UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

FORMIGAS CORTADEIRAS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) COMO AGENTES MODIFICADORES DA DISPONIBILIDADE DE LUZ E DA ESTRUTURA DA COMUNIDADE VEGETAL EM FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA

MICHELE MARTINS CORRÊA

RECIFE, 2006

Livros Grátis

http://www.livrosgratis.com.br

Milhares de livros grátis para download.

MICHELE MARTINS CORRÊA

FORMIGAS CORTADEIRAS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) COMO AGENTES MODIFICADORES DA DISPONIBILIDADE DE LUZ E DA ESTRUTURA DA COMUNIDADE VEGETAL EM FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Doutor.

Orientadora: Profa. Dra. Inara R. Leal

Co-orientador: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli

Recife, 2006

Corrêa, Michele Martins
Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica Nordestina / Michele Martins Corrêa. – Recife : O Autor, 2006.
viii, 128 folhas : il., fig., tab.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2006.

Inclui bibliografia.

1. Biologia vegetal – Ecologia de comunidades – Interação formiga-planta. 2. Formigas cortadeiras – Clareiras sobre os ninhos – Áreas de forrageamento. 3. Floresta Atlântica Nordestina – Comunidade vegetal – Estrutura – Disponibilidade de luz. I. Título.

581.52	**CDU (2.ed.)**	**UFPE**
581.78	**CDD (22.ed.)**	**BC2006-531**

MICHELE MARTINS CORREA

"Formigas Cortadeiras *(Hymenoptera, Formicidae)* Como Agentes Modificadores da Disponibilidade de Luz e da Estrutura da Comunidade Vegetal em Floresta Atlântica Nordestina"

BANCA EXAMINADORA:

Inara R. Leal

Profª. Dra. Inara Roberta Leal (orientadora) - UFPE

Ariadna Valentina de F. e Lopes

Profª. Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes - UFPE

Jarcilene S. Almeida Cortez

Profª. Dra. Jarcilene Silva de Almeida Cortez - UFPE

Vasconcelos

Profº. Dr. Heraldo Vasconcelos - UFU

Castro

Profª. Dra. Cibele Cardoso de Castro - UFRPE

Recife-PE.
2006

Dedico esse trabalho aos meus avós Ademir e Zilda,

E aos meus eternos amigos Xande e Seu Eleno

AGRADECIMENTOS

À minha querida orientadora Inara Leal, por toda ajuda logística, intelectual e moral durante todos os anos que nos conhecemos. Você é um exemplo de beleza, genialidade e simplicidade. Obrigada por acreditar em mim e me ajudar a ser uma pessoa melhor.

A Marcelo Tabarelli, por todo carinho e auxílio durante o trabalho. Obrigada pelo socorro nas horas de dúvidas e pela amizade tão preciosa.

A Rainer Wirth, pela imensa contribuição durante todo o trabalho e pela pessoa maravilhosa que você é.

A todos os membros da banca examinadora, pelas sugestões pertinentes que fizeram este trabalho melhor.

A todos os meus companheiros de Recife, cuja amizade me ajudou a enfrentar essa grande cidade nos momentos mais difíceis; obrigada pela ajuda no campo, pelo carinho a todo momento, a vocês declaro toda minha admiração. Obrigada Patriota, Adinha, Alexandre, Marcondes, Biu, Felipe Camarão, Gabriela, Paulinho, Ursula, Bráulio, Eva, Janaina, Olivier, Amaro, Manoel, Walkiria, Cíntia, Urbano, Graciliano, Magda, Samuel Tardif e Leo Krause.

A Ricardo Fernandes, por me receber tão calorosamente em sua casa e ser uma das pessoas mais encantadoras que já conheci.

Agradecimentos especiais a Paty, Eneide, Karina, Gabi e Paulinho, pela amizade sem fim, por todo carinho e socorro sempre, pelas alegrias e pelas muitas rizadas, obrigada.

Ao meu amigo, Sr. Eleno, por dividir comigo seus conhecimentos, e pela ajuda sempre que podia. Agradeço eternamente pela chance de ter conhecido essa pessoa tão generosa.

A Juergen Berger, pela ajuda nas análises de sobrevivência das plântulas.

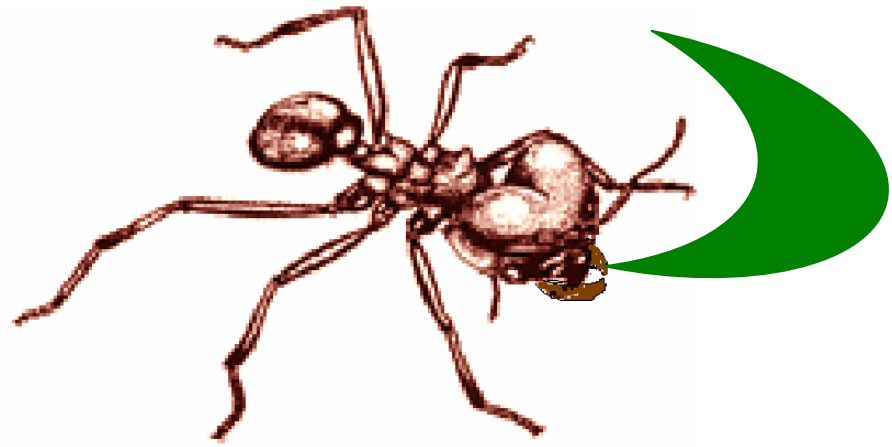
A Marcondes e Alexandre, pela ajuda na execução do trabalho e identificação das plantas mesmo nos dias mais chuvosos. Meu amigo Xande, nunca te esquecerei.

A Raymundo, por ser meu amor, meu companheiro mais leal e o melhor presente que a vida já me deu.

A meus pais e irmão, por todo o amor e incentivo a todo o momento.

Aos meus avós, por todo o carinho e torcida, mesmo que a distância.

A CAPES, DFG, CNPq, CEPAN, FADE, Fundação O Boticário, Conservação Internacional do Brasil e Usina Serra Grande pelo apoio financeiro e logístico.



Formigas carregadeiras entram em casa de bunda...

... é um ser tão pequeno que não agüenta nem neblina...

... e...

...quando chove nos braços da formiga o horizonte diminui

Manoel de Barros

SUMÁRIO

Introdução geral..... 01

Revisão da literatura..... 04

A fragmentação florestal..... 04

A regeneração florestal e o papel dos herbívoros..... 05

Clareiras naturais..... 07

Formigas cortadeiras..... 08

Fragmentação florestal favorecendo as formigas cortadeiras..... 09

Formigas cortadeiras influenciando a regeneração da floresta..... 11

Referências bibliográficas..... 12

Manuscrito 1 - Efeito dos ninhos de *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) na disponibilidade de luz e estrutura da comunidade vegetal em um remanescente de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil 22

Resumo..... 24

Abstract..... 26

Introdução..... 27

Área de estudo..... 29

Materiais e Métodos..... 29

Resultados..... 32

Discussão..... 35

Agradecimentos..... 39

Literatura citada..... 40

Tabelas..... 47

Legendas das figuras..... 59

Figuras..... 61

Manuscrito 2 - Forrageamento de *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae) modificando a disponibilidade de luz e estrutura da comunidade vegetal em um remanescente de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil 70

Resumo..... 72

Abstract..... 73

Introdução..... 74

Métodos..... 76

Resultados..... 79

Discussão..... 81

Agradecimentos..... 85

Literatura citada..... 86

Tabela..... 92

Legendas das figuras..... 103

Figuras..... 105

Conclusões..... 115

Resumo..... 116

Abstract..... 117

Normas da revista Journal of Tropical Ecology..... 118

Normas da revista Biotropica..... 123

INTRODUÇÃO GERAL

Clareiras naturais são consideradas importantes para a manutenção da diversidade de árvores em florestas (DENSLOW, 1987; TERBORGH, 1992; TABARELLI; MANTOVANI, 2000) e representam um sítio essencial para regeneração de espécies intolerantes à sombra (WHITMORE, 1990). Espécies tolerantes à sombra também podem ser beneficiadas com esse aumento na disponibilidade de luz (WHITMORE, 1990), uma vez que luz é um fator limitante para a sobrevivência de qualquer vegetal. Entretanto, essas espécies apresentam um requerimento de luz menor do que as espécies intolerantes (WHITMORE, 1990), e o excesso de luz pode levar a um aumento na dessecação de suas plântulas e constituir uma barreira para o recrutamento de novos indivíduos (DENSLOW, 1987; POORTER, 1999, 2001).

Devido à constante remoção da vegetação que cresce sobre os ninhos, durante a construção e relocação destes, colônias de formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae, Attini), especialmente aquelas do gênero *Atta*, criam pequenas clareiras no sub-bosque da floresta, ocasionando mudanças na incidência de luz que chega ao solo e aumento na disponibilidade de espaço (FARJI-BRENER; ILLES, 2000). Quando as colônias morrem ou migram, estes ninhos abandonados podem torna-se centros de recrutamento de pequenas plantas de sub-bosque (GARRETTSON *et al.*, 1998), pois, além da maior intensidade de luz (FARJI-BRENER; ILLES, 2000), apresentam, também, maior quantidade de nutrientes (MOUTINHO *et al.* 2003) e de conteúdo de água (BUCHER, 1982) que áreas adjacentes. Assim, em florestas neotropicais, os ninhos abandonados de *Atta* spp. apresentam um conjunto de condições que podem favorecer o estabelecimento e crescimento de plantas que são incomuns no sub-bosque das florestas (GARRETTSON *et al.*, 1998; FARJI-BRENER; GHERMANDI, 2000; FARJI-BRENER; ILLES, 2000), modificando a diversidade de espécies vegetais na área do ninho (GARRETTSON *et al.*, 1998; FARJI-BRENER; ILLES, 2000). Apesar da disponibilidade de nutrientes no solo dos ninhos das formigas cortadeiras ter sido bastante investigada (e.g., MOUTINHO *et al.* 2003), ainda existe

pouca informação a respeito do impacto das clareiras dos ninhos de saúvas no recrutamento e sobrevivência de espécies tolerantes à sombra.

Sabe-se que em áreas perturbadas, culturas agrícolas, florestas em estágios iniciais de sucessão, bordas de floresta e pequenos fragmentos as formigas cortadeiras apresentam altas densidades populacionais, sendo o inverso observado para áreas preservadas e em florestas contínuas (JAFFE; VILELA, 1989; VASCONCELOS; CHERRETT, 1995; FARJI-BRENER, 2001; MOUTINHO *et al*., 2003; URBAS *et al*., 2002; WIRTH *et al*., 2003). URBAS *et al.* (2002, 2003) e WIRTH *et al.* (2003a), trabalhando na Floresta Atlântica Nordestina, encontraram uma densidade de colônias da formiga *Atta cephalotes* quase seis vezes maior em fragmentos pequenos (50 a 500 ha) do que no maior fragmento da região (ca. 3.500 ha) , utilizado como área controle em estudos sobre fragmentação (e.g. OLIVEIRA *et al*., 2004; URBAS *et al*., no prelo). Os autores sugerem que essa diferença seja resultado de um desequilíbrio na cadeia trófica das formigas causado pela fragmentação florestal, como aumento na disponibilidade de recursos para as formigas (i.e., diminuição do controle base-topo) e perda de predadores e parasitas (i.e., diminuição do controle topo-base).

O aumento na densidade populacional de formigas cortadeiras (JAFFE; VILELA, 1989; VASCONCELOS; CHERRETT, 1995; RAO, 2000; RAO *et al.,* 2001; MOUTINHO *et al*., 2003; URBAS *et al*., 2002; WIRTH *et al*., 2003), associado à criação de clareiras para construção e manutenção das colônias (FARJI-BRENER; ILLES, 2000; HULL-SANDERS; HOWARD 2003) e às altas taxas de herbivoria em áreas fragmentadas (URBAS *et al*., no prelo) devem estar modificando as condições microclimáticas da floresta em que as formigas cortadeiras se estabelecem, aumentando a dessecação da floresta e diminuindo as áreas fechadas, úmidas e com floresta madura (Figura 1). Dessa forma, nos dois capítulos aqui apresentados eu investiguei o efeito da construção dos ninhos (capítulo 1) e do forrageamento (capítulo 2) da formiga cortadeira *Atta cephalotes* na composição de espécies e estrutura da vegetação de um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

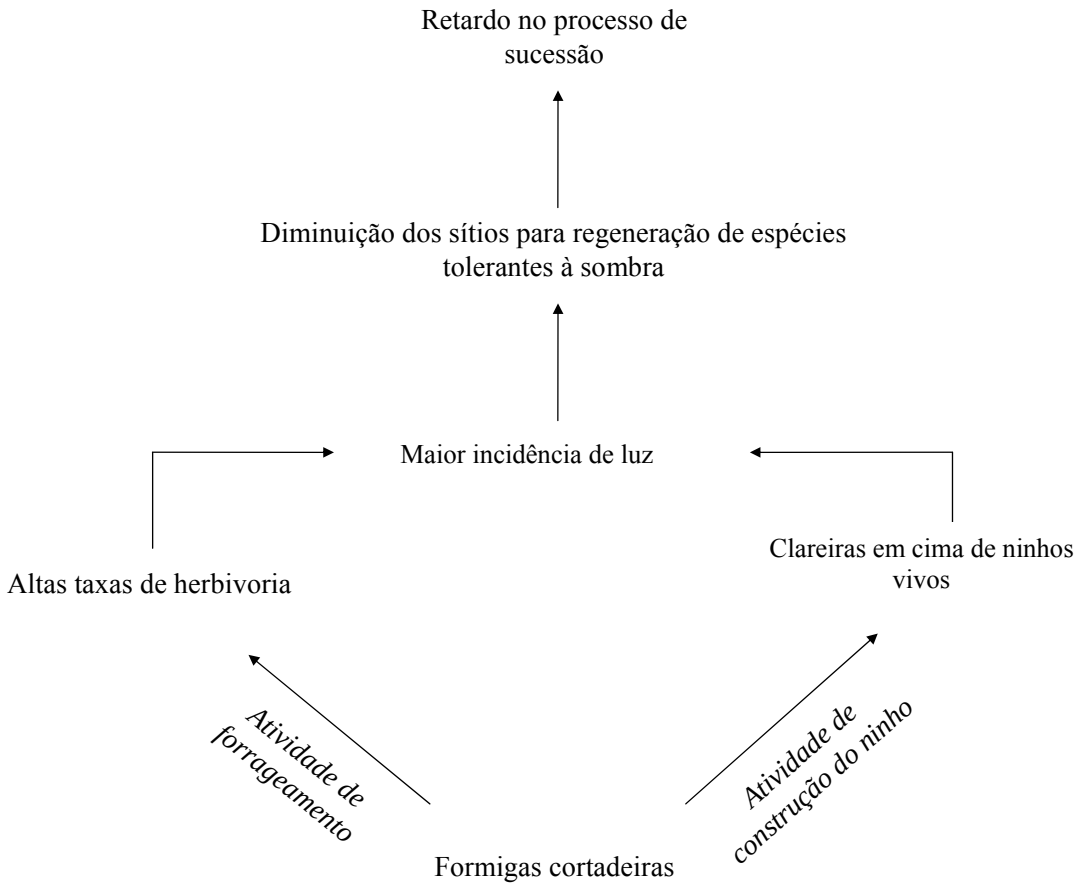


Figura 1. Esquema hipotético de como as formigas cortadeiras podem retardar o processo de sucessão ecológica.

REVISÃO DE LITERATURA

A fragmentação florestal

As florestas tropicais pluviais representam 7% da superfície do planeta e abrigam mais que 50% das espécies existentes no mundo (PRIMACK; RODRIGUES, 2002). Porém, muitos ecossistemas deste bioma estão altamente ameaçados devido à alta taxa de destruição de habitat ocasionada pela fragmentação, principalmente na segunda metade do século passado (PRIMACK; RODRIGUES, 2002). A destruição dessas florestas pode ser vista como a maior ameaça para a diversidade biológica do planeta, pois, além de serem ricas em espécies (TURNER; CORLETT, 1996), apresentam um grande número de espécies endêmicas e raras (HUBBELL; FOSTER, 1986).

A fragmentação florestal, i.e., a conversão de florestas contínuas em fragmentos isolados e inseridos em uma matriz não-florestal (DESOUZA *et al.*, 2001), provoca uma série de modificações nas comunidades desses ambientes. Um dos efeitos mais drásticos desse processo é o efeito de borda, uma alteração da relação borda/interior da floresta, que pode alterar a característica do remanescente (MURCIA, 1995), resultando em uma variedade de modificações físicas e biológicas (BIERREGARD; LOVEJOY, 1989; SAUNDERS *et al*., 1991; BROWN; BROWN 1992; REIS; MULLER, 1995; VIANA; TABANEZ, 1996; CHIARELLO, 1999; TABARELLI *et al*., 1999). Dentre as mudanças físicas promovidas pelo aumento de borda estão: o aumento na turbulência do vento (SAUNDERS *et al*., 1991; MURCIA, 1995; LAURANCE *et al*., 1998), a redução na umidade do ar e do solo (MURCIA, 1995), o aumento da temperatura (CLARK *et al*., 2002) e luminosidade nessas áreas (ZUIDEMA *et al*., 1996). Essas mudanças físicas afetam a composição de espécies e a estrutura da floresta através de alterações nas taxas de mortalidade de grandes árvores tolerantes à sombra (LAURANCE *et al.*, 2000), e aumento no recrutamento de espécies intolerantes à sombra, lianas, trepadeiras e espécies invasoras (OLIVEIRA FILHO *et al.*, 1997, LAURANCE *et al*., 1998, 2000, 2001).

Além da redução de habitat e o incremento da borda, o processo de fragmentação, também interrompe processos ecológicos que são importantes para a manutenção das populações florestais

tais como polinização e dispersão de sementes, reduzindo as chances de sobrevivência das espécies (MACHADO; LOPES, 2000; SILVA; TABARELLI, 2000a; GALLETI *et al*., 2003).

A Floresta Atlântica está entre os ecossistemas mais fragmentados e ameaçados do planeta, sendo que, de sua área original, que anteriormente cobria 1,5 milhões de km^2 (TABARELLI *et al*., 2005), restam apenas cerca de 8% (MORELLATO; HADDAD, 2000). Essa área remanescente está restrita a pequenos fragmentos, normalmente isolados e circundados por matrizes diversas, como pastos, cidades, estradas e lavouras, que dificultam o deslocamento e a dispersão das espécies nativas (RANTA *et al*., 1998; PRIMACK; RODRIGUES, 2002). Embora tenha sido em grande parte destruída, ela ainda abriga cerca de 8.000 espécies endêmicas de plantas vasculares e 654 de vertebrados (MYERS *et al*., 2000). A região da Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco, ou Centro de Endemismo Pernambuco (*sensu* PRANCE 1982), é a região mais degradada deste ecossistema. Os 5% restantes da floresta nativa (GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2003) encontram-se distribuídos em pequenos fragmentos, em sua maioria com áreas inferiores a 100 hectares (RANTA *et al*., 1998) e isolados (GASCON *et al*., 2000). Segundo TURNER; COLLETT (1996), pequenos fragmentos florestais, particularmente aqueles com áreas menores do que 10 ha, podem, efetivamente, ser constituídos inteiramente por bordas. Assim, devido à sua alta diversidade e endemismo, esta região foi considerada como área prioritária para a conservação da Mata Atlântica (TABARELLI *et al.,* 2005), pois, de acordo com SILVA; TABARELLI (2000b), é esperada a extinção local de pelo menos 34% das espécies lenhosas dessa floresta devido à ausência de seus dispersores naturais, ocasionadas principalmente pela redução de habitat e pela caça predatória.

