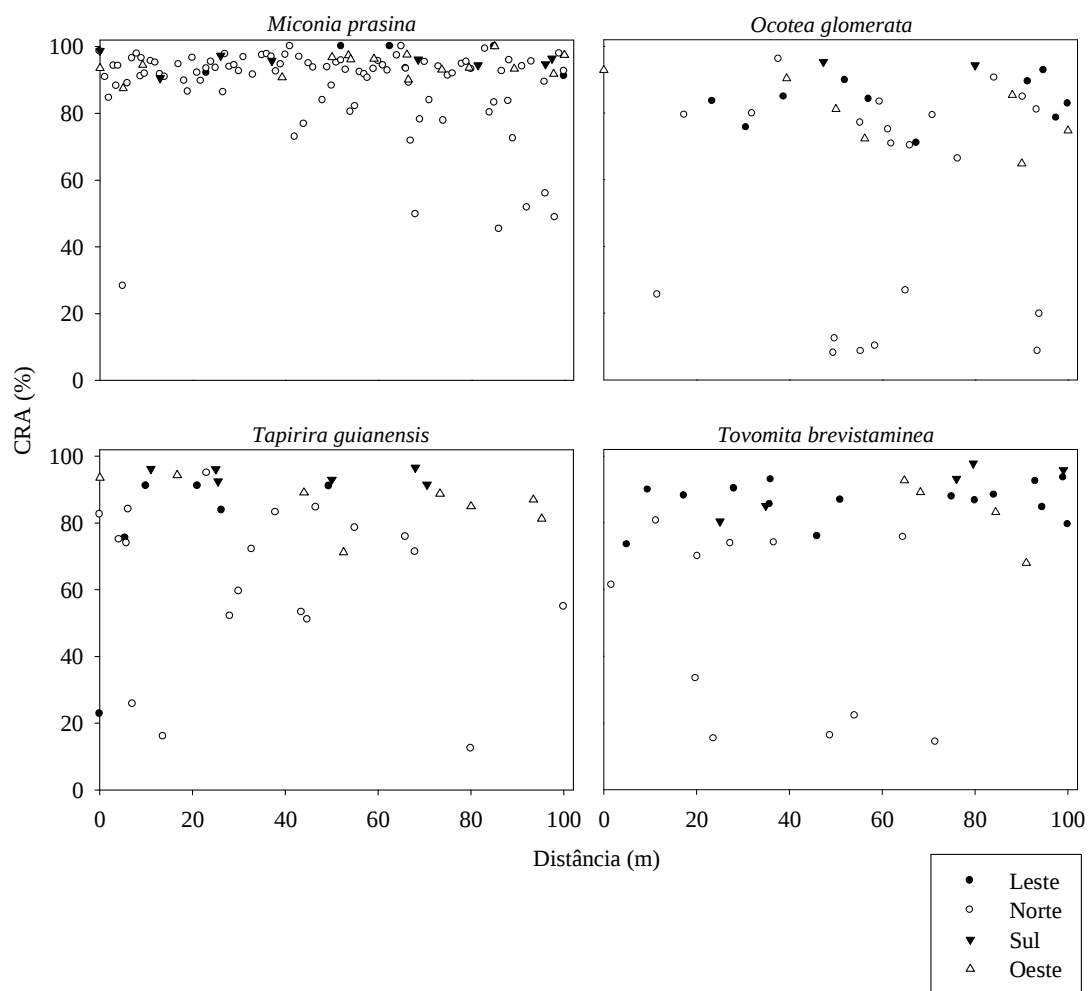


Figura 3.

CONCLUSÃO

Em florestas fragmentadas, as formigas cortadeiras (Formicidae: Attini) estão experimentando um processo de liberação ecológica. Com as perturbações advindas da remoção da floresta e dos efeitos de borda, ocorrem mudanças na assembléia de plantas, que se tornam dominadas por plantas pioneiras, menos defendidas quimicamente e, por isso, preferencialmente consumidas por herbívoros, particularmente as formigas cortadeiras. Além disso, nas áreas de floresta afetadas por efeitos de borda, essas formigas sofrem uma menor taxa de parasitismo e de ataques por predadores. Assim, sob este cenário, evidencia-se o relaxamento dos controles base-topo e topo base, das formigas, o que explica o fato de a densidade de ninhos de formigas cortadeiras ser cerca de seis vezes maior nas áreas de floresta afetadas por efeitos de borda do que nas áreas de floresta conservadas.

Entretanto, a preferência alimentar das formigas pode influenciar neste processo. Existe evidências de que formigas cortadeiras preferem forragear sobre plantas submetidas a estresse hídrico, e os ambientes de borda, em geral, são considerados como ambientes mais estressantes para as plantas. Assim, o objetivo deste trabalho foi investigar se os efeitos de borda, de fato, provocam maior estresse nas plantas, e se as formigas cortadeiras preferem forragear sobre plantas submetidas a estresse hídrico.

Não foi encontrada evidência de que plantas menos sujeitas aos efeitos de borda (localizadas mais para o interior da floresta) sofrem menos estresse hídrico do que plantas localizadas nas zonas de borda. Encontramos, entretanto, que a orientação geográfica da borda influi na intensidade do estresse hídrico a que as plantas estão sujeitas, com as plantas localizadas nas bordas voltadas para o equador (borda Norte em Coimbra) apresentando menor conteúdo hídrico. A preferência de forrageamento das formigas cortadeiras sobre plantas submetidas a estresse hídrico foi confirmada e, como utilizamos duas espécies de formigas e seis espécies de plantas, pode-se dizer que este é um padrão geral, independente do par de espécie de formiga e planta.

Por fim, não se pode afirmar que o relaxamento do controle base-topo é influenciado pela maior ocorrência de plantas estressadas nas bordas florestais ao menos considerando um gradiente de distância. Entretanto, como encontramos que as plantas localizadas nas bordas florestais voltadas para o equador estão expostas a um ambiente mais dessecado, trabalhos futuros devem investigar se a densidade populacional de formigas cortadeiras é influenciada pela orientação geográfica da borda.

ANEXO – INSTRUÇÕES PARA AUTORES NO PERIÓDICO JOURNAL OF TOPICAL ECOLOGY

Journal of Tropical Ecology – Instructions for contributors

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)