A regeneração florestal e o papel dos herbívoros

A regeneração florestal pode ser definida pelo ganho de espécies, através do qual uma floresta perturbada atinge características de floresta madura (SALDARRIAGA; UHL, 1991) e que só se inicia quando a fonte perturbadora cessa (TABARELLI, 1997). De acordo com UHL (1982) a velocidade da regeneração de uma floresta vai depender do tipo e intensidade do distúrbio e da

vegetação que resistiu a essa perturbação. Por exemplo, se na área de regeneração as espécies que dominarem primeiro essas áreas livres de espécies forem espécies de arbustos ou árvores, então a velocidade será maior do que se as gramíneas fossem as iniciantes (UHL, 1982; TABARELLI, 1997). Nesse processo, as propriedades dos organismos envolvidos na regeneração diferem entre si, e cada tipo de espécie apresenta melhor potencial competitivo em uma etapa dessa sucessão (WHITMORE, 1990). As espécies intolerantes à sombra são mais competitivas nos estágios iniciais, normalmente possuem sementes pequenas, com pouca reserva nutritiva, necessitam de grande quantidade luz para germinar, além do fato de serem as mais abundantes nos bancos de sementes de florestas (WHITMORE, 1990). Já as espécies tolerantes à sombra (de estágio mais avançado de sucessão), apresentam sementes grandes, com grande reserva nutritiva, suas plântulas são dominantes no chão de florestas maduras e possuem menor requerimento de luz para se desenvolverem (WHITMORE, 1990).

Embora as plântulas de espécies tolerantes à sombra sejam mais abundantes em solo de florestas maduras, elas estão sujeitas às mesmas pressões do ambiente que as intolerantes (WHITMORE, 1990; LAURANCE *et al*., 1998). Dessa forma, os efeitos da herbivoria tanto em um quanto em outro nicho de regeneração serão danosos ao sucesso de estabelecimento e sobrevivência das espécies, principalmente quando sujeitos a um herbívoro seletivo.

Os efeitos da herbivoria em plantas variam de uma escala pequena a uma catastrófica, dependendo da parte da planta removida, da intensidade de remoção e do efeito desse ataque no desenvolvimento da planta (CRAWLEY, 1983). Animais que se alimentam de sementes ou outras partes reprodutivas reduzem diretamente o recrutamento da planta e podem matá-la. Da mesma forma, herbívoros que se alimentam das folhas (ou parte delas) e do caule também reduzem o sucesso reprodutivo da planta por reduzir a área fotossintética e a absorção de nutrientes (HARPER, 1977) e aumentam a chance de mortalidade da planta (CRAWLEY, 1983). Em ambientes fragmentados, a freqüência de herbívoros é maior do que em ambientes conservados devido à redução ou ausência de seus controladores populacionais como predadores e parasitas (RAO, 2000;

RAO *et al.,* 2001; URBAS *et al.*, 2003; BARBOSA *et al*. 2005). Se o aumento na população dos herbívoros diminuir a população ou mesmo extinguir localmente alguma espécie de planta, eles podem modificar a estrutura das comunidades florestais, e, indiretamente, reduzir a população ou levar a extinção local espécies de animais associadas a essas plantas (MILLER *et al.,* 1992). Dessa forma, um ambiente já fragmentando e com alta densidade de herbívoros pode ter sua regeneração comprometida e as chances de recrutamento, estabelecimento e sobrevivência das espécies vegetais reduzidas.

Clareiras naturais

Clareiras naturais são consideradas as principais responsáveis pela regeneração de florestas tropicais e parecem contribuir para a diversidade florística das mesmas (BROKAW, 1982). Isso acontece porque, ao se formarem, elas abrem espaço para o estabelecimento de espécies diferentes da comunidade local e modificam a disponibilidade de luz nessas áreas (BROKAW, 1982; DENSLOW, 1987; TABARELLI; MANTOVANI, 2000). Assim, muitas espécies de árvores dependem, em um ou todos os estágios de sua história de vida, de clareiras para alcançar a sua maturidade (HARSTSHORN, 1978; BROKAW, 1982). Entretanto, as diferenças nas habilidades de tolerância à sombra influenciam a distribuição espacial e temporal do recrutamento de árvores (BROKAW, 1985). Sendo assim, tipicamente, espécies intolerantes à sombra apresentam altas densidades em grandes clareiras, enquanto espécies tolerantes à sombra se estabelecem no sub-bosque da floresta ou em pequenas clareiras (DENSLOW, 1987).

Uma clareira em uma floresta pode ser formada por diversos agentes, como por queda ou corte de árvores, por um animal ao construir seu abrigo, e até por formigas, como é o caso das formigas cortadeiras (FARJI-BRENER; ILLES, 2000). Ao construir e limpar seus ninhos, as formigas cortadeiras criam pequenas clareiras de sub-bosque, (FARJI-BRENER; ILLES 2000). Quando as colônias morrem ou são abandonadas, estas clareiras são consideradas locais ideais para o recrutamento de espécies vegetais (GARRETTSON *et al*., 1998, FARJI-BRENER; ILLES, 2000)

como já comentando anteriormente.

Formigas cortadeiras

As formigas cultivadoras de fungo (Hymenoptera, Formicidae, Attini) apresentam distribuição restrita ao continente americano. No Brasil, os primeiros registros dessas espécies datam da época do descobrimento, e, desde então, são alvo da curiosidade de muitos pesquisadores os quais já determinaram diversos aspectos de sua biologia e ecologia (e.g., MARICONI, 1970). Dentre suas características mais marcantes, registra-se a simbiose obrigatória dessas espécies com fungos cultivados dentro dos ninhos, os quais são alimentados com substrato predominantemente de origem vegetal, como folhas, flores, frutos e sementes (HOLLDOBLER; WILSON, 1990; WIRTH *et al*., 2003). Os fungos são o único recurso alimentar das larvas, embora os adultos possam se alimentar também da seiva exsudada das plantas cortadas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

O gênero *Atta* é o mais estudado dentre as formigas cortadeiras. Essas formigas apresentam centro de diversidade no Brasil (CHERRETT, 1989), não sendo registradas apenas no arquipélago de Fernando de Noronha (SCHOEREDER; COUTINHO, 1990). As espécies de *Atta* constroem ninhos subterrâneos grandes e conspícuos, os quais podem suportar populações contendo cerca de um milhão de formigas (VASCONCELOS, 1988). Seus ninhos são facilmente reconhecidos como uma pequena e uniforme abertura com grandes grãos de terra escavados nas redondezas da entrada. Uma colônia jovem de *Atta* tem um a dois grandes murundus (monte de terra acumulado na entrada do ninho), com duas a três entradas já bem estabelecidas. As colônias atingem a maturidade reprodutiva com cerca de 3 a 4 anos e seus ninhos apresentam, então, vários murundus grandes que cobrem uma superfície de muitos metros quadrados (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; RAO, 2000; WIRTH *et al*., 2003). O tempo de vida de uma rainha do gênero *Atta* varia de 10 a 15 anos (segundo HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WIRTH *et al*., 2003). As informações sobre colônias de *Acromyrmex* em diferentes idades são mais escassas, mas geralmente colônias jovens não

apresentam operárias maiores (soldados), suas áreas de forrageamento são muito restritas e seus murundus são bem menores que os de colônias adultas (GONÇALVES, 1961).

Para cultivar seus fungos simbióticos, as saúvas removem mais material vegetal que qualquer outro grupo de herbívoro, sendo muitas vezes consideradas a principal peste do neotrópico (FOWLER *et al*., 1989). Elas consomem muitas centenas de quilogramas de folhas por colônia por ano (FOWLER *et al*., 1990; WIRTH *et al*., 1997; HERZ *et al.* 1998), incluindo cerca de 50% da flora local (VASCONCELOS; FOWLER, 1990; LEAL; OLIVEIRA, 2000). Uma única colônia pode consumir até 13% da vegetação disponível dentro de sua área de forrageamento em uma floresta tropical (WIRTH *et al.*, 2003; ARAÚJO-JR, 2004).

Diante desse inequívoco papel como herbívoro chave em diversos ecossistemas (FOWLER *et al.* 1989), as saúvas participam e influenciam vários processos ecológicos que interferem na regeneração de uma floresta, tais como: transformação de energia (BASU 1997), ciclagem de nutrientes ocasionadas pela construção e relocação de ninhos (HAINES, 1975; COUTINHO, 1984, FARJI-BRENER; SILVA 1995; HERZ *et al.,* 1998), penetração de luz no chão da floresta devido a herbivoria de plantas do dossel (WIRTH *et al.* 2003), predação de sementes (LEVEY; BYRNE, 1993, MOUTINHO *et al*., 1993), e de plântulas (SILVA; TABARELLI, 2000a), e dispersão de sementes (DALLING; WIRTH, 1998; LEAL; OLIVEIRA, 1998).

Fragmentação florestal favorecendo as formigas cortadeiras

Em florestas contínuas, ou em áreas pouco perturbadas as formigas cortadeiras ocorrem em baixas densidades populacionais (FOWLER, 1983; FOWLER; HAINES, 1983; VASCONCELOS; CHERRETT, 1995). Porém, em áreas muito perturbadas como pastos abandonados, áreas em estágios iniciais de sucessão e pequenos fragmentos, a densidade destas formigas aumenta consideravelmente (VASCONCELOS; CHERRETT, 1995; MOUTINHO *et al.,* 2003; CORRÊA *et al.,* 2005), muitas vez chegando a ter seis vezes mais ninhos do que uma área mais preservada (URBAS *et al*., 2003). Diversos pesquisadores têm sugerido que a densidade de formigas

cortadeiras em florestas tropicais aumenta com perturbações, principalmente porque ambientes perturbados apresentam grande abundância de espécies intolerantes à sombra (LAURANCE *et al*., 1998; RANTA *et al*., 1998), as quais são preferidas pelas formigas (FARJI-BRENER, 2001; WIRTH *et al.*, 2003). Como espécies intolerantes à sombra alocam energia principalmente em crescimento, elas têm menos defesas químicas (URBAS, 2004), o que as tornam mais palatáveis para as formigas que espécies tolerantes, que investem mais em defesas contra herbívoros (HUBBELL *et al*., 1984; HOWARD; WIEMER, 1986; FARJI-BRENER, 2001). Além disso, espécies intolerantes à sombra apresentam maiores taxas de nutrientes (FARJI-BRENER, 2001) e são mais macias e fáceis de cortar para as formigas do que espécies caractéristicas de estágios avançados de sucessão (CHERRETT, 1968).

Para os pesquisadores Inara R. Leal (Universidade Federal de Pernambuco) e Rainer Wirth (Universidade de Kaiserslautern, Alemanha), a preferência das saúvas pelo estabelecimento de ninhos em áreas perturbadas também está relacionada com a quebra de processos biológicos ocasionadas por essa perturbação. Em seu projeto "Interações Tróficas em Fragmentos Florestais" (INTROFF), desenvolvido desde 2001 em remanescentes de floresta Atlântica nos estados de Alagoas e Pernambuco, esses pesquisadores e seus alunos verificaram que em fragmentos pequenos e em borda de floresta, existe um relaxamento dos controles base-topo (quando a disponibilidade de recurso é o processo chave) e topo-base (característicos de interações predador-presa) que regulam as populações dessas espécies (ALMEIDA, 2004; ARAÚJO-JR, 2004; BARBOSA, 2004; FALCÃO, 2004; DARRAULT, 2005; URBAS, 2004; URBAS *et al*., no prelo).

Em floresta contínua, os efeitos das formigas cortadeiras são positivos, uma vez que elas aumentam a heterogeneidade espacial e temporal de recursos essenciais como luz, nutrientes e até mesmo água, e alteram a habilidade competitiva de algumas espécies vegetais (WIRTH *et al.*, 2003). Ambos os processos são importantes para a dinâmica do ecossistema e têm sido sugeridos como promotores e/ou mantenedores da diversidade de espécies em ambientes tropicais (HUSTON, 1979). Em florestas altamente fragmentadas, entretanto, acredita-se que ao invés de promoverem

heterogeneidade, as formigas cortadeiras ampliam os efeitos negativos associados à criação de bordas (ver MURCIA, 1995 para mais detalhes sobre efeito de borda). Mais especificamente, o aumento na densidade das populações de formigas cortadeiras com a fragmentação (WIRTH *et al.*, 2003), associado às altas taxas de herbivoria em áreas fragmentadas (ARAÚJO-JR, 2004) e à criação das clareiras para o estabelecimento dos ninhos (FARJI-BRENER; ILLES, 2000), provavelmente faz com que essas formigas aumentem a dessecação da floresta, diminuindo a área core dos fragmentos florestais, a qual representa a área de recrutamento para as espécies de árvores da floresta madura.

Formigas cortadeiras influenciando a regeneração da floresta

A preservação e conservação dos remanescentes de Floresta Atlântica em todo o país ainda é um desafio para a humanidade, principalmente porque ainda são poucas as áreas realmente preservadas e protegidas sob lei ambiental e onde a caça e o corte de lenha são efetivamente evitados (TABARELLI *et al.*, 2005). As florestas precisam de seus polinizadores e dispersores para manter sua dinâmica e diversidade e também precisam que as espécies se sucedam naturalmente sem interferência humana para que possam alcançar seu equilíbrio natural.

Já é conhecido que a alta densidade de formigas cortadeiras nos remanescentes de Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco é uma das conseqüências da fragmentação florestal (URBAS *et al*., 2003) causada pelo homem. Quanto mais floresta é removida, maior a quantidade de recurso para as formigas, na forma de plantas intolerantes à sombra, e menor a quantidade de inimigos naturais dessa espécie, como tatus, tamanduás e formigas de correição, que geralmente são os primeiros a serem localmente extintos pela perda de habitat e caça predatória.

Muitos aspectos da ecologia de forrageamento dessas formigas têm sido estudados em florestas tropicais (VASCONCELOS, 1990; WIRTH *et al.*, 2003); porém, relativamente pouca informação existe, ainda, sobre o impacto das saúvas em ambientes fragmentados e em sua regeneração. Como as clareiras criadas para a construção e manutenção dos ninhos interferem na

estrutura, composição e estabelecimento vegetal de florestas tropicais? Como essa interferência afeta a regeneração desses ambientes? Como a atividade de corte da vegetação afeta a estrutura da floresta? Tais questões ainda não foram respondidas, e são importantes para o entendimento do verdadeiro papel dessas formigas em florestas fragmentadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, W. R. de. Fragmentação florestal: redução no controle da formiga cortadeira *Atta laevigata* por moscas parasitóides. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2004.

ARAÚJO-JR, M. V. Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta laevigata*. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2004.

BASU, P. Seasonal and spatial patterns in Ground Foraging Ants in a Rain Forest in the Western Ghats, India. **Biotropica,** v. 29, p. 489-500, 1997.

BARBOSA, V. S. Efeito da fragmentação florestal na taxa de parasitismo de fungos associados ao jardim da formiga cortadeira *Atta laevigata*. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2004.

BARBOSA V.; L. IANNUZZI, I. R. LEAL; J. A. CORTEZ . Distribution pattern of herbivorous insects in the Brazilian Atlantic forest. **Neotropical Entomology**, Vacaria, v. 34, p. 1-18. 2005.

BIERREGAARD, JR. R. O.; LOVEJOY, T. E. Effects of forest fragmentation on amazonian understory bird communities. **Acta Amazonica,** v. 19, p. 215-241. 1989.

BROKAW, N. V. L. Tree falls: frequency, time, and consequences. In:. LEIGHT JR, E. G.; RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (Eds.). **The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes**. Smith. Inst. Press, Washington, 1982. p. 101-108.

BROKAW, N. V. L. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology**, v. 66, p. 682-687. 1985.

BROWN, K. S.; BROWN, G. G. Habitat Alteration and Species Loss in Brazilian Forest. In

WHITMORE; T. E.; SLAYER, J. A., (Eds). **Tropical Deforestation and Species Extinction**. Chapman and Hall, London, 1992. p. 119-142.

BUCHER, E. Chaco and Caatinga-South American arid savannas, woodlands and thickets. In: HUNTLEY, B.; WALKER, B. (Eds). **Ecology of Tropical Savannas**. Springer-Verlag, Berlin, 1982. p. 48-79.

CHERRETT, J. M. The foraging behavior of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 37, p. 387-403. 1968.

CHERRETT, J. M. Leaf-cutting ants. In: LIETH, H.; WERGER, M. J. A. (Eds.). **Ecosystems of the world**. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York, p. 473-486. 1989.

CHIARELLO, A. G. Effects of Fragmentation of the Atlantic Forest on Mammal Communities in South-Eastern Brazil. **Biological Conservation,** v. 89, p. 71-82. 1999.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; BROWN, S.; OBERBAUER, S. F.; VELDKAMP, E. Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rainforest nutrient and topography gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 164, p. 237-248. 2002.

CORRÊA M. M.; BIEBER, A. G. D.; WIRTH, R.; LEAL, I. R. Occurrence of *Atta cephalotes* (Linnaeus) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeast Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 34, p. 695-698. 2005.

COUTINHO, L. M. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado- a saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes. **Boletim Zoológico**, v. 8, p. 1-9. 1984.

CRAWLEY, M. J. Herbivory: **The Dynamics of Animal–plant Interactions**. University of California Press, Berkeley. 1983.

DALLING, J. W.; WIRTH, R. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica.* **Journal of Tropical Ecology,** v.14, p. 705-710. 1998.

DENSLOW, J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 18, p. 431-451. 1987.

DESOUZA, O.; SCHOEREDER, J.H.; BROWN, V.; BIERREGAARD JR.; R.O. A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: BIERREGAARD Jr., R.O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E; MESQUITA, R.C.G. (Eds.). **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest.** Yale University Press, New Haven, 2001, p. 13-21.

FALCÃO, P. F. Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira Atta laevigata. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil. 2004.

FARJI-BRENER, A. G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. **Oikos,** v. 92, p. 169-177. 2001.

FARJI-BRENER, A. G.; GHERMANDI, L. Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. **Journal of Vegetation Science,** v. 11, p. 453-460. 2000.

FARJI-BRENER, A. G.; ILLES, A. E. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forest: a critical review of the evidence. **Ecology Letters**, v. 3, p. 219-227. 2000.

FARJI-BRENER, A. G.; SILVA, J. F. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, p. 651-669. 1995.

FOWLER, H. G. Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Formicidae: Attini). **Studies on Neotropical Fauna and Environment,** v. 18, p. 121-138. 1983.

FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; ROMAGNANO, L. F. T. D. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. In: VANDER-MEER, R. K.; JAFFE, K.; CEDENO, A. (Eds.). **Applied Myrmecology - A world perspective**. Westview Press, Boulder, San Francisco, & Oxford,

1990. p. 228-241.

FOWLER, H. G.; HAINES, B. L. Diversidad de espécies de hormigas cortadoras y termitas de túmulo en cuanto a la sucesion vegetal en praderas Paraguayas. In: JAISSON, P. (ed.) **Social insects in the tropics**. Presses de l'Université de Paris XIII, Paris, Proceedings of the first International Symposium organized by the International Union for the Study of Social Insects and the Sociedad Mexicana de Entomologia; Morelos, Mexico, 1983. p. 187-201.

FOWLER, H. G.; PAGANI, M. I.; DA SILVA, O. A.; FORTI, L. C ; SAES, E N. B. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. **Environmental Management,** v. 13, p. 671-675. 1989.

GALLETI, M.; ALVES-COSTA, C. P.; CAZETTA, E. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. **Biological Conservation,** v. 111, p. 269-273. 2003.

GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. Atlantic Forest hotspots status: an overview. In: Galindo-Leal C.; Câmara, I. C. (Eds). **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington, D.C. p. 3-11. 2003.

GARRETTSON, M.; STETZEL, J.; HALPERN, B.; HEARN, J.; LUCEY, B; MCKONE, M. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in Costa Rica rain forest. **Journal of Tropical Ecology,** v. 14, p. 17-26. 1998.

GASCON, C.; WILLIAMSON B.; FONSECA, G. A. B. Receding forest edges and vanishing reserves. **Science,** v. 288, p. 1356-1358. 2000.

GONÇALVES, C. R. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). **Studia Entomológica,** v. 4, p. 113-180. 1961.

HAINES, B. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In: GOLLEY, F. G. & MEDINA, E. (eds.) **Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research**. Springer-Verlag, N. Y. Volume II Ecological Studies, Analysis and

Synthesis. 1975.

HARPER, J. L. **Population biology of plants**. Academic Press, New York. 1977.

HARTSHORN, G. S. Treefalls and tropical forest dy-namics, pp. 617-638. In: **Tropical trees as living systems**. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press, New York. 1978.

HERZ, H.; WIRTH, R.; HÖLLDOBLER, B; BEYSCHLAG, W. High rate of leaf-cutter ant colony movements in a tropical forest. In: Dalitz H., Haverkamp M, Homeier J & Breckle S. W. (eds.) **Kurzbeiträge zur Tropenökologie. Bielefelder Ökologische Beiträge**, GTÖ 98. 1998.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. **The ants**. Harvard University Press, Cambridge. 1990.

HOWARD, J. J.; WIEMER, D. F. Chemical Ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. In: LOFGREN, C. S. & VANDER MEER, R. K. (eds.) F**ire ants and leaf-cutting ants: biology and management**. Westview Press, Boulder, 1986. p. 260-273.

HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: SOULÉ, M. E. (Ed.) **Conservation Biology: the science of scarcity and diversity.** Sunderland: Sinauer Associates, 1986. p. 205-232.

HUBBELL, S. P.; HOWARD, J. J.; WIEMER, D. F. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among Potential host plant species. **Ecology**, v. 65, p. 1067-1076. 1984.

HULL-SANDERS, H. M.; HOWARD, J. J. Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a neotropical forest. **Biotropica,** v. 35, p. 441-445. 2003.

HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American naturalist**, v. 113, p. 81-101. 1979.

JAFFE, K.; VILELA, E. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. **Biotropica,** v. 21, p. 234-236. 1989.

LAURANCE, W. F.; FERREIRA, L. V.; RANKIN-DE-MERONA, J. M.; LAURANCE, S. G.; HUTCHINGS, R.; LOVEJOY, T. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazone tree communities. **Conservation Biology,** v. 12, p. 460-464. 1998.

LAURANCE, WF, DELAMONICA P, LAURANCE S, VASCONCELOS H, LOVEJOY TE. Rainforests fragmentation kills big trees. **Nature**, v. 404, p. 836. 2000.

LAURANCE, W.F. Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. In: BIERREGAARD Jr., R.O., GASCON, C., LOVEJOY, T.E e MESQUITA, R.C.G. (Eds.). **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest.** Yale University Press, New Haven, 2001, p.158-167.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between fungus-growing ants (Attini), fruits, and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. **Biotropica,** v. 30, p. 170-178. 1998.

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

LEVEY D. J.; BYRNE, M. M. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. **Ecology,** v. 74, p. 1802-1812. 1993.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. *Souroubea guianensis* Aubl.: Quest for its legitimate pollinator and the first record of tapetal oil in the Marcgraviaceae. **Annals of Botany**, v. 85, p.705-711. 2000.

MARICONI, F. A. M. **As saúvas**. Editora Agronômica "Ceres". São Paulo. 1970.

MILLER, S. G.; BRATTON, S. P.; HADIDIAN, J. Impacts of white-tailed deer on endangered and threatened vascular plants. **Natural Areas Journal,** v. 12, p. 67–74. 1992.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica**, v. 32, p. 786-792. 2000.

MOUTINHO, P. R.; NEPSTAD, D. C.; ARAUJO, K; UHL, C. Formigas e floresta: estudo para a recuperação de áreas de pastagem. **Ciência Hoje**, v. 15, p. 59-60. 1993.

MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C.; DAVIDSON, E. D. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecology**, v. 84, p.1265-1276. 2003.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution** v. 10, p. 58-62. 1995.

MYERS, N.; MITTERMEIER R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-845. 2000.

OLIVEIRA FILHO, A. T.; MELLO, A. T. J. M.; SCOLFORO, J. R. S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of semi-decidous Forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). **Plant Ecology,** v. 131, p. 45-66. 1997.

OLIVEIRA, M. A.; GRILLO, A. S.; TABARELLI, M. Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic changes in tree species assemblages. **Oryx,** v. 38, p. 389-394. 2004.

OLIVIER D. Efeito da fragmentação no controle top-down das formigas cortadeiras. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2005.

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional ecology,** v. 13, p. 396-410. 1999.

POORTER, L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional ecology**, v. 15, p. 113-123. 2001.

PRANCE, G. T. **Biological diversification in the tropics**. Columbia University Press, New York. 1982.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da conservação**. Editora Vida. Londrina. 2002.

RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELÄ, J.; JOENSUU, E.; SIITONEN, M. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 385-403. 1998.

RAO, M. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 209-225. 2000.

RAO, M.; TERBORGH, J.; NUÑEZ, P. Increased herbivory in forest isolates: implications for

plant community structure and composition. **Conservation Biology**, v. 15, p. 624-633. 2001.

SALDARRIAGA, J.G.; UHL, C. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper rio Negro. In: GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M. (eds.). **Tropical rain forest: regeneration and management**. Blackwell, New York. 1991. Pp. 303-312.

SAUNDERS, D. A; HOBBS, R. J; MARGULES, C. R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology**, v. 5, p. 18-32. 1991.

SCHOEREDER, J. H.; COUTINHO, L. M. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 34, p. 561-568. 1990.

SILVA, P. S. D.; TABARELLI, M. Distribuição espacial e dominância de *Protium heptaphyllum* (Burseraceae) em fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco. In: **Anais do VIII Congresso de Iniciação Científica da Universidade Federal de Pernambuco**, Recife, p. 88. 2000a.

SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72-74. 2000b.

TABARELLI, M. A regeneração da floresta Atlântica Montana. **Tese de doutorado.** Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. **Plant Ecology**, v. 148, p. 149-155. 2000.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of Southestern Brazil. **Biological Conservation** v. 91, p. 119-127. 1999.

TABARELLI, M; PINTO L. P.; SILVA, J. M. C; HIROTA, M. E.; BEDÊ L. Desafios e oprotunidades para a conservação da biodiversidade na Mata atlântica brasileira. **Megadiversidade**, v. 1, p. 132-137. 2005.

TERBORGH, J. **Diversity and the tropical rain forests**. Scientific American library. New York. 1992.

TURNER, I. M.; CORLETT, R. T. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. **Trends in Ecology and Evolution** v. 11, n. 8, p. 330-333. 1996.

UHL, C. Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon rain forest of Venezuela. **Interciencia**, v. 7, p. 19-24. 1982.

URBAS, P. Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cuttings ants. **Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades**. Technische Universität Kaiserslautern. 2004.

URBAS, P.; FALCÃO, P. F.; ALMEIDA, W. R.; ARAÚJO, M. JR.; BARBOSA, V.; KNOECHELMANN, C. M.; SILVEIRA, U. A.; WIRTH, R.; LEAL, I. R. Processo de fragmentação aumenta a densidade de formigas cortadeiras. **53º Congresso Nacional de Botânica,** Recife, Brasil. 2002.

URBAS, P.; ALMEIDA, W. R.; BARBOSA, V.; FALCÃO, P. F.; KNOECHELMANN, C. M.; SILVEIRA, U. A.; ARAÚJO, M. V. Jr.; LEAL, I. R. ; WIRTH, R. Increase in leaf-cutting ant density through forest fragmentation: a result of altered trophic structure. **Annual meeting of Germany Tropical Ecology Society**. Rostock, Germany. 2003.

URBAS, P.; ARAÚJO, M. V. JR.; LEAL, I. R; WIRTH, R. Cutting more from cut forests - edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. **Biotropica,** no prelo.

VASCONCELOS, H. L. Distribution of *Atta* (Hymenoptera – Formicidae) in "Terra-Firme" rain forest of Central Amazonia: density, species composition an preliminary results on effects of forests fragmentation. **Acta Amazonica**, v. 18, p. 309-315. 1988.

VASCONCELOS, H. L. Foraging activity of two species of leafcutting ants (Atta) in a primary forest of the central Amazon. **Insects Sociaux,** v. 37, p. 131-145. 1990.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, J. M. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. **Studies on Neotropical**

Fauna and Environment, v. 30, p. 107-113. 1995.

VASCONCELOS, H. L.; FOWLER, H. G. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. In: Vander Meer, R., Jaffe, K. & Cedeno, A. (eds.) **Applied Myrmecology - A world perspective**. Westview Press, Boulder, San Francisco, & Oxford, 1990. pp 411-419.

VIANA, V. M. & TABANEZ, A. A. J. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. *In*: Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). **Forest Patches in Tropical Landscapes.** Island Press, London. 1996. p. 151-167.

WHITMORE, T. C. **An introduction to Tropical Rain Forests**. Blackwell Science Publication, London. 1990.

WIRTH, R.; BEYSCHLAG, W.; HERZ, H.; RYEL, R. J.; HÖLLDOBLER, B. The herbivory of leaf-cutting ants. **A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama.** Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 2003.

WIRTH, R.; BEYSCHLAG, W.; RYEL, R. J.,; HÖLLDOBLER, B. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 741-757. 1997.

ZUIDEMA, P. A; SAYER, J. A; DIJKMAN, W. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-size conservation areas. **Environmental Conservation,** v. 23, p. 290-297. 1996.

MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY*

Efeito dos ninhos de *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) na disponibilidade de luz e estrutura da comunidade vegetal em um remanescente de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil

Efeito dos ninhos de *Atta cephalotes* sobre a vegetação...

Michele Martins Corrêa[1], Paulo Sávio Damásio da Silva[1], Rainer Wirth[2], Marcelo Tabarelli[1] & Inara Roberta Leal[1]

[1]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco

Av. Prof. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brazil

[2]Plant Ecology and Systematics, Department of Biology, University of Kaiserslautern, P.O. Box 3049, 67653 Kaiserslautern, Germany

RESUMO. Clareiras são importantes para a manutenção da diversidade de árvores em florestas tropicais. Ao construir e limpar seus ninhos, as formigas cortadeiras criam pequenas clareiras no sub-bosque na floresta, aumentando a abertura do dossel e a disponibilidade de luz nessas áreas. O objetivo deste estudo foi avaliar os efeitos da construção dos ninhos de *Atta cephalotes* L. na transmissão de luz, composição de espécies e estrutura da comunidade vegetal em um remanescente de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. O estudo foi realizado em um fragmento de Floresta Atlântica no nordeste do Brasil. Quarenta colônias foram selecionadas e inspecionadas quanto a presença de clareiras sobre os ninhos. Colônias com abertura no dossel maior do que $1m^2$ foram consideradas como colônias com clareiras de dossel (CCA). Colônias apresentando abertura no dossel menor do que $1m^2$ foram consideradas como colônias com clareiras de subosque (CSA). Para testar os efeitos das clareiras de dossel na vegetação, foram selecionadas 16 colônias CCA de *Atta cephalotes* e quatro colônias CSA. Em cada ninho foram estabelecidos quatro parcelas: (1) em cima do ninho, (2) ao lado do ninho, (3) 5 m da segunda parcela e (4) a 20 m da terceira parcela. Todas as árvores com DAP entre 1.5 e 5,.0 cm encontradas dentro das parcelas foram identificadas e classificadas em espécies tolerantes e intolerantes à sombra. A disponibilidade de luz em cada parcela foi obtida através do uso de fotografias hemisféricas. Adicionalmente, o recrutamento de plântulas da espécies tolerante à sombra *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae), foi avaliado em dez colônias. Sessenta e três porcento das 40 colônias inspecionadas apresentaram clareiras de dossel sobre os ninhos. As colônias CCA apresentaram níveis mais altos de luz e menor abundância e riqueza de total de árvores, bem como na abundância e riqueza de espécies tolerantes a sombra. A porcentagem de individuos e de espécies tolerantes não foi diferente entre as parcelas das colônias CCA. Entretanto, as colônias CSA não apresentaram diferenças na disponibilidade de luz e nos parâmetros de estrutura da vegetação avaliados. Por fim, o recrutamento de C. viride foi maior nas areas mais distantes dos ninhos, onde a os níveis de luz foram menores, quando comparado com as áreas mais próximas aos ninhos. Todos esses resultados indicam que as formigas cortadeiras, quando constroem e mantêm seus ninhos, elas mudam a disponibilidade de luz nessas áreas e

aparentemente a estrutura da vegetação do remanescente de Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil estudado.

Palavras-chave. Formigas cortadeiras, clareiras, herbivoria, luz, regeneração, Floresta Atlântica.

ABSTRACT. Natural gaps are important to the maintenance of the tree diversity in tropical forest. During the construction and cleaning of their nests, leaf-cutting ants create small gaps in the forest increasing light availability in these areas. The objective of this study was to evaluate the effects of nest constructions of *Atta cephalotes* L. in the light transmission, species composition and community structure in a remnant of Atlantic Forest in Northeast Brazil. The study was conducted in a 3.500-ha fragment located at the Usina Serra Grande, a private sugar-cane farm. Forty colonies were selected and surveyed for the presence of gaps over its nests. Colonies presenting canopy opennings larger than $1m^2$ (CCA) were considered as colonies with canopy gaps. Colonies presenting canopy opennings smaller than $1m^2$ (CSA) were considered as colonies with understory gaps. To test for nest effects we selected 16 *Atta cephalotes* CCA colonies and four CSA colonies. For each nest we established four plots: (1) above the nest, (2) at the border of the nest, (3) 5 m from the second plot, and (4) 20 m from the third plot. All trees with DBH from 1.5 to 5.0 cm found inside the plots in all colonies were identified and classified as shade tolerant or intolerant species. The light availability in each plot was obtained using hemispherical photographs. Additionaly, the recruitment of seedlings of a shade tolerant species, *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae), was evaluated in ten colonies. Sixty-three percent of the 40 colonies surveyed presented canopy gaps over their nests. The CCA colonies presented higher levels of light. Abundance and richness were lower at CCA nests for both total tree species and shade tolerant species compared to adjacent areas. But the relative abundance and richness of shade tolerant species did not change among the plots of the CCA colonies. Nevertheless, the CSA colonies did not show differences in light availability and vegetation structure. Finally, the recruitment of *C. viride* was larger in the plots more distant from the nest, where light levels are lower, comparing with the nearest plots. These results indicate that leaf-cutting ants, through nest construction and maintainance, may change the light availability and vegetation structure of the remnant studied in the Atlantic Forest from Northeast Brazil.

Key-words. Leaf-cutting ants, gaps, forest fragmentation, herbivory, Atlantic forest.

INTRODUÇÃO

Interações positivas entre clareiras naturais e vários aspectos da ecologia de florestas tropicais são bem documentadas, incluindo alterações no ambiente físico que afetam a disponibilidade de nutrientes, luz, serapilheira e regeneração da floresta (Denslow 1987, Uhl *et al.* 1988) que por sua vez influenciam os padrões de recrutamento de árvores e a dinâmica da vegetação de sub-bosque (Lertzman *et al.* 1996). As clareiras modificam a distribuição espacial e temporal dos recursos, aumentando a heterogeneidade ambiental e influenciando mudanças na estrutura e composição vegetal de florestas (Denslow 1987), permitindo que espécies intolerantes à sombra, infreqüentes no ambiente sombreado da floresta madura, tenham maiores chances de recrutamento e sobrevivência (Vandermeer *et al.* 2000, Pickett & White 1995). Dessa forma, clareiras têm sido postuladas como de grande importância para a manutenção da diversidade de árvores em florestas tropicais (Brokaw 1982, 1985, Denslow 1987, Hubell *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 1999, 2000).

Uma das conseqüências da formação de clareiras são as mudanças na disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta, fator ambiental considerado um dos mais importantes influenciando o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de plantas em diferentes ambientes (Brokaw 1982, 1985, Whitmore 1998, Poorter 2001). Segundo Clark *et al.* (1996), apenas cerca de 0,5 a 2% da luz solar alcança o chão na floresta fechada. Essa baixa irradiância limita o crescimento das plantas, e faz com que espécies desenvolvam um conjunto de características fisiológicas que as tornam mais ou menos aptas a um dado tipo de ambiente (Chazdon *et al.* 1996). Sendo assim, a habilidade em responder a mudanças na disponibilidade desse recurso pode ser crítica para seu sucesso de estabelecimento e sobrevivência, fazendo com que espécies com maior plasticidade fenotípica apresentem vantagens no crescimento sob essas condições (Rice & Bazzaz 1989). Estudos têm revelado que espécies tolerantes à sombra apresentam estreitas respostas fotossintéticas quando crescem sob diferentes condições de irradiação, sendo que o contrário é observado para espécies com alto requerimento luminoso como as intolerantes à sombra (Valladares *et al.* 2000, Bloor &

Grubb 2004). Assim, espécies tolerantes podem germinar, crescer e sobreviver em baixa luz, ao contrário do observado para espécies intolerantes que precisam de altas intensidades luminosas para se estabelecer (Poorter 1999).

Formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Attini) também criam pequenas clareiras no sub-bosque da floresta ao construir e remover constantemente a vegetação que cresce sobre seus ninhos (clareiras base-topo *sensu* Farji-Brener & Illes 2000). Tais clareiras são consideradas como promotoras de heterogeneidade ambiental (Farji-Brener & Illes 2000) e consideradas como um importante centro para recrutamento de plantas (Garrettson *et al.* 1998, Hull-Sanders & Howard 2003), uma vez que o solo nesse local é rico em nutrientes devido ao acúmulo de matéria orgânica nas lixeiras dos ninhos (Haines 1975, Farji-Brener & Silva 1995; Moutinho *et al*., 2003), e apresenta maior disponibilidade de luz (Farji-Brener & Illes 2000, Hull-Sanders & Howard 2003) e espaço não ocupado para o estabelecimento de novas espécies (Farji-Brener & Illes 2000). Dessa forma, tem sido sugerido que espécies com maior requerimento de luz e que colonizam rapidamente áreas perturbadas, como é o caso das espécies intolerantes à sombra (Grillo 2005, Poorter 2001), poderiam ser mais competitivas nessas áreas (Farji-Brener & Ghermandi 2000, Farji-Brener 2001) do que espécies tolerantes à sombra. Entretanto, essa hipótese ainda não foi devidamente testada e muito menos se sabe qual o efeito do aumento de luz em áreas de florestas ainda ocupadas por colônias ativas.

Assim, o objetivo principal desse estudo é avaliar os efeitos das clareiras de colônias ativas de *Atta cephalotes* L. na composição de espécies e estrutura da comunidade vegetal em um remanescente de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. As hipóteses deste estudo são de que: (1) as colônias de *A. cephalotes* apresentam clareiras sobre os ninhos, na área das colônias existe (2) mais luz, (3) menor abundância e riqueza de espécies vegetais e (4) menor germinação de sementes e sobrevivência de plântulas de espécies tolerantes à sombra do que áreas adjacentes às colônias.

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em um remanescente de Floresta Atlântica, conhecido localmente como Engenho Coimbra, localizado dentro da propriedade de uma usina de cana-de-açúcar, Usina Serra Grande (8° 30'S, 35° 50'W), no Estado de Alagoas, Brasil, (Figura 1). O remanescente possui uma área de cerca de 3.500 hectares, e é considerado o maior remanescente de Floresta Atlântica do Centro de Endemismo Pernambuco (Oliveira *et al*. 2004, Grillo 2005). O relevo da região é montanhoso (ca. 500 de altitude) composto por vales rasos e largos, e solos dos tipos podzólicos e latossolos (IBGE 1985). O clima é do tipo tropical quente úmido, com temperatura media anual de 23° C (IBGE 1985). A precipitação anual é cerca de 2.000 mm, com período mais chuvoso compreendido entre os meses de abril a setembro (Melo 2004). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Aberta Baixo-Montana (250-600 m de altitude; Veloso *et al.* 1991), sendo que as famílias mais representativas em número de espécies são: Leguminosae, Sapotaceae, Apocynaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Chrysobalanaceae e Lecythidaceae (Oliveira *et al*. 2004).

MATERIAIS E MÉTODOS

Caracterização das colônias

Para essa etapa foram utilizadas 40 colônias adultas e ativas de *A. cephalotes* localizadas em distâncias de 0 a até 150m da borda da floresta. Em cada colônia foram obtidas duas medidas: (1) área da colônia e (2) área da clareira em cima da colônia, ou seja, o tamanho da abertura do dossel sobre as colônias. Como os murundus das formigas cortadeiras assemelham-se a uma elipse, a área dessa figura foi calculada para estimar a área das colônias. A fórmula utilizada foi: AC = π (1/2DMA x 1/2DME), onde AC = área da colônia; π = 3, 1416; DMA = maior diâmetro e DME = menor diâmetro. A área da clareira em cima das colônias, quando existia, foi obtida através da medida da projeção do sol sobre as colônias no período em que este está perpendicular ao dossel da floresta, aproximadamente de 11:45 as 12:15h do dia. Assim, foram medidos os diâmetros dessa projeção do sol sobre a colônia e a área da abertura no dossel foi estimada também pela área da

elipse. Colônias com abertura < $1m^2$ foram consideradas como apresentando clareiras de sub-bosque e colônias com abertura > $1m^2$ como apresentando clareiras de dossel.

Abertura do dossel e transmissão de luz difusa

Para avaliar a porcentagem de abertura do dossel e a transmissão de luz difusa nas áreas dos ninhos foram utilizadas 16 colônias adultas de *A. cephalotes* que apresentavam abertura no dossel maior do que $1m^2$, denominadas daqui a diante como CCA e quatro colônias sem ou com abertura no dossel menor do que $1m^2$, denominadas como CSA. Em cada colônia foram determinadas quatro parcelas com a mesma área da colônia e com diferentes distâncias (parcela A na área do ninho, parcela B contígua ao ninho, parcela C a 5 m da parcela B e parcela D a 20 m da parcela C, Figura 2). Em cada parcela foram feitas 5 fotos hemisféricas, totalizando 20 fotos por colônia. As fotos foram feitas em períodos de menor radiação solar do dia, de 05:00 a 06:30 h e 16:00 a 17:30 h ou em dias nublados (Whitmore *et al*., 1993) com o uso de uma câmera digital Nikon Coolpix 990 com uma lente olho de peixe (fish-eye) de 35 mm acoplada. A câmera foi colocada em um tripé e posicionada a um metro do nível do solo. Para cada ponto fotografado, informações sobre a topografia e localização magnética foram obtidos com o uso de um transferidor e bússola, respectivamente. Além disso, cada foto teve sua orientação em relação ao eixo norte-sul marcada com o acoplamento na borda da lente olho de peixe de uma argola de alumínio dotada de uma ponta. A configuração da câmera seguiu informações da literatura (Urbas 2004): modo FISHEYE 1 "black and white", qualidade da imagem FINE, abertura (f) = 2.5 e velocidade da exposição (=/-) = -0.7 (conforme Urbas *et al*. no prelo).

Fotografias hemisféricas do dossel consistem em uma técnica óptica indireta que tem sido amplamente usada em estudos que avaliam a estrutura de dossel e transmissão de luz na floresta (Frazer *et al.* 1999, Poorter 2001, Wirth *et al.* 2003a, Urbas 2004, Urbas *et al*. no prelo). Assim, as fotografias foram analisadas com o uso do software Gap Light Analyzer (GLA, versão 2.0), o qual fornece diversos parâmetros de estrutura do dossel (Frazer *et al.* 1999, Wirth *et al.* 2003a). Aqui nós

utilizamos a proporção de luz que chega aos estratos inferiores da vegetação em forma de radiação direta (i.e. *sunflecks*) e radiação difusa, bem como a porcentagem de abertura do dossel de cada área amostrada.

Abundância e riqueza de espécies vegetais na área das colônias

Foram utilizadas nessa etapa as mesmas 20 colônias avaliadas quanto à disponibilidade de luz. Em cada colônia, foram delimitadas quatro parcelas com a mesma área da colônia (Figura 2). Em cada parcela, todas as plantas com DAP entre 1,5 e 5,0 cm foram identificadas, e tiveram sua altura estimada. As plantas amostradas foram classificadas quanto ao seu nicho de regeneração em (1) intolerante à sombra, espécies que não regeneram em ambientes sombreados de floresta madura, ou (2) tolerante à sombra, espécies que tem seu ciclo de vida, ou parte dele, associado ao ambiente sombreado da floresta madura (Hartshorn 1978, Swaine & Whitmore 1988). A classificação das espécies foi baseada na informação sobre estratégias de regeneração disponíveis em Reitz (1965), Tabarelli & Mantovani (1997) e Oliveira *et al*. (2004), bem como com o conhecimento dos autores.

Recrutamento de Chrysophyllum viride *na área das colônias*

Para verificar se a presença da clareira das colônias interfere no recrutamento de espécies tolerantes à sombra foi utilizada como modelo a espécie *Chrysophyllum viride* Mart. & Eichler (Sapotaceae), que estava em período de frutificação na época do início do experimento. Em 10 colônias CCA de *A. cephalotes*, previamente amostradas quanto à quantidade de luz e estrutura da comunidade vegetal, foram demarcadas quatro parcelas de acordo com a Figura 2. Em cada parcela foram plantadas 10 sementes de *C. viride*. As sementes foram acompanhadas quinzenalmente quanto a sua germinação e sobrevivência das plântulas durante um ano, de abril de 2004 a março de 2005. Para as plântulas que morreram foram consideradas as seguintes causas de mortalidade: (1) morte por dano físico, (2) dessecação, (3) herbivoria pelas formigas cortadeiras e (4) herbivoria por outros herbívoros.

Análise de dados

O teste de Qui-quadrado foi utilizado para verificar a freqüência de colônias com e sem clareiras sobre os ninhos. Os dados de abundância e riqueza da comunidade vegetal amostrada, bem como os da abundância e riqueza de espécies tolerantes à sombra nas diferentes parcelas foram transformadas em unidade de área. Após teste de normalidade (Kolmogorov-Smirnov, Aderência: Lilliefors), esses dados e as porcentagens de indivíduos e espécies tolerantes à sombra foram comparados entre as parcelas com o teste ANOVA para um fator. A porcentagem de abertura do dossel e transmissão de luz difusa de todas as colônias, bem como a porcentagem de germinação de *C. viride* foram comparadas entre as áreas amostradas usando o teste de Kurskal-Wallis, uma vez que não apresentaram distribuição normal. Para comparar as freqüências de sobrevivência das plântulas germinadas entre parcelas foram utilizados a análise de sobrevivência de Kaplan-Meier e o teste de Wilcoxon. Os testes de Chi-quadrado, normalidade e ANOVA foram realizados com o uso do programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003). Os testes de Kaplan-Meier e Wilcoxon foram realizados com o uso do programa JMP versão 4.0.4 (Zhou 2000).

RESULTADOS

Caracterização das colônias

As 40 colônias amostradas apresentaram grande variação no tamanho de seus ninhos, apresentando áreas entre 9,42 e 270,83 m^2 (58 ± 41 m^2). Quanto às clareiras, o tamanho da abertura de dossel sobre os ninhos variou de 0 a 87,93 m^2 (12 ± 20 m^2). Houve significativamente maior freqüência de colônias com clareiras de dossel (63%) do que com clareiras de sub-bosque (37%) (χ^2 = 4,9, g.l. = 1, p = 0,03).

Abertura do dossel e transmissão de luz difusa

Nas colônias CCA, a porcentagem de abertura do dossel média das parcelas foi a seguinte: A = 7,94 ± 3,19, B = 4,72 ± 1,12, C = 3,92 ± 0,88 e D = 3,29 ± 0,78). Nas parcelas A essa porcentagem foi significativamente maior (H = 35,55, g.l. = 3, $p < 0,001$; Figura 3a) do que as parcelas B ($p < 0,001$), C ($p < 0,001$) e D ($p < 0,001$). Por fim, quanto à transmissão de luz difusa, os valores foram: parcela A = 7,44 ± 8,5 mol/ m²/dia, B = 3,99 ± 2,68 mol/ m²/dia, C = 3,06 ± 2,0 mol/ m²/dia e D = 1,95 ± 2,09 mol/ m²/dia. Mais uma vez a parcela A apresentou maiores valores (H = 14,40, g.l. = 3, $p < 0,001$; Figura 3c) do que as parcelas B ($p < 0,001$), C ($p < 0,001$) e D ($p < 0,001$).

Entretanto, as colônias CSA não apresentaram diferenças significativas na porcentagem de abertura de dossel ($F_{3,12} = 0,86$, $p > 0,05$) e nem na transmissão de luz difusa ($F_{3,12} = 0,98$, $p > 0,05$) entre as parcelas.

Abundância e riqueza de espécies vegetais na área das colônias CCA

As áreas das colônias CCA variaram de 21 a 250 m^2 (88,65 ± 60,85). Considerando todas as parcelas, foram encontrados 1099 indivíduos pertencentes a 103 espécies. Deste total, 35 espécies (199 indivíduos) foram classificadas como tolerantes e 68 espécies (900 indivíduos) como intolerantes à sombra. (Tabela 1).

A abundância total por metro quadrado (A = 0,1 ± 0,06, B= 0,21 ± 0,08, C= 0,25 ± 0,1 e D= 0,38 ± 0,29) foi maior nas parcelas mais distantes das colônias do que nas mais próximas ($F_{(3,60)} = 7,26$, $p < 0,001$; Figura 4). Entretanto, essa diferença foi significativa apenas entre algumas parcelas. A parcela A apresentou abundância total por metro quadrado significativamente menor do que C ($p < 0,001$) e D ($p < 0,001$), bem como a parcela D apresentou densidade total significativamente maior do que B ($p < 0,001$) e D ($p < 0,001$). A riqueza total por metro quadrado (A= 0,05 ± 0,02, B= 0,1 ± 0,04, C= 0,14 ± 0,07 e D= 0,13 ± 0,08) também foi maior nas parcelas

mais distantes das colônias ($F_{(3,60)} = 5,71$, $p < 0,01$; Figura 5). Porém, essa diferença foi significativa somente entre a parcela A com as parcelas B ($p < 0,05$), C ($p < 0,001$) e D ($p < 0,001$).

A abundância de espécies tolerantes à sombra por metro quadrado (A = 0,08 ± 0,06, B = 0,16 ± 0,09, C = 0,19 ± 0,07 e D = 0,32 ± 0,29) também foi maior nas áreas mais distantes das colônias ($F_{(3,60)} = 5,94$, $p < 0,001$; Figura 6). A parcela A apresentou abundância por metro quadrado de espécies tolerantes significativamente menor do que as parcelas C ($p < 0,05$) e D ($p < 0,001$), assim como a parcela D apresentou maior densidade do que as parcelas B ($p = 0,01$) e C ($p < 0,05$). Por fim, a riqueza de espécies tolerantes à sombra por metro quadrado (A = 0,04 ± 0,02, B = 0,07 ± 0,03, C = 0,1 ± 0,05 e D = 0,1 ± 0,06) foi, mais uma vez, maior nas parcelas mais distantes das colônias ($F_{(3,60)} = 5,58$, $p < 0,001$; Figura 7). Essa diferença foi significativa entre a parcela A e as parcelas C ($p < 0,001$) e D ($p < 0,001$).

Ao contrário dos dados acima apresentados, as porcentagens de indivíduos ($F_{(3,60)} = 0,41$, $p > 0,05$) e de espécies ($F_{(3,60)} = 0,20$, $p > 0,05$) tolerantes à sombra não apresentaram diferenças significativas entre as parcelas consideradas.

Abundância e riqueza de espécies vegetais na área das colônias CSA

As áreas das colônias CSA variaram de 15,7 a 47,1 m^2 (30,65 ± 13,08). Considerando todas as parcelas, foram encontrados 252 indivíduos pertencentes a 40 espécies. Deste total, cinco espécies (11 indivíduos) foram classificadas como tolerantes e 35 espécies (241 indivíduos) como intolerantes à sombra (Tabela 2).

Não houve diferenças significativas entre as parcelas das colônias CSA na abundância ($F_{(3,12)} = 0,80$, gl = 3, $p > 0,05$) e riqueza ($F_{(3,12)} = 0,37$, gl = 3, $p > 0,05$) total por metro quadrado, nem na abundância ($F_{(3,12)} = 0,44$, gl = 3, $p > 0,05$) e riqueza ($F_{(3,12)} = 0,40$, gl = 3, $p > 0,05$) de espécies tolerantes por metro quadrado. As porcentagens de indivíduos ($F_{(3,12)} = 0,59$, gl = 3, $p > 0,05$) e de espécies ($F_{(3,12)} = 0,44$, gl = 3, $p > 0,05$) tolerantes à sombra também não apresentaram diferenças significativas entre as parcelas.

Recrutamento de Chrysophyllum viride *na área das colônias*

Chrysophyllum viride apresentou maior freqüência de germinação de sementes (A = 3,3 ± 1,56, B = 4,6 ± 2,31, C = 5,3 ± 1,94 e D = 6,8 ± 1,61) nas parcelas mais distantes das colônias ($F_{(3,60)}$ = 6,22, $p < 0,001$; Figura 8a). A freqüência de germinação na parcela D foi significativamente maior do que nas parcelas A. A sobrevivência das plântulas após um ano (A= 0 ± 0, B= 2,5 ± 2,06, C= 3 ± 1,94 e D= 4,6 ± 2,07) apresentou o mesmo padrão, sendo significativamente maior nas parcelas mais distantes das colônias (Wilcoxon = 59,82, g.l. = 3, $p < 0,001$; Figura 8b). Quanto às causas da mortalidade, todas as plântulas da parcela A foram cortadas pelas operárias das colônias nos primeiros quatro meses desde a germinação (Figura 9). As plântulas das outras parcelas apresentaram maior sobrevivência, mas muitas também morreram pelo corte das formigas. Entretanto, no geral, a parcela D foi onde os valores de sobrevivência foram mais altos.

DISCUSSÃO

De acordo com os resultados aqui apresentados, as formigas cortadeiras criam aberturas não somente no sub-bosque, como previamente registrado (Farji-Brener & Illes 2000), mas também no dossel da floresta, aumentando os níveis de luz nas áreas de suas colônias. As colônias com abertura no dossel maiores que $1m^2$ apresentaram redução na abundância e riqueza de espécies por metro quadrado sobre os ninhos e suas adjacências, especialmente de espécies tolerantes à sombra, provavelmente como conseqüência do aumento nos níveis de luz nessas áreas. Adicionalmente, a germinação, crescimento e sobrevivência de plântulas *C. viride* foram maiores nas áreas em que os níveis de luz foram menores. Dessa forma, nosso estudo demonstrou que as formigas cortadeiras, através da construção e manutenção dos seus ninhos modificam o regime de luz e podem estar modificando a estrutura da vegetação de um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Como a maioria das colônias de *Atta cephalotes* estudadas apresentaram clareiras sobre seus ninhos, nossa primeira hipótese foi corroborada. O estabelecimento de clareiras de sub-bosque para a construção e manutenção dos ninhos é uma característica comum de formigas cortadeiras (Farji-Brener & Illes 2000, Hull-Sanders & Howard 2003). Entretanto, este trabalho demonstrou que, no fragmento estudado, a maioria das colônias apresentou clareiras de dossel (63%), ou seja, aberturas no dossel da floresta (Brokaw 1982) com áreas $\geq 1m^2$. Assim, este é o primeiro trabalho a mostrar que essas formigas também influenciam a vegetação do dossel sobre os ninhos, comportamento este que pode aumentar a transmissão de luz até o chão da floresta.

Segundo Connell *et al*. (1997), clareiras de dossel são relativamente raras e ocupam menos que 10% da área de floresta, enquanto que clareiras de sub-bosque são comuns, ocupando cerca de 50% da floresta. Contudo, considerando as altas densidades de formigas cortadeiras em fragmentos da Floresta Atlântica Nordestina (Urbas *et al*. 2002, 2003, Wirth *et al*. 2003b), podemos sugerir que, nessas áreas, o número de clareiras de dossel é muito alto, podendo gerar grandes modificações na estrutura da vegetação. Em florestas maduras e de grandes extensões, as clareiras de dossel podem ser consideradas positivas à vegetação uma vez que criam mosaicos de recursos, aumentando a heterogeneidade ambiental e influenciando a composição de espécies e a estrutura da vegetação (Denslow 1987, Hubell *et al.* 1999). Porém, pouco se sabe sobre seu efeito em florestas que já sofrem com os efeitos da fragmentação florestal. É possível que, nessas florestas fragmentadas, onde já existem alta freqüência de áreas abertas (Laurance 2001), as formigas estejam gerando homogeneidade, uma vez que ampliam esses habitats abertos já predominantes.

Quanto à origem dessas clareiras de dossel em cima das colônias, nós propomos algumas hipóteses. A literatura registra que formigas cortadeiras evitam forragear perto dos ninhos (Cherrett 1968, Farji-Brener & Illes 2000, Wirth *et al.* 2003a), porém, freqüentemente, nós observamos essas formigas coletando folhas de indivíduos adultos em cima das colônias ao longo do estudo, principalmente na estação chuvosa (observ. pess.). Embora a desfoliação continuada pelas formigas raramente induza a morte de um indivíduo arbóreo adulto (Farji-Brener & Illes 2000, Rookwood

1975, Vasconcelos & Cherret 1997, Wirth *et al*. 2003a), a remoção da folhagem no dossel acima das colônias para construção, manutenção e cultivo dos fungos deve estar interferindo na dinâmica microclimática da floresta, não só aumentando os níveis de luz e reflexo do sol no chão da floresta (Wirth *et al*. 2003a), mas também aumentando a temperatura e diminuindo a umidade nessas áreas. Como as colônias amostradas estão localizadas em áreas próximas a borda (até 150 m), a atividade das formigas parece ampliar as mudanças micro-climáticas causadas pelo efeito de borda (Laurance *et al*. 1998; Murcia 1995, Santos 2005). Assim, a atividade das formigas cortadeiras pode estar provocando a morte de árvores adultas na área das colônias, originando as clareiras. Como na área de estudo, o efeito de borda já foi relatado como um dos mais importantes efeitos da fragmentação de habitat, influenciando a diversidade de espécies arbóreas na região (Oliveira *et al*. 2004, Santos 2005, Urbas *et al*. no prelo), essa hipótese é bastante provável, embora necessite ser testada adequadamente.

Comprovando a segunda hipótese levantada, a área da colônia apresenta maior porcentagem de abertura de dossel (41%) e transmissão de luz difusa (26%) do que as áreas mais distantes amostradas. Embora seja esperado que o crescimento de plantas aumente com o aumento da irradiância, para algumas espécies, altos níveis de luz podem levar a danos irreversíveis no sistema fotossintético, como fechamento de estômatos e perda de folhas e biomassa (Poorter 1999), além de limitar o crescimento da planta (Poorter 2001). Assim, essa diferença de transmissão de luz verificada na área das colônias pode ser crucial para o sucesso no recrutamento e estabelecimento de espécies tolerantes à sombra, que apresentam baixa capacidade fotossintética (Poorter 1999) e podem sofrer de foto-inibição (Chazdon *et al.* 1996).

A abundância e a riqueza das espécies tolerantes à sombra por metro quadrado foram significativamente maiores nas áreas mais distantes das colônias CCA. Entretanto, as porcentagens de indivíduos e de espécies tolerantes à sombra nessas colônias não aumentaram significativamente nas parcelas mais distantes, justamente aquelas onde a abertura de dossel e a trasmissão de luz foram menores. Segundo Grillo (2005), a porcentagem de espécies tolerantes à sombra pode ser

considerada como uma medida indireta do grau de conservação da área, já que fornece a porcentagem de espécies de árvores características da floresta madura presentes no fragmento. Assim, a ausência de relação entre a porcentagem de espécies tolerantes à sombra e o distanciamento das colônias pode ser resultado de altos níveis de perturbação provocados não apenas pela herbivoria e limpeza acima dos ninhos pelas formigas, mas também pelo fato de todas as colônias amostradas estarem na borda e já sofrerem com os efeitos de borda. Esses efeitos juntos, podem estar confundindo o efeito das formigas na sobrevivência das espécies tolerantes, fazendo com que não seja possível a visualização do padrão esperado.

As colônias com abertura no dossel menores do que $1m^2$ não apresentaram diferenças significativas entre as parcelas em nenhum dos parâmetros de estrutura da vegetação considerados e nem na transmissão de luz difusa e abertura no dossel. Coincidentemente, essas colônias foram as menores colônias maduras encontradas. Isso pode significar que, por ainda não serem tão grandes, essas colônias ainda não apresentam clareiras de dossel, e portanto, não modificam os níveis de luz e nem interferem no recrutamento de espécies tolerantes à sombra.

Embora, aparentemente, o aumento do nível de luz nas áreas próximas às colônias não tenha influenciado as porcentagens de indivíduos e espécies tolerantes à sombra jovens já estabelecidos nas colônias com abertura de dossel, os resultados de germinação e sobrevivência das sementes de *Chrysophyllum viride* apresentam dados contrários. A germinação e sobrevivência de *C. viride*, espécie característica de floresta madura e, como para toda a família Sapotaceae, considerada como rara em florestas tropicais (Grillo 2005, Laurance 2001, Poorter 1999, 2001), foram maiores nas parcelas em que havia menor abertura de dossel e transmissão de luz. Esse resultado indica que as modificações na estrutura do dossel da floresta causada pelas formigas cortadeiras não interferem só na germinação, mas também na sobrevivência dos jovens de espécies que sofrem de foto-inibição (Chazdon *et al.* 1996). A predação de todas as plântulas de *C. viride* em cima da colônia, também demonstra que, ainda que algumas sementes consigam germinar nas áreas das clareiras dos ninhos, o dano causado pelo ataque das formigas acaba levando todas as plântulas à morte ao longo do

tempo. A herbivoria total de plântulas sobre o ninho de formigas cortadeiras já havia sido relatado para *Protium heptaphyllum* (Burseraceae) em uma outra área de Floresta Atlântica Nordestina (Silva *et al*. no prelo).

Resumindo, em florestas contínuas e preservadas, as formigas cortadeiras são consideradas como promotoras de heterogeneidade ambiental devido aos seus efeitos múltiplos em processos ecológicos como dispersão e predação de sementes (Dalling & Wirth, 1997; Leal & Oliveira 1998, 2000), herbivoria de plântulas e de indivíduos adultos (Vasconcelos & Cherrett 1997), ciclagem de nutrientes (Haines 1975) e transmissão de luz na floresta (Wirth *et al*. 2003a). Entretanto, aqui nós mostramos que, em uma área altamente fragmentada como a Floresta Atlântica Nordestina (Ranta *et al*. 1998, Silva & Tabarelli 2000), as formigas cortadeiras podem aumentar a homogeneidade ambiental uma vez que têm um efeito sinergético com o processo de fragmentação. Elas aumentam a quantidade de luz que chega ao chão da floresta, criando sítios já bastante freqüentes nessas florestas que são indisponíveis para o recrutamento de espécies tolerantes à sombra, que constituem a vasta maioria das espécies arbóreas de florestas tropicais (Denslow 1987, Poorter 1999, Grillo 2004) e são características de florestas primárias e de estágios mais avançados de sucessão ecológica (Denslow 1987, Whitmore 1998, Grillo 2005). Sendo assim, as formigas podem estar retardando o processo de sucessão ecológica, da mesma forma que já faz o processo de fragmentação ao reduzir a área de floresta e aumentar a proporção de borda. Esperamos que estes resultados promovam uma nova linha de investigação e discussão sobre interações entre plantas e formigas, bem como na ecologia e na biologia da conservação.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processos 540322/01-6 e 2430.00/02), à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (processo 007/01), à Fundação O Boticário (processo 0592/20032) e ao Conselho Alemão de Pesquisa (DFG, processo WI 1959/1-1) pelo apoio financeiro ao trabalho. À Usina Serra

Grande, Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste e Conservação Internacional do Brasil agradecemos pelo apoio logístico. Nós também agradecemos à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão de bolsa de estudo a M.M.C e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de estudo a P.S.D.S. e de produtividade em pesquisa à I.R.L e M.T. Agradecimentos especiais à Alexandre Grillo e Marcondes Oliveira pelo auxílio na identificação das plantas, à Juergen Berger pelas análises de sobrevivência e à Eleno José de Araújo por toda sua contribuição durante toda a execução desse trabalho.

LITERATURA CITADA

AYRES, M., AYRES JR., M., AYRES, D.L., SANTOS, E A. A. S. 2003. *Bioestat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Sociedade Civil Mamirauá, Belém.

BLOOR, J. M. G. & GRUBB, P. J. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional ecology* 18:337-348.

BROKAW, N. V. L., 1982, Tree falls: frequency, time, and consequences. Pp. 101-108 in Leight Jr, E. G., Rand A. S. & Windsor D. M. (eds.) *The Ecology of a Tropical forest: seasonal rhythms and long-term change*s, Smithsonian Institute Press, Washington.

BROKAW, N. V. L., 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology, 6*6:682-687.

CHAZDON, R. L., PEARCY, R., LEE D. & FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments. Pp 5-55 in Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. & Smith, A. P. (eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology.* Chapman & Hall, New York. 675pp.

CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37:387-403.

CLARK, D. B., CLARK, D. A., RICH, P. M., WEIS, S. & OBERBAUER, S. F. 1996. Landscape-scale evaluation of understorey light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26:747-757.

CONNELL J. H., LOWMAN M. D., NOBLE I. R. 1997. Subcanopy gaps in temperate and tropical forests. *Australian Journal of Ecology* 22:163-168.

DALLING, J. W. & WIRTH, R. 1997. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica* (L.). *Journal of Tropical Ecology* 14:705-710.

DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 18: 431-451.

FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92:169-177.

FARJI-BRENER, A. G. & GHERMANDI, L. 2000. Influence of nests of leal-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 11: 453-460.

FARJI-BRENER, A. G. & ILLES, A. E. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forest? A critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219-227.

FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. 1995. Leaf-cutting ants and forest grooves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651-669.

FRAZER, G. W., CANHAM, C. D., LERTZMAN, E K. P. 1999. *Gap Light Analyzer* (GLA), Version 2.0.

GARRETTSON, M., STETZEL, J., HALPERN, B., HEARN, J., LUCEY, B. & MCKONE, M. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in Costa Rica rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:17-26.

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*. Tese de doutorado. Universidade Federal de Pernambuco. 200 pp.

HAINES, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. Pp 99-111 in Golley, F. G. & Medina, E. (eds.) *Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. Volume II. Ecological Studies, Analysis and Synthesis. Springer-Verlag, New York.

HARTSHORN, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. Pp. 617-638 in Tomlinson, P. B. & Zimmermann, M. H. (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, New York. 675pp.

HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., O'BRIEN, S. T., HARMS, K. E., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. J. & LOO DE LAO, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554-557.

HULL-SANDERS, H. M.& HOWARD, J. J. 2003. Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a neotropical forest. *Biotropica* 35:441-445.

IBGE, 1985. *Atlas Nacional do Brasil: região Nordeste*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

LAURANCE, W. F. 2001. The hyper-diverse Flora of the Central Amazonian: An overview. Pp. 47—53 in Bierregaard, R. O., Gascon, C., Lovejoy, T. E., Mesquita, R. (eds). *Lessons from Amazonia; the Ecology and Conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven & London.

LAURANCE, W. F., FERREIRA, L. V., RANKIN-DE-MERONA, J. M. & LAURANCE, S. G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032-2040.

LEAL, I. R. & OLIVEIRA, P. S. 1998. Interaction between fungus-growing ants (Attini), fruits, and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 30:170-178.

LEAL, I. R. & 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* 47:376-382.

LERTZMAN, K P., SUTHERLAND, G. D. INSELBERG, A. & SAUNDERS, S. C. 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. *Ecology* 77:1254–1270.

MELO, F. P. L. DE 2004. O papel do efeito de borda sobre a chuva de sementes e o recrutamento inicial de plântulas: o caso das grandes sementes. *Dissertação de Mestrado*, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 56p.

MOUTINHO, P., NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. D. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265-1276.

MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.

OLIVEIRA, M. A., GRILLO, A. S. & TABARELLI, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.

PICKETT, S. T. A. & WHITE, P. S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, NY. 472pp.

POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.

POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113-123.

PRANCE, G. T. 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York. 714pp.

RANTA, P., BLOM, T., NIEMELÄ, J., JOENSUU, E. & SIITONEN, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. Biodiversity and Conservation 7: 385-403.

REITZ, R., 1965. *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.

RICE, S. A. & BAZZAZ, F. A. 1989. Growth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions. *Oecologia* 78: 625-632.

ROCKWOOD, L. L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (Atta) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 7: 176-193.

SANTOS, B. A. 2005. *A criação de bordas recria florestas secundárias? um estudo na floresta atlântica nordestina.* Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.

SILVA, J. M. C. & TABARELLI, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.

SILVA, P. S. D., LEAL, I. R., WIRTH, R., TABARELLI, M. No prelo. Negative impact of leaf-cutting ants (*Atta sexdens*) on tree recruitment of *Protium heptaphyllum* (Burseraceae) through seed aggregation and seedling cutting. Revista Brasileira de Botânica,.

SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio 7*5:81-86.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica 2*0: 57-66.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma Floresta Atlântica Montana. *Revista Brasileira de Biologia* 59: 251-261.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.

UHL C., CLARK K., DEZZEO N. & MAQUIRINO P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.

URBAS, P. 2004. *Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cuttings ants*. Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades. Technische Universität Kaiserslautern.

URBAS, P., FALCÃO, P. F., ALMEIDA, W. R., ARAÚJO, M. JR., BARBOSA, V., KNOECHELMANN, C. M., SILVEIRA, U. A., WIRTH, R. & LEAL, I. R. 2002. Processo de

fragmentação aumenta a densidade de formigas cortadeiras. *53º Congresso Nacional de Botânica, Recife.*

URBAS, P., ALMEIDA, W. R., BARBOSA, V.; FALCÃO, P. F., KNOECHELMANN, C. M., COSTA, U. A. S., ARAÚJO, M. V. JR., LEAL, I. R. & WIRTH, R. 2003. Increase in leaf-cutting ant density through forest fragmentation: a result of altered trophic structure. *Annual Meeting of the Germany Society of Tropical Ecology*. Rostock.

URBAS, P., ARAÚJO, M. V. JR., LEAL, I. R. & WIRTH, R. No prelo. Cutting more from cut forests - edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. *Biotropica*

VALLADARES, F., WRIGHT, J. S., LASSO, E., KITAJIMA, K. & PEARCY, R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81:1925-1936.

VANDERMEER, J., CERDA, I. G., BOUCHER, D., PERFECTO, I. & RUIZ, J. 2000. Hurricane Disturbance and Tropical Tree Species Diversity. *Science* 290:788-791.

VASCONCELOS, H. L. & CHERRETT, J. M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazônia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 13: 357-379.

VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.* Editora da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. 124pp.

WHITMORE, T. C. 1998. *An Introduction to Tropical Rain Forest*. Second edition. Oxford University Press, Oxford. 282pp.

WHITMORE, T. C., BROWN, N. D., SWAINE, M. D., KENNEDY, D., GOODWIN-BAILEY, C. I., GONG, W. K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-151.

WIRTH, R., BEYSCHLAG, W., HERZ, H., RYEL, R. J. & HÖLLDOBLER, B. 2003a. Herbivory of leaf-cutter ants: a case study of *Atta columbica* in the tropical rainforest of Panama. *Ecological Studies* 164, Springer, Berlin. 233pp.

WIRTH, R., ALMEIDA, W. R,. BARBOSA, V., FALCÃO, P. F., KNOECHELMANN, C. M., SILVEIRA, U. A., URBAS, P., ARAÚJO JR, M. V. & LEAL, I. R. 2003b. Forest fragmentation process increases density of leaf-cutting ants in the Brazilian Atlantic rain forest. *Annual Meeting of the Germany Society of Tropical Ecology.* Rostock.

ZHOU, W. 2000. Kaplan Meier survival analysis. Computer Research Association's Committee on the Status of Women in Computer Research. University in Medford, Massachusetts. Estados Unidos.

Tabela 1. Tabela 1. Lista das espécies arbórea com DAP ≥ 1,5 e ≤ 5,0 em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela*			
			A	B	C	D
Aegiphila sp.	Verbenaceae	Intolerante	0	1	0	0
Allophyllus edulis Radlk	Sapindaceae	Intolerante	2	3	7	8
Anaxagorea dolichocarpa Sprague & Sandwith	Annonaceae	Tolerante	0	1	4	1
Andira aff. paniculata Willd	Papilionaceae	Intolerante	0	0	2	0
Bactris acanthocarpa Mart.	Arecaceae (Palmae)	Tolerante	3	0	0	0
Bowdichia virgilioides Kunth	Papilionaceae	Intolerante	0	1	1	0
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	Moraceae	Intolerante	4	0	2	2
Brosimum rubescens Tauber	Moraceae	Tolerante	1	1	3	2
Byrsonima cf. stipulacea Juss.	Malpighiaceae	Intolerante	0	0	2	5
Byrsonima sericea A.DC.	Malpighiaceae	Intolerante	1	0	1	4

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Casearia javitensis HBK.	Flacourtiaceae	Intolerante	0	1	0	0
Cecropia pachystachya Trécul.	Cecropiaceae	Intolerante	0	1	1	0
Chamaecrista ensiformes (Vell) Irwin & Barneby	Caesalpinaceae	Intolerante	1	3	1	1
Clusia nemorosa G. Mey.	Clusiaceae	Intolerante	0	0	2	3
Coccoloba sp.	Polygonaceae	Tolerante	0	0	3	0
Conchocarpus insignis Pirani	Rutaceae	Intolerante	0	0	0	4
Cordia nodosa Lam.	Boraginaceae	Intolerante	0	1	2	3
Cordia sellowiana Cham.	Boraginaceae	Intolerante	0	0	1	1
Couepia rufa Ducke	Chrysobalanaceae	Tolerante	0	1	1	0
Croton floribundus Spreng.	Euphorbiaceae	Intolerante	1	0	0	0
Croton sp.	Euphorbiaceae	Intolerante	0	1	0	0
Cupania oblongifolia Mart.	Sapindaceae	Intolerante	6	6	7	11

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Cupania racemosa (Vell.) Radlk.	Sapindaceae	Intolerante	2	7	5	19
Cupania revoluta Rolfe	Sapindaceae	Intolerante	0	1	0	0
Cupania sp.	Sapindaceae	Intolerante	3	4	8	16
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith	Caesalpinaceae	Intolerante	0	0	1	0
Erythroxylum mucronatum Benth.	Erythroxylaceae	Intolerante	4	15	16	16
Erythroxylum squamatum Sw.	Erythroxylaceae	Intolerante	2	8	5	31
Erythroxylum subrotundum A. St. -Hil	Erythroxylaceae	Intolerante	0	0	0	1
Eschweilera ovata (Cambess.) Miers	Lecythidaceae	Tolerante	6	7	2	2
Euterpe sp.	Arecaceae (Palmae)	Tolerante	0	1	0	0
Faramea sp.	Rubiaceae	Tolerante	0	0	0	1
Guapira af. Nitida (J. A. Schmidt) Lundell	Nyctaginaceae	Intolerante	0	0	1	0
Guapira opposita (Vell.) Reitz.	Nyctaginaceae	Tolerante	0	0	0	1

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Guateria australis St.-Hil.	Annonaceae	Tolerante	0	0	1	1
Helicostylis tomentosa (Poepp. & Endl.) Rusby	Moraceae	Tolerante	0	2	1	1
Henriettea succosa (Aubl.) A.DC.	Melastomataceae	Intolerante	4	3	24	12
Hieronyma alchornioides Fr. Allem.	Euphorbiaceae	Intolerante	0	3	2	5
Himatanthus bracteatus (A.DC.) Woodson	Apocynaceae	Intolerante	2	15	3	7
Hirtella hebeclada Moric. Ex A.DC.sp.	Chrysobalanaceae	Intolerante	0	0	0	1
Ilex aff. sapotifolia Reissek	Aquifoliaceae	Tolerante	0	0	1	0
Inga thibaudiana A.DC.	Mimosaceae	Intolerante	0	0	0	1
Lacistema robustum Schnizl	Lacistemataceae	Intolerante	2	1	3	1
Lecythis lurida (Miers) S.A.Mori	Lecythidaceae	Tolerante	2	2	3	1
Lecythis pisonis Cambess.	Lecythidaceae	Tolerante	1	3	1	0
Mabea occidentalis Benth.	Euphorbiaceae	Intolerante	2	2	4	2

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Chrysophyllum aff. Viride Mart. & Eichl.	Sapotaceae	Tolerante	0	0	0	1
Miconia calvescens(Schr. Et Mart. Ex. DC.) DC.	Melastomataceae	Intolerante	0	0	2	0
Miconia compressa Naudin	Melastomataceae	Intolerante	0	0	0	1
Miconia hypoleuca (Benth.) Triana	Melastomataceae	Intolerante	3	1	0	2
Miconia minutiflora (Bonpl.) A.DC.	Melastomataceae	Intolerante	8	12	2	10
Miconia prasina (SW) DC.	Melastomataceae	Intolerante	21	22	32	52
Micropholis sp.	Sapotaceae	Tolerante	0	1	0	1
Myrcia fallax (Rich.) A.DC.	Myrtaceae	Intolerante	1	6	19	7
Myrcia sylvatica (G.Mey.) A.DC.	Myrtaceae	Intolerante	0	0	0	2
Myrcia sp. 1	Myrtaceae	Intolerante	0	0	0	1
Myrcia sp. 2	Myrtaceae	Intolerante	0	0	1	4
Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze	Myrsinaceae	Intolerante	1	0	0	0

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Ocotea glomerata (Nees) Mez	Lauraceae	Intolerante	2	8	15	5
Ocotea opiphera (Ness) Mez	Lauraceae	Intolerante	1	4	0	1
Ocotea sp.	Lauraceae	Intolerante	0	0	2	0
Ouratea cf. castanaefolia (DC.) Engler	Ochnaceae	Tolerante	0	0	0	1
Ouratea aff. polyguna Engler.	Ochnaceae	Tolerante	0	1	0	0
Palicourea crocea (Sw.) Roem. & Schult.	Rubiaceae	Intolerante	0	0	1	0
Paypayrola blanchetiana Tull.	Violaceae	Tolerante	6	3	5	4
Pisonia sp. 1	Nyctaginaceae	Intolerante	5	7	6	13
Pisonia sp. 2	Nyctaginaceae	Intolerante	0	0	2	0
Pouteria aff. grandiflora (A .DC) Baehni	Sapotaceae	Tolerante	0	0	1	1
Pouteria scytalophora Eyma	Sapotaceae	Tolerante	0	1	0	1
Protium aracouchini (Aubl.) Marchand	Burseraceae	Tolerante	2	0	3	0

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Protium giganteum Engl.	Burseraceae	Tolerante	1	2	6	1
Protium heptaphillum (Aubl.) Marchand	Burseraceae	Intolerante	0	1	0	0
Psychotria cf. *carthaginensis* Jacq.	Rubiaceae	Tolerante	1	7	3	15
Psychotria sp.	Rubiaceae	Tolerante	1	0	2	2
Quina aff. paraensis Pires et Fróes	Quinaceae	Tolerante	0	1	0	0
Rheedia brasiliensis	Guttiferae	Tolerante	4	4	0	0
Roupala cf. rhombifolia Mart.ex. Meisn.	Proteaceae	Intolerante	0	1	0	0
Schefflera morototoni (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	Araliaceae	Intolerante	1	0	3	0
Schefflera sp.	Araliaceae	Intolerante	0	3	1	0
Sclerolobium densiflorum Benth.	Caesalpinaceae	Intolerante	1	0	0	0
Senefeldera multiflora Mart.	Euphorbiaceae	Intolerante	0	2	0	3

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Senefeldera sp.	Euphorbiaceae	Intolerante	0	0	0	1
Simarouba amara Aubl.	Simaroubaceae	Intolerante	0	2	4	2
Siparuna guianensis Aubl.	Monimiaceae	Tolerante	2	5	12	4
Sloanea guianensis (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	Tolerante	0	1	0	0
Sloanea obtusifolia (Moric.) K. Schum.	Elaeocarpaceae	Tolerante	0	0	1	1
Sorocea hilarii Gaud.	Moraceae	Tolerante	0	1	2	5
Stryphnodendron pulcherimum (Willd.) Hochr.	Mimosaceae	Intolerante	0	1	3	1
Swartzia macrostachya Benth.	Caesalpinaceae	Intolerante	0	1	2	7
Symphonia globulifera L.f.	Guttiferae	Intolerante	3	5	4	5
Tabebuia sp.	Bignoniaceae	Intolerante	0	0	2	0
Talisia elephantipes Sandwith & Tutin	Sapindaceae	Intolerante	0	0	0	3
Tapirira guianensis Aubl.	Anacardiaceae	Intolerante	1	3	5	4

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Thyrsodium spruceanum Benth.	Anacardiaceae	Intolerante	20	31	31	58
Tontolea tenuicola (Miers) A.C.Smi	Hippocrateaceae	Tolerante	1	0	1	1
Tovomita mangle G. Mariz	Guttiferae	Tolerante	2	0	2	5
Tovomita sp.	Guttiferae	Tolerante	0	7	1	0
Trichila quadrifuga Kunth.	Meliaceae	Intolerante	0	0	0	1
Trichilia lepidota Mart.	Meliaceae	Intolerante	0	0	1	4
Virola gardneri (A.DC.) Warb.	Myristicaceae	Tolerante	0	1	0	1
Vismia guianensis (Aubl.) Pers.	Guttiferae	Intolerante	4	5	3	1
Vochysia oblongifolia Warm.	Vochysiaceae	Intolerante	0	4	5	4
Xylopia frutescens Aubl.	Annonaceae	Intolerante	0	1	1	1

* Número de indivíduos em cada parcela

Tabela 2. Lista das espécies arbóreas com DAP ≥ 1,5 e ≤ 5,0 encontradas em parcelas com diferentes distâncias, de quatro colônias de *Atta cephalotes* com abertura no dossel menor do que $1m^2$ em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela*			
			A	B	C	D
Abarema cochliocarpos (Gomez) Barneby & Grimes	Mimosaceae	Intolerante	0	1	0	0
Aegiphila sp.	Verbenaceae	Intolerante	0	0	2	0
Bowdichia virgilioides Kunth	Papilionaceae	Intolerante	0	0	0	1
Brosimum rubescens Tauber	Moraceae	Tolerante	1	0	0	0
Byrsonima cf. stipulacea	Malpighiaceae	Intolerante	0	4	3	0
Casearia sp.	Flacourtiaceae	Intolerante	0	0	1	0
Cecropia pachystachya	Cecropiaceae	Intolerante	0	1	0	1
Cupania oblongifolia Mart.	Sapindaceae	Intolerante	0	0	1	0
Cupania racemosa (Vell.) Radlk.	Sapindaceae	Intolerante	2	1	0	2
Cupania sp.	Sapindaceae	Intolerante	1	1	5	5
Cytharexyllum myrianthum Cham.	Verbenaceae	Intolerante	0	1	1	0
Erythroxylum mucronatum Benth.	Erythroxylaceae	Intolerante	6	2	2	5
Henriettea succosa (Aubl.) A.DC.	Melastomataceae	Intolerante	0	0	0	1

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Hieronyma alchornioides Fr. Allem.	Euphorbiaceae	Intolerante	0	0	0	1
Inga thibaudiana A.DC.	Mimosaceae	Intolerante	0	0	0	1
Lacistema robustum Schnizl	Lacistemataceae	Intolerante	0	1	1	4
Miconia calvescens(Schr. Et Mart. Ex. DC.) DC.	Melastomataceae	Intolerante	0	0	0	1
Miconia hypoleuca (Benth.) Triana	Melastomataceae	Intolerante	0	0	1	0
Miconia minutiflora (Bonpl.) A.DC.	Melastomataceae	Intolerante	1	2	5	14
Miconia prasina (SW) DC.	Melastomataceae	Intolerante	5	9	15	19
Molinedia sp.	Monimiaceae	Tolerante	0	0	0	6
Myrcia fallax (Rich.) A.DC.	Myrtaceae	Intolerante	0	0	2	1
Myrcia sylvatica (G.Mey.) A.DC.	Myrtaceae	Intolerante	0	0	0	1
Ocotea glomerata (Nees) Mez	Lauraceae	Intolerante	0	1	3	0
Ocotea opiphera	Lauraceae	Intolerante	0	1	0	0
Pisonia sp.	Nyctaginaceae	Intolerante	0	0	1	2
Psychotria cf. *carthaginensis* Jacq.	Rubiaceae	Tolerante	0	0	1	
Schefflera morototonii (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	Araliaceae	Intolerante	0	0	0	1

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Parcela			
			A	B	C	D
Schefflera sp.	Araliaceae	Intolerante	0	0	0	1
Sclerolobium densiflorum Benth.	Caesalpinaceae	Intolerante	0	0	0	1
Senna macranthera (DC. ex Collad.) Irwin & Barneby	Caesalpinaceae	Intolerante	0	0	0	1
Simarouba amara Aubl.	Simaroubaceae	Intolerante	0	0	1	0
Sorocea hilarii Gaud.	Moraceae	Tolerante	0	0	2	0
Stryphnodendron pulcherimum (Willd.) Hochr.	Mimosaceae	Intolerante	1	1	0	4
Symphonia globulifera L.f.	Guttiferae	Intolerante	0	0	0	1
Tapirira guianensis Aubl.	Anacardiaceae	Intolerante	2	0	0	0
Thyrsodium spruceanum Benth.	Anacardiaceae	Intolerante	8	6	11	23
Trichila quadrifuga Kunth.	Meliaceae	Intolerante	1	1	0	0
Xilopia cf. benthanii	Annonaceae	Tolerante	1	0	0	0
Xylopia frutescens Aubl.	Annonaceae	Intolerante	0	1	1	0

* Número de indivíduos em cada parcela

Legenda das figuras

Figura 1. Localização da área de estudo, Usina Serra Grande, AL, na Floresta Atlântica Nordestina (adaptado de Pimentel & Tabarelli, 2004).

Figura 2. Esquema da distribuição das parcelas em relação às colônias de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 3. Porcentagem de abertura do dossel (A) e transmissão de luz difusa (B) em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* com abertura de dossel em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 4. Abundância total de espécies vegetais por metro quadrado em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* com abertura de dossel em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 5. Riqueza total de espécies vegetais por metro quadrado em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* com abertura de dossel em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 6. Abundância de espécies tolerantes à sombra por metro quadrado em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* com abertura de dossel em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 7. Riqueza de espécies tolerantes à sombra por metro quadrado em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* com abertura de dossel em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 8. Porcentagem de germinação (A) e sobrevivência (B) após um ano de plantio de *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae) em quatro áreas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* em um remanescente de floresta Atlântica nordestina.

Figura 9. Mortalidade dos indivíduos de *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae) em quatro parcelas com diferentes distâncias das colônias de *Atta cephalotes* em um remanescente de floresta Atlântica nordestina.

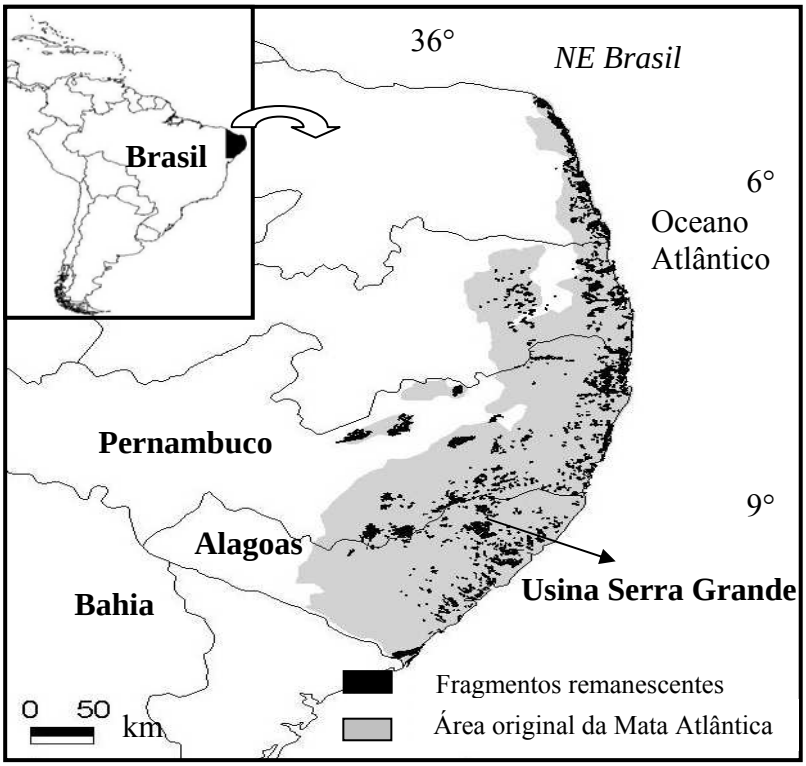

36°
NE Brasil
Brasil
6°
Oceano
Atlântico
Pernambuco
9°
Alagoas
Usina Serra Grande
Bahia
Fragmentos remanescentes
Área original da Mata Atlântica
0 50
km

Figura 1.

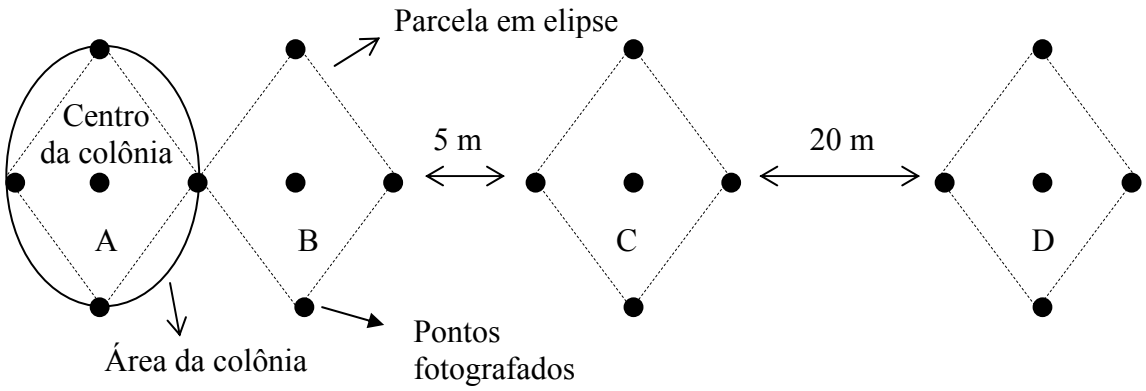
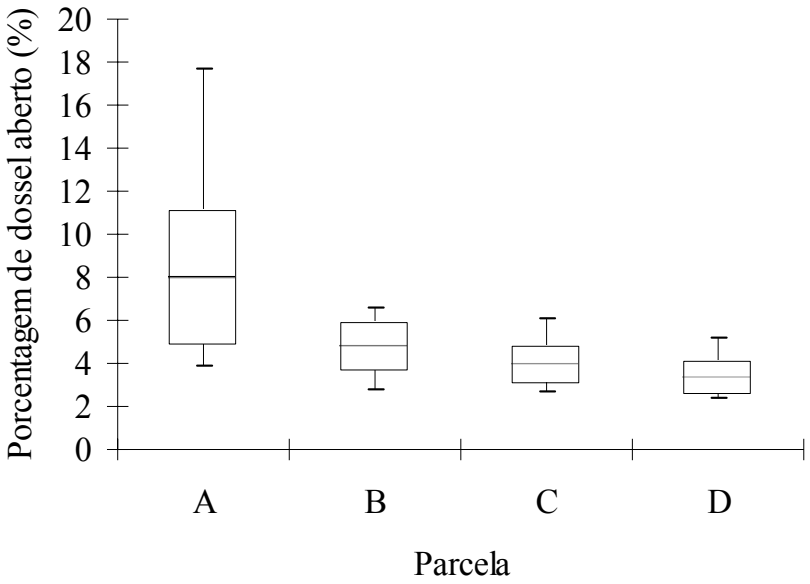
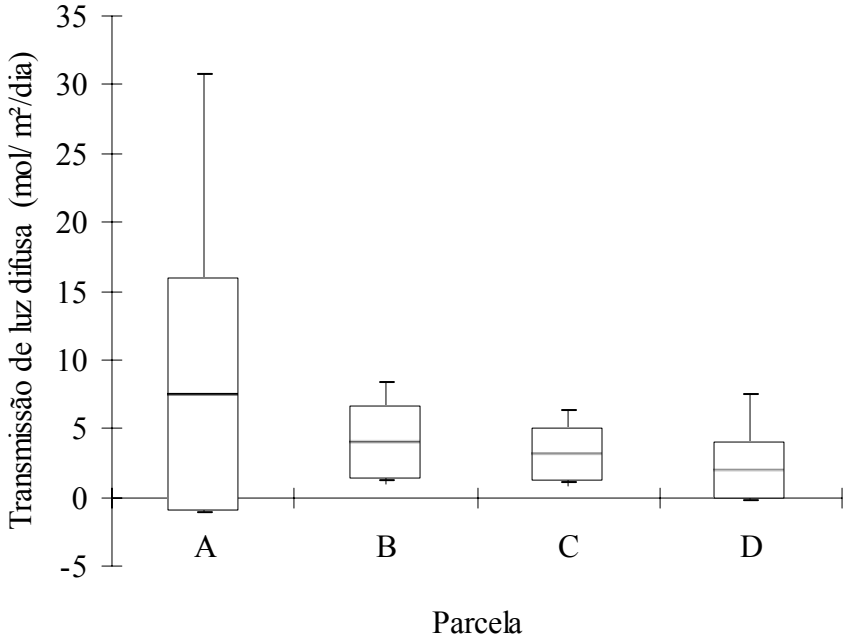

Parcela em elipse
Centro
da colônia
5 m
20 m
A
B
C
D
Área da colônia
Pontos
fotografados

Figura 2.


Porcentagem de dossel aberto (%)
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
A
B
C
D
Parcela

A


Transmissão de luz difusa (mol/ m²/dia)
35
30
25
20
15
10
5
0
-5
A
B
C
D
Parcela

B

Figura 3.

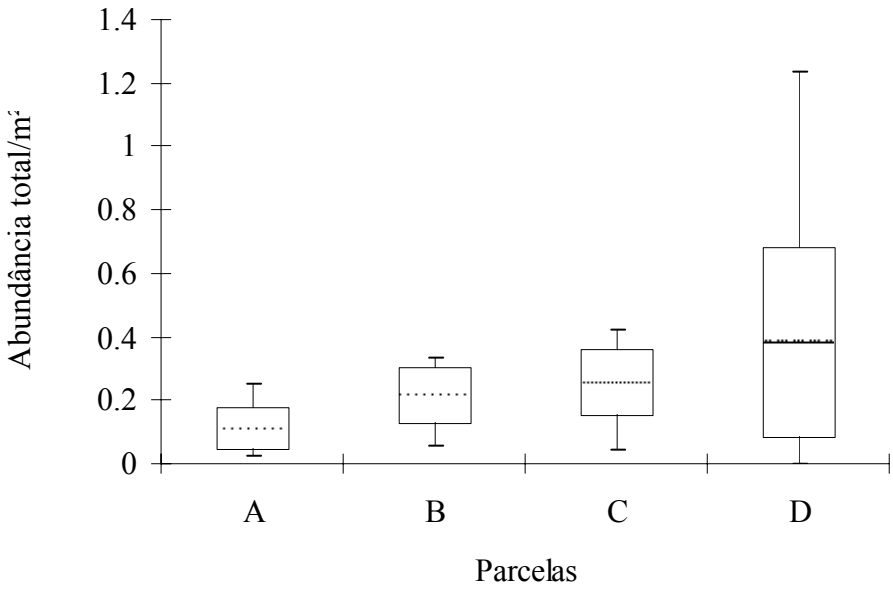


Figura 4.

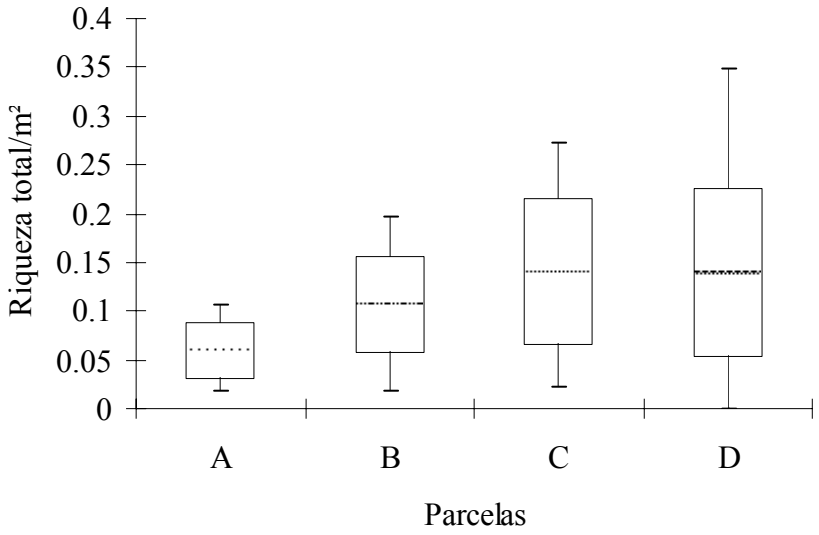


Figura 5.

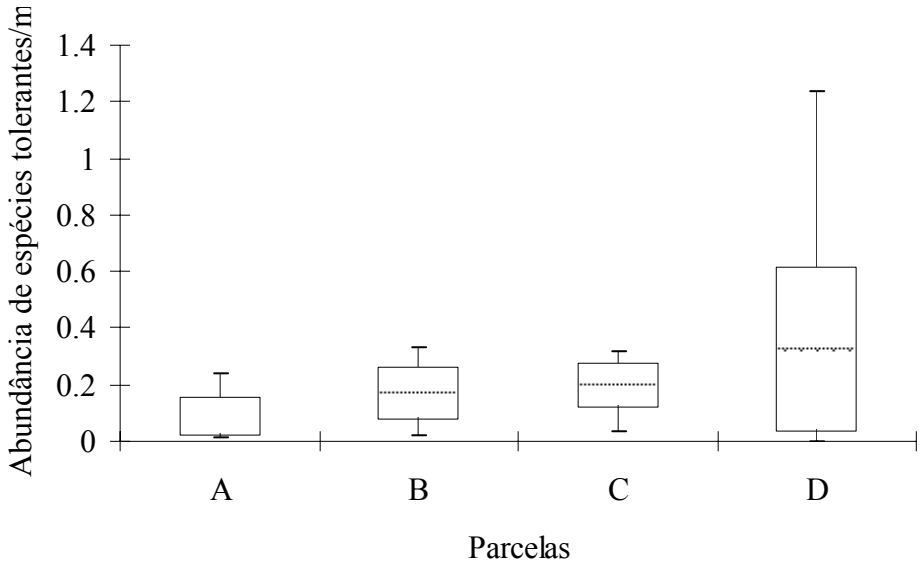

Abundância de espécies tolerantes/m
1.4
1.2
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
A
B
C
D
Parcelas

Figura 6.

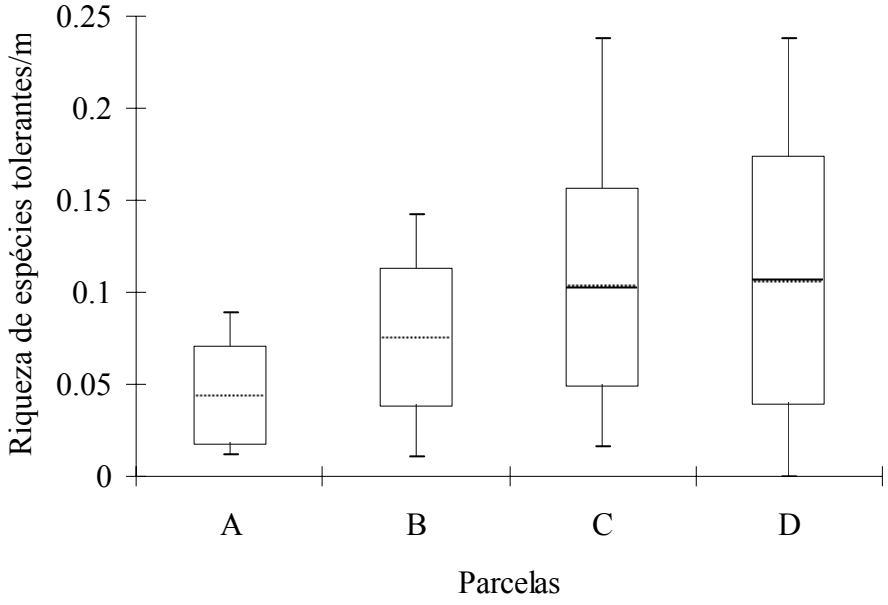
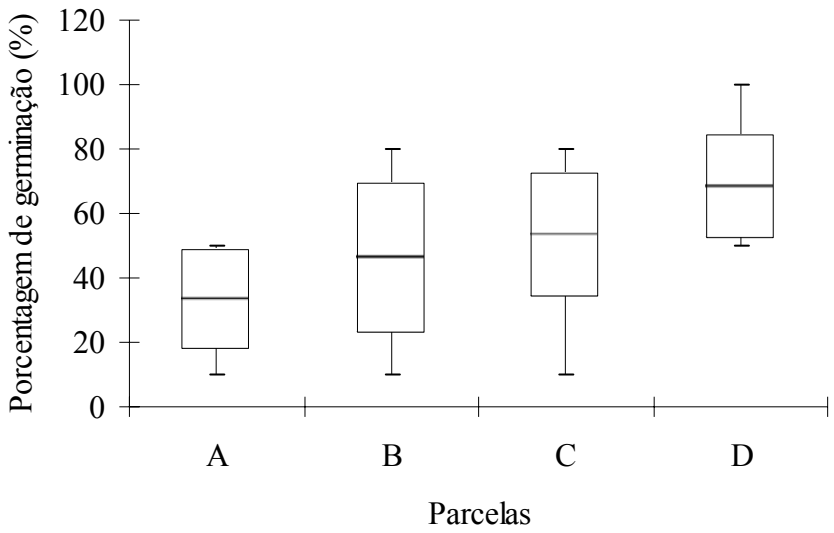
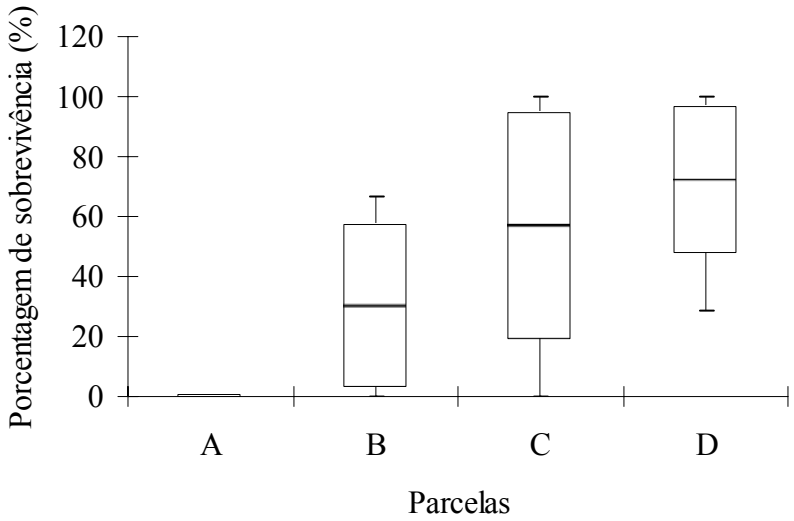

0.25
0.2
0.15
0.1
0.05
0
Riqueza de espécies tolerantes/m
A
B
C
D
Parcelas

Figura 7.


Porcentagem de germinação (%)
120
100
80
60
40
20
0
A
B
C
D
Parcelas

A


Porcentagem de sobrevivência (%)
120
100
80
60
40
20
0
A
B
C
D
Parcelas

B

Figura 8.

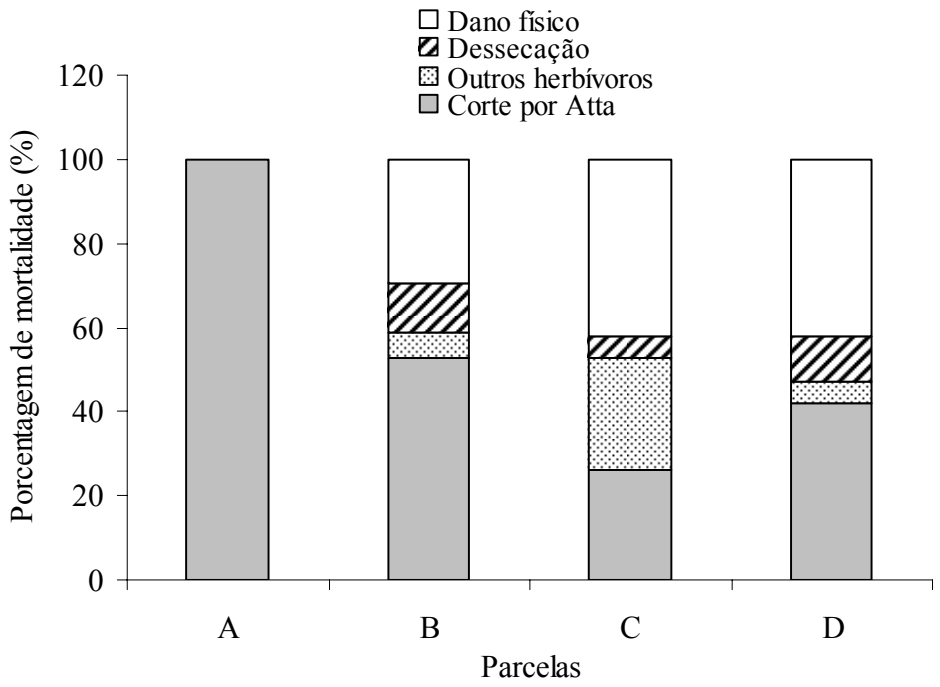

Dano físico
Dessecação
Outros herbívoros
Corte por Atta
120
100
80
60
40
20
0
Porcentagem de mortalidade (%)
A
B
C
D
Parcelas

Figura 9.

MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO *BIOTROPICA*

Forrageamento de *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae) modificando a disponibilidade de luz e estrutura da comunidade vegetal em um remanescente de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil

Michele M. Corrêa[1], Rainer Wirth[2], Marcelo Tabarelli[1] & Inara R. Leal[1]

[1]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Recife, PE. 50670-901. Brazil

[2]Plant Ecology and Systematics, Department of Biology, University of Kaiserslautern, P.O. Box 3049, 67653 Kaiserslautern, Germany

Resumo. Formigas cortadeiras são consideradas espécies-chave em muitos ecossistemas, principalmente devido as suas grandes taxas de herbivoria. Estudos têm demonstrado que a remoção de folhas no dossel durante o forrageamento aumenta a transmissão de luz e a freqüência de reflexo do sol no chão da floresta. Entretanto, ainda não é conhecido quais os efeitos das mudanças no regime de luz na estrutura da vegetação das áreas de forrageamento. Dessa forma, as hipóteses desse estudo são de que nas áreas de forrageamento da formiga cortadeira *Atta cephalotes* existe: (1) maior quantidade de luz, (2) menor riqueza e abundância de jovens por metro quadrado tanto da comunidade como um todo, quanto de espécies tolerantes à sombra e (3) abundância de adultos por metro quadrado iguais aos das áreas controle sem forrageamento das formigas. O estudo foi realizado em um fragmento de 3,500 ha de floresta Atlântica localizado na usina Serra Grande, Alagoas, Brasil. Em 16 ninhos foram estabelecidas duas parcelas, uma dentro da área de forrageamento (tratamento) e outra em uma área livre das formigas (controle). Em cada parcela, todos os indivíduos arbóreos com DAP entre 1,5 e 5,0 foram identificados e classificados em tolerantes e intolerantes à sombra. A transmissão de luz difusa e o índice de área foliar em cada parcela foram obtidos através de fotos hemisféricas. Nossos resultados demonstram que as formigas cortadeiras aumentaram a transmissão de luz difusa em suas áreas de forrageamento, o que, aparentemente, afetou o recrutamento de espécies com menor requerimento luminoso. A abundância e a riqueza total por metro quadrado, bem como a porcentagem de indivíduos jovens e de espécies tolerantes à sombra apresentaram valores mais baixos nas áreas de forrageamento que nas áreas controle, corroborando as hipóteses preditas. A abundância de adultos por metro quadrado dentro e fora das áreas de forrageamento, entretanto, não foram significativamente diferentes. Isso significa que a redução na abundância e riqueza de jovens não é devido a clareiras pré-existentes ao estabelecimento das colônias, e sim ao aumento de luz nas áreas de forrageamento das formigas.

Palavras-chave. Formigas cortadeiras, comportamento de forrageamento, herbivoria, luz, estrutura de comunidades, Floresta Atlântica brasileira.

Abstract. Leaf-cutting ants are considered as key species in many ecosystems, mainly because of their herbivory, that can remove about 13% of the primary productivity in a tropical forest. Studies have demonstrated that the removal of leaves from the canopy during the foraging activity increases the light transmission and the frequency of sunflecks in the forest ground. However, how changes in the light availability affect the vegetation structure during the foraging is not known. Thus, this study hypothesis are that, in the foraging areas of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes,* exist: (1) higher light quantity, (2) lower richness and density of saplings of tree species and, specially, shade tolerant species and (3) density of adult trees similar to control areas without foraging activity. The study was conducted in a 3.500-ha fragment of Atlantic forest in Serra Grande usine property (Alagoas, Brazil). In 16 ant nests we established two plots (10 x 10 meters), one inside the ants foraging areas (treatment plot) and one outside ants foraging areas (control plot). All trees from 1.5 to 5.0 cm DBH present in each plot were surveyed, identified and grouped as shade tolerant or intolerant species. The light availability was measured in each plot using hemispherical photographs. Our results demonstrated that leaf-cutting ants increased the diffuse light transmission in their foraging areas, which, apparently, affected the recruitment success of species with lower light requirements as shade tolerant species. In foraging areas, abundance and richness per square meter, as well percentage of individuals and species of shade tolerant species presented lower values than in the control areas, corroborating our hypothesis. Adults density inside and outside foraging areas did not present significant differences, what means that changes observed in the sapling density and richness are not because of gaps occurrence previously to the colony establishment, but a result of the increased light penetrability in the foraging areas caused by the leaf-cutting ants.

Key-words. Leaf-cutting ants, foraging behaviour, herbivory, light, community structure, Brazilian Atlantic Forest.

As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Attini) são espécies endêmicas das Américas, sendo encontradas em uma ampla variedade de habitats, desde desertos a florestas tropicais (Cherrett 1968). São simbiontes obrigatórias com fungos que são cultivados dentro dos ninhos em substrato predominantemente de origem vegetal (Hölldobler & Wilson 1990). As espécies de *Atta* são consideradas espécies-chave em muitos ecossistemas, principalmente devido as suas grandes taxas de herbivoria nos ecossistemas, podendo chegar à remoção de cerca de 13% da produtividade primária de uma floresta (Wirth *et al.* 2003). Seus ninhos maduros são grandes, conspícuos e podem conter mais de um milhão de operárias (Hölldobler & Wilson 1990). Para cultivar seus fungos, fonte de alimento para a maioria da colônia, exploram uma ampla variedade de espécies e partes vegetais como flores, frutos e sementes, mas a maior parte do recurso coletado é constituída por folhas novas, de plântulas, jovens ou adultos (Cherrett 1968, Hölldobler & Wilson 1990, Vasconcelos 1990, Leal & Oliveira 1998, 2000, Wirth *et al.* 2003). Essas formigas podem consumir centenas de quilogramas de folhas por ano (Fowler *et al.* 1990, Wirth *et al.* 1997, Herz *et al.* 1998 Wirth *et al*. 2003, Araújo Jr. 2004), incluindo mais de 50% das espécies da flora local (Vasconcelos & Fowler 1990, Leal & Oliveira 2000).

O material utilizado para a fungicultura das formigas cortadeiras é coletado através de um complexo sistema de trilhas, cuja distância do ninho pode aumentar de acordo com a idade da colônia e com a quantidade ou qualidade do recurso encontrado (Cherrett 1968, Fowler & Robinson 1979, Rockwood & Hubbell 1987, Wirth *et al*. 2003). As trilhas são relativamente permanentes, periodicamente em construção e manutenção e as operárias raramente forrageiam longe delas (Vasconcelos 1990), o que diminui o gasto de energia pela colônia (Howard 2001). Outra característica é que a herbivoria em árvores grandes que atingem o dossel é comum, possibilitando o acesso a outras grandes árvores passando de uma copa à outra (Vasconcelos 1990).

Embora explorem uma ampla variedade de espécies, as formigas cortadeiras concentram seus esforços em uma parcela menor da flora local (Vasconcelos 1990), preferencialmente em espécies intolerantes à sombra que apresentam quantidades reduzidas de compostos secundários

repelentes às formigas ou aos fungos simbióticos (Hubbell *et al.* 1984, Howard & Wiemer 1986, Farji-Brener 2001, Falcão 2004). Além de menores quantidades de defesas químicas como terpenóides e taninos (Urbas 2004), essas espécies apresentam maiores taxas de nutrientes (Farji-Brener 2001) e são mais macias e fáceis de serem cortadas pelas formigas do que espécies tardias ou clímáxicas de sucessão ecológica (Cherrett 1968, Farji-Brener 2001). Como espécies intolerantes à sombra são dominantes numericamente em áreas perturbadas, florestas em estágios iniciais de sucessão, bordas de floresta e pequenos fragmentos (Ranta *et al.* 1998, Laurance *et al*. 1998), freqüentemente são registradas altas densidades populacionais de formigas cortadeiras nesses ambientes (Jaffe & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett, 1995, Moutinho *et al*. 2003, Urbas *et al*. 2002, 2003, Corrêa *et al.* 2005).

Estudos têm revelado que a seletividade das formigas cortadeiras pode reduzir o potencial reprodutivo de espécies vegetais através da diminuição na produção de sementes e sobrevivência de plântulas (Vasconcelos & Cherrett 1997, Farji-Brener 2001, Rao *et al.* 2001, Wirth *et al.* 2003), regulando populações e modificando a composição de espécies e a estrutura da comunidade vegetal (Farji-Brener 2001; Wirth *et al*., 2003). Embora a desfolhação continuada e em grande escala raramente pode levar árvores inteiras à morte (Rockwood 1975, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener & Illes 2000, Wirth *et al.* 2003), ela pode modificar a penetração de luz nos substratos da floresta (Hull-Sanders & Howard 2003, Wirth *et al.* 2003). Segundo Wirth *et al.* (2003) a remoção de folhas no dossel durante o forrageamento para o cultivo dos fungos aumenta a transmissão de luz e a freqüência de reflexo do sol no chão da floresta. Como em florestas tropicais, luz é provavelmente o fator ambiental mais importante afetando a germinação de sementes e o crescimento e sobrevivência de plântulas (Poorter 2001), é possível que as formigas cortadeiras promovam modificações na composição de espécies e na estrutura da comunidade vegetal em suas áreas de forrageamento. Apesar de tal modificação na estrutura da vegetação já ter sido demonstrada para a área dos ninhos dessas formigas (Garrettson *et al.* 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Capítulo 1 dessa tese), pouco se sabe a respeito das mudanças no regime de luz (mas

veja Wirth *et al.* 2003) e na estrutura da vegetação das áreas de forrageamento. Dessa forma, as hipóteses levantadas nesse estudo são de que nas áreas de forrageamento da formiga *Atta cephalotes* existe: (1) maior quantidade de luz, (2) menor riqueza e abundância de indivíduos jovens tanto da comunidade como um todo, quanto de espécies tolerantes à sombra e (3) igual abundância de adultos nas áreas controle sem o forrageamento das formigas.

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em um remanescente de floresta Atlântica do Estado de Alagoas, o Engenho Coimbra, que apresenta uma área de aproximadamente 3.500 ha (Figura 1). Este remanescente pertence à Usina Serra Grande (8° 30'S, 35° 50'W), a qual mantém 9.000 ha de floresta, distribuída em fragmentos de diversos tamanhos, sendo o Engenho Coimbra o maior deles. A região é montanhosa (c.a 500 m a.s.l.), com a presença de vales rasos e largos, característicos do platô da Borborema. Os solos prevalentes são do tipo latosolo e podzólicos distróficos (IBGE 1985). O clima é tropical quente e úmido, com três meses secos (novembro a janeiro, IBGE 1985). A precipitação anual é de cerca de 2.000 mm, com períodos mais chuvosos entre abril e agosto, e a temperatura média anual de é aproximadamente 23°C (IBGE 1985).

A vegetação pode ser classificada como Floresta Ombrófila Aberta Baixo-Montana, um dos tipos de Floresta Atlântica Brasileira que ocorre a 250-600 m de altitude (Veloso *et al.* 1991). A floresta apresenta árvores emergentes (mais de 35 m) e dossel aberto (25-30 m), sendo as famílias mais representativas Leguminosae, Lecythidaceae, Sapotaceae e Bombacaceae (Veloso *et al*. 1991, Oliveira *et al.* 2004).

Índice de área foliar (IAF) e transmissão de luz difusa (TLD)

Foram selecionadas 16 colônias adultas de *Atta cephalotes* no Engenho Coimbra, todas localizadas até 150 m da borda. Em cada colônia foram demarcadas duas parcelas: uma parcela de 20 x 10 m no final da trilha principal de forrageamento (parcela tratamento) e uma parcela de igual tamanho em uma área sem trilhas e sinais de herbivoria das formigas (parcela controle) (Figura 2). As duas parcelas tinham sempre a mesma orientação e sempre foram estabelecidas paralelamente à borda da floresta. A distância entre as parcelas tratamento e controle variou de 30 a 150 metros, sendo que as parcelas controle foram estabelecidas em áreas onde não havia nenhum sinal de atividade das formigas (Figura 2). Foram consideradas trilhas principais de forrageamento as primeiras partes das trilhas, as quais são mais largas e permanentes que as partes mais distais (i.e., *trunk trails* segundo Shepherd 1982).

Para estimar a quantidade de vegetação e a transmissão de luz nas áreas de forrageamento das colônias de *A. cephalotes* e nas áreas controle foram feitas três fotos hemisféricas em cada parcela (tratamento e controle). Fotografias hemisféricas no dossel constituem-se em uma técnica óptica indireta que tem sido amplamente usada em estudos que avaliam a estrutura de dossel e transmissão de luz na floresta (Frazer *et al.* 1999, Wirth *et al.* 2003, Urbas 2004). Essas fotografias foram tiradas como uso de uma câmera digital Nikon Coolpix 990 com uma lente olho de peixe (*fish-eye*) de 35 mm acoplada, nos horários de menor radiação solar do dia no período do nascer e pôr do sol (05:00 a 06:30 h e 16:00 a 17:30 h), ou em dias nublados (Whitmore *et al*. 1993). A câmera foi colocada em um tripé a uma distância de um metro do nível do solo e configurada de acordo com Urbas *et al*. (no prelo): modo FISHEYE 1 BLACK AND WHITE, qualidade da imagem FINE, abertura (f) = 2,5 e velocidade da exposição (=/-) = -0,7. Para cada foto também foram obtidas informações da topografia e localização magnética de cada ponto fotografado com o uso de um transferidor e bússola, respectivamente. Além disso, uma argola de alumínio com uma ponta foi acoplada na lente olho de peixe. A ponta da argola foi posicionada de modo a indicar a orientação em relação ao eixo norte-sul de cada foto.

Posteriormente, as fotografias foram analisadas no programa Gap Light Analyser (GLA), que avalia vários parâmetros do dossel da floresta como abertura do dossel, índice de área foliar, freqüência do reflexo do sol, transmissão de luz difusa, dentre outros. Aqui nos utilizamos apenas o índice de área foliar, que mede a quantidade de vegetação (em metros quadrados) sobre um metro quadrado de chão da floresta e a transmissão de luz difusa, que é a quantidade de radiação solar difusa transmitida pelo dossel da floresta (Frazer *et al*. 1999, Wirth *et al.* 2003).

Abundância e riqueza de espécies vegetais nas áreas de forrageamento e controle

Como as colônias de formigas cortadeiras são monogínicas, podendo uma rainha de *Atta* viver de 10 a 15 anos (Hölldobler & Wilson 1990, Wirth *et al.* 2003) e considerando que uma árvore adulta estabelecida raramente morre pela desfolhação causada pelas formigas (Rockwood 1975, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener & Illes 2000, Wirth *et al.* 2003), apenas plântulas e jovens de uma comunidade arbórea poderiam sofrer influência em sua sobrevivência pela atividade das formigas no sub-bosque e dossel da floresta. Assim, em cada parcela, foram considerados apenas os indivíduos arbóreos com DAP ≥ 1,5 e ≤ 5 cm, os quais foram registrados, tiveram sua altura estimada e posteriormente foram identificados e classificados quanto ao seu nicho de regeneração em espécies (1) tolerantes à sombra, aquelas cuja regeneração está associada ao habitat sombreado ou (2) intolerantes à sombra, aquelas associadas a locais com maior insolação (*sensu* Tabarelli *et al*. 1999, Oliveira *et al.* 2004, Grillo 2005).

Como as formigas cortadeiras são conhecidas por forragearem em áreas abertas da floresta (Wirth *et al.* 2003), seria possível que as diferenças encontradas na riqueza e abundância por metro quadrado de jovens amostradas fossem devidas a clareiras pré-existentes ao estabelecimento das colônias focais e não ao forrageamento das formigas. Para neutralizar tal possibilidade, nós também amostramos os indivíduos adultos com DAP ≥ 10 cm em ambas as parcelas. Também de acordo com o tempo de vida de uma rainha de *Atta* (i.e., entre 10 e 15 anos segundo Hölldobler & Wilson 1990, Wirth *et al.* 2003), nós assumimos que esses indivíduos já estavam estabelecidos na área das

colônias há mais de 15 anos (Rao *et al.* 2001, Oliveira *et al.* 2004) e, assim, podemos verificar se havia ou não clareiras nessas áreas antes do estabelecimento da colônia.

Análise estatistística

As diferenças na abundância e riqueza de jovens total e de espécies tolerantes à sombra nas parcelas tratamento e controle foram verificadas com o teste t pareado (Zar 1999). Já para a abundância e riqueza de adultos total e de espécies tolerantes à sombra, as diferenças foram avaliadas com o uso do test Wilcoxon (Zar 1999). Todas essas variáveis foram transformadas em unidade de área. Para os valores do índice de área foliar, transmissão de luz difusa, porcentagens de indivíduos e de espécies tolerantes à sombra tanto de jovens quanto de adultos foram usados os valores absolutos, os quais foram comparados entre as parcelas tratamento e controle com testes t pareado para o índice de área foliar e com Wilcoxon para as demais variáveis (Zar 1999). A normalidade dos dados foi testada através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Aderência: Lilliefors), e a dos resíduos através do teste de Shapiro-Wilk (Ayres *et al*., 2003). Todos os testes foram executados no programa BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

RESULTADOS

Índice de área foliar e transmissão de luz difusa

Os valores do índice de área foliar nas áreas de forrageamento de *Atta cephalotes* variaram de 2,9 a 3,52 (3,19 ± 0,21) e os das áreas controle de 3,57 a 4,73 (4,0 ± 0,34) (Figura 3A). Esses valores indicam que as áreas de forrageamento apresentaram uma quantidade de vegetação significativamente menor (18%) quando comparadas com as áreas controle ($t = -8,17$; g.l. = 15; $p < 0,01$). Quanto à transmissão de luz difusa, os valores nas áreas de forrageamento variaram de 0,64 a 1,22 mol/ m²/dia (1,05 ± 0,17 mol/ m²/dia) e nas áreas controle de 1,35 a 2,43 mol/ m²/dia (1,80 ± 0,27 mol/ m²/dia). As áreas de forrageamento apresentaram valores 41% maiores de transmissão de

luz difusa que as áreas controle, uma diferença bastante significativa (Z = -3,51; p < 0,01; T = 0; Figura 3B).

Abundância e riqueza de espécies vegetais nas áreas de forrageamento e controle

Foram amostrados 2.583 indivíduos arbóreos, tanto de jovens quanto de adultos, distribuídos em 148 espécies pertencentes a 47 famílias (Tabela 1). Destes, 53 espécies (n = 624) foram classificadas como tolerantes à sombra e 95 como intolerantes (n = 1.959). As quatro espécies de jovens mais abundantes nas áreas de forrageamento das formigas foram: *Thyrsodium spruceanum* (n = 127, Anacardiaceae), *Erythroxylum mucronatum* (n = 86, Erythroxylaceae), *Miconia prasina* (n = 84, Melastomataceae) e *Cupania oblongifolia* (n = 53, Sapindaceae), todas espécies intolerantes à sombra. Nas áreas controle, as quatro espécies de jovens mais abundantes foram: *Erythroxylum mucronatum* (n = 189, Erythroxylaceae), *Miconia prasina* (n = 94, Melastomataceae), *Thyrsodium spruceanum* (n = 80, Anacardiaceae), todas intolerantes à sombra e *Paypayrola blanchetiana* (n = 57, Violaceae), espécie tolerante à sombra (Tabela 1).

As áreas de forrageamento das formigas cortadeiras apresentaram uma redução significativa de 27,5% na abundância total de indivíduos jovens por metro quadrado quando comparadas com as áreas controle (t = -3,86; g.l. = 15; p < 0,01; Figura 4). Da mesma forma, a riqueza total de jovens por metro quadrado foi menor nas áreas de forrageamento (t = -2,41; g.l. = 15; p < 0,01; Figura 5), totalizando uma diminuição de 16% no número total de espécies.

Quando são analisadas apenas as espécies tolerantes à sombra, também foram encontradas menor abundância (t= -2,64; g.l. = 15; p < 0,01; Figura 6) e riqueza (t= -2,68; g.l. = 15; p < 0,01; Figura 7) de jovens por metro quadrado na área de forrageamento das formigas quando comparadas às áreas controle. Esses resultados indicam uma redução na área de forrageamento das formigas de 24% na abundância e 18% na riqueza de jovens tolerantes à sombra. As áreas de forrageamento também apresentaram menor proporção de indivíduos (t= -1,67, g.l. = 15, p = 0,05; Figura 8) e de espécies (t = -2,14, g.l. = 15, p < 0,01; Figura 9) tolerantes à sombra do que as áreas controle. Esses

resultados são facilmente observados quando a composição das comunidades das áreas com e sem formigas são comparadas (Tabela 1). Por exemplo, espécies tipicamente características de floresta madura como duas espécies da família Clusiaceae, *Tovomita mangle* (n = 23) e *Tovomita brevistaminea* (n = 8) e cinco da família Sapotaceae, *Pouteria bangi* (n = 3), *Diploon cf. cuspidatum* (n = 2), *Pouteria* sp. (n = 1), *Chrysophyllum discolor* (n = 1) e *Pradosia glycyphloea* (n = 1) foram registradas apenas nas áreas controle.

Por fim, não houve diferença significativa na abundância (Z = -0,87; p = 0,37; T = 51; Figura 10A) nem na riqueza (Z = -1,53; p = 0,12; T = 28; Figura 10B) de indivíduos adultos por metro quadrado entre as parcelas controle e tratamento. Da mesma forma, a abundância (Z = -1,30; p = 0,19; T = 12) e a riqueza (Z = -0,98; p = 0,32; T = 11) de adultos de espécies tolerantes por metro quadrado, bem como a porcentagem de indivíduos (Z = -0,44; p = 0,65; T = 28) e de espécies tolerantes (Z = -0,76; p = 0,44; T = 20) não foram diferentes entre as parcelas tratamento e controle.

DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que, no remanescente de Floresta Atlântica Nordestina estudado, a formiga cortadeira *Atta cephalotes* aumentou a transmissão de luz difusa em suas áreas de forrageamento, o que, aparentemente, afetou no sucesso de recrutamento de espécies com menor requerimento luminoso como as espécies tolerantes à sombra, corroborando as hipóteses testadas. Embora Wirth *et al*. (2003) já houvessem registrado aumento de luz nas áreas de forrageamento da formiga cortadeira *Atta colombica* em uma área de floresta pluvial no Panamá, aqui nós demonstramos pela primeira vez os efeitos do forrageamento das formigas sobre o regime de luz e sobre a estrutura da vegetação.

As fotografias hemisféricas demonstraram que as áreas de forrageamento apresentaram quantidade de vegetação 18% menor e quantidade de luz difusa 41% maior que as áreas controle sem formigas. Essa modificação na quantidade de vegetação nas áreas de forrageamento, que, conseqüentemente, aumentou a quantidade de luz difusa observada, é devido, provavelmente, à

remoção de folhas do dossel pelas formigas cortadeiras durante a coleta de recursos para a fungicultura (Wirth *et al.* 2003). Segundo Wirth *et al.* (2003), durante o corte, as formigas cortadeiras reduzem a interceptação de luz pelas folhas, permitindo a sua passagem mais facilmente através da vegetação, o que resulta em pequenos buracos acima da folhagem. Como as folhas não são retiradas uniformemente (Wirth *et al.* 2003), uma variedade de mosaicos de luz é criada no chão da floresta (Hull-Sanders & Howard 2003, Wirth *et al.* 2003), e estes podem representar 50 a 80% da radiação total diária no sub-bosque de uma floresta (Chazdon 1988). Segundo Poorter (2001), a radiação incidente é composta de luz direta e luz difusa, e, em estudos de clareiras, a luz difusa tem sido um melhor preditor do crescimento de plantas do que a luz direta. Isso acontece provavelmente porque o pico de irradiância acima do ponto de saturação de luz fotossintética não é usado para a fixação do carbono e pode inibir o crescimento das plantas (Poorter 2001). Entretanto, um aumento de 41% na quantidade de luz difusa nas áreas de forrageamento também pode estar limitando o crescimento e a sobrevivência de muitas espécies de plantas que apresentam pouca tolerância à sombra (Poorter 1999, 2001, Wirth *et al.* 2003). Uma vez que espécies tolerantes não apresentam plasticidade fisiológica para suportar altos níveis de luz (Chazdon et al. 1996), elas podem ser substituídas por espécies intolerantes à sombra, provocando mudanças na composição de espécies e na estrutura da comunidade vegetal sobre as áreas de forrageamento.

As espécies de jovens mais abundantes nas áreas de forrageamento foram espécies intolerantes à sombra. Duas delas, *Thyrsodium spruceanum* e *Miconia prasina*, tiveram uma redução de 18 e 7,5%, respectivamente, nas áreas controle, áreas com maiores valores de índice de área foliar e menores de transmissão de luz difusa. Esses dados indicam que, embora as formigas cortadeiras tenham preferência pelo corte de espécies intolerantes (Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2003), que ocorrem em mais alta densidade em áreas perturbadas (Denslow 1987, Laurance *et al.* 1998, Farji-Brener 2001, Oliveira *et al.* 2004), as características físicas das áreas de forrageamento devem estar favorecendo o estabelecimento dessas espécies nessas áreas (Farji-Brener & Illes 2000, Murcia 1995) e diminuindo o de espécies tolerantes.

Uma outra indicação de que o aumento na transmissão de luz nas áreas de forrageamento pode estar interferindo na composição e estrutura da vegetação foi a redução na abundância e riqueza total e de jovens de espécies tolerantes à sombra, bem como nas porcentagens de indivíduos e de espécies tolerantes. Esses resultados revelam dados surpreendentes sobre os efeitos da herbivoria das formigas cortadeiras na composição da comunidade vegetal em fragmentos florestais. Uma redução de 26% na densidade de jovens de uma comunidade vegetal significa sérios efeitos na regeneração de uma floresta, principalmente em uma região que já é afetada por diversos efeitos da fragmentação florestal como a Floresta Atlântica Nordestina (Silva & Tabarelli 2000, Grillo 2005, Santos 2005). Uma vez que todas as colônias amostradas estão a até 150 m da borda, os efeitos da herbivoria dessas formigas devem aumentar os efeitos de borda das áreas de forrageamento, aumentando as taxas de mortalidade de árvores nessas áreas (Laurance *et al.* 1998, Urbas 2004, Santos 2005), assim como observado no capítulo 1 dessa tese.

Embora nas parcelas controle três espécies intolerantes à sombra tenham sido mais abundantes (*Erythroxylum mucronatum*, *Miconia prasina* e *Thyrsodium spruceanum*), provavelmente como resultado de perturbação antrópica que ocorre em toda a região (Oliveira *et al.* 2004, Grillo 2005, Santos 2005) a espécie tolerante à sombra *Payparola blanchetiana*, característica de sub-bosque de floresta fechada (Grillo 2005) foi a quarta mais abundante. Nas áreas de forrageamento, foram registrados 20 indivíduos dessa espécie, contra 57 nas áreas controle. Isso representa um aumento considerável na abundância dessa espécie nas áreas onde a transmissão de luz foi significativamente menor. Além disso, cinco espécies de Sapotaceae, considerada como uma das famílias mais representativas do grupo das espécies tolerantes à sombra e características de florestas de baixada Amazônica e Atlântica Meridional (Grillo 2005, Laurance 2001), foram encontradas apenas nas áreas controle. Esse resultado demonstra que as áreas de forrageamento, provavelmente por apresentarem modificações no microclima, dificultam o sucesso de recrutamento dessas espécies, como visto no capítulo 1 dessa tese.

Espécies tolerantes à sombra são comprovadamente menos preferidas pelas formigas cortadeiras (Hubbell *et al.* 1984, Howard & Wiemer 1986, Farji-Brener 2001, Rao *et al.* 2001, Falcão 2004) por serem espécies mais defendidas quimicamente (Urbas 2004). Entretanto, ainda assim elas exercem um efeito na dinâmica de população dessas espécies. Nós propomos que essa interferência deva estar ocorrendo de duas maneiras. Primeiro, o aumento da disponibilidade de luz nas áreas de forrageamento, devido aos altos níveis de herbivoria no dossel (Wirth *et al.* 2003), provavelmente aumenta a dessecação das plântulas dessas espécies, as quais são sensíveis às altas intensidades luminosas (Poorter 1999, 2001), e têm sua taxa fotossintética limitada (Wirth *et al.* 2003). Segundo, embora a preferência das formigas cortadeiras pelo corte de espécies intolerantes à sombra seja comprovada (Farji-Brener 2001, Falcão 2004 e Araújo Jr. 2004), as formigas podem utilizar em sua dieta espécies menos preferidas (Rao *et al.* 2001), como é o caso das tolerantes à sombra, pois a palatabilidade de uma espécie pode variar sazonalmente (Hubbell et al. 1984, Vasconcelos & Cherrett 1995). Hubbell *et al.* (1984) discutem que a sazonalidade influencia a seleção das espécies através de seus efeitos na concentração de compostos secundários, que podem perder ou reduzir a repelência em alguns períodos, como no fim da estação chuvosa. Os autores sugerem que esse padrão pode ser conseqüência da diminuição da síntese de compostos antifúngicos por parte das plantas que são cortadas (Hubbell *et al.* 1998). Essas afirmativas corroboram com o encontrado por Rao *et al.* (2001), em floresta pluvial na Venezuela, em que as espécies menos preferidas apresentaram variação na sua representatividade na dieta das formigas ao longo do estudo. Além disso, folhas novas e plântulas, mesmo de espécies tolerantes à sombra, apresentam quantidades reduzidas ou ausência de compostos secundários (Urbas 2004), fazendo com que a palatabilidade de todas as espécies vegetais nessa fase tenha o mesmo valor para as formigas.

A preferência das formigas cortadeiras em estabelecer seus ninhos e forragear em áreas perturbadas e em estágios iniciais de sucessão devido às altas freqüências de espécies intolerantes à sombra nessas áreas já é bem estabelecida na literatura (e.g., Hölldobler & Wilson 1990, Laurance

et al. 1998, Ranta *et al.* 1998, Farji-Brener 2001, Urbas *et al*. 2002, Moutinho *et al*. 2003; Wirth *et al*. 2003, Corrêa *et al.* 2005). Como não houve diferença na abundância e riqueza de adultos total e de espécies tolerantes à sombra nas áreas de forrageamento e controle, acreditamos que as diferenças encontradas para os jovens são recentes e, portanto, devido à atividade das formigas e não à presença de clareiras anteriores ao estabelecimento das colônias.

Embora diversos estudos têm demonstrado que as formigas cortadeiras podem interferir na regeneração da floresta por participarem de importantes processos ecológicos como dispersão (Dalling & Wirth 1997, Leal & Oliveira 1998, 2000) e predação de sementes (Levey & Byrne 1993, Moutinho *et al.* 1993), herbivoria de plântulas (Vasconcelos & Cherrett 1997, Silva *et al*. no prelo), bem como corte de partes florais de indivíduos adultos (Hölldobler & Wilson 1990, Leal & Oliveira 2000, Wirth *et al*. 2003) que provavelmente interferem no sucesso reprodutivo das espécies (Wirth *et al.* 2003), aqui demonstramos um outro efeito negativo dessas formigas na sucessão de florestas tropicais. Ao cortar a vegetação do dossel em sua área de forrageamento, as formigas cortadeiras estão causando modificações na composição de espécies e na estrutura das comunidades vegetais de florestas fragmentadas, como é o caso da Floresta Atlântica Nordestina. Assim, o aumento na transmissão de luz difusa nas áreas de forrageamento (Wirth *et al.* 2003, este estudo) somado à herbivoria sazonal de espécies menos preferidas (Rao *et al.* 2001) estão interferindo na dinâmica de espécies tolerantes à sombra e, provavelmente, retardando os processos de sucessão ecológica por criar sítios indisponíveis para o estabelecimento e sobrevivência dessas espécies.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processos 540322/01-6 e 2430.00/02), à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (processo 007/01), à Fundação O Boticário (processo 0592/20032) e ao Conselho de Pesquisa Alemão (DFG, processo WI 1959/1-1) pelo apoio financeiro ao projeto, e à Usina Serra Grande, ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste e à Conservação Internacional do Brasil

pelo apoio logístico. Nós também somos gratos à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão de bolsa de pós-graduação à M.M.C. e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de produtividade em pesquisa para I.R.L. e M.T. Também agradecemos a Samuel Tardif pelo auxílio na coleta de dados e a Marcondes Oliveira e Alexandre Grillo pelo auxílio na identificação das plantas e a Eleno José de Araújo por toda sua contribuição durante a execução desse trabalho.

LITERATURA CITADA

ARAÚJO-JR., M. V. 2004. Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta laevigata.* Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

AYRES, M., M. AYRES JR., D.L. AYRES, E A. A. S. SANTOS, 2003. Bioestat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Sociedade Civil Mamirauá, Belém.

CHAZDON, R. L. 1988. Sunflecks and their importance for forest understorey plants. Advances in Ecological Research 18: 1-63.

CHAZDON, RL, R. PEARCY, D. LEE, AND N. FETCHER. 1996. Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments. *In* S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith (Eds). Tropical forest plant ecophyciology, pp 5-55. Chapman & Hall, New York.

CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37: 387-403.

CORRÊA M. M, A. G. D. BIEBER, R. WIRTH, AND I. R. LEAL. 2005. Occurrence of *Atta cephalotes* (Linnaeus) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeast Brazil. Neotropical Entomology 34: 695-698.

DALLING, J. W., AND R. WIRTH. 1997. Dispersal of Miconia argentea seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica* (L.). Journal of Tropical Ecology 14: 705-710.

DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual review of Ecology, Evolution and Systematics 18: 431-451.

FALCÃO, P. F. 2004. Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira *Atta laevigata*. Dissertação de Mestrado, 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: 169-177. Copenhagen.

FARJI-BRENER, A. G., AND A. E. ILLES. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forest? A critical review of the evidence. Ecology Letters 3: 219-227.

FOWLER H. G., AND S. W. ROBINSON. 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. Ecological Entomology 4: 239-247.

FOWLER, H. G., L. C. FORTI AND L. F. T. D. ROMAGNANO. 1990. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. *In* R. K. Vander-Meer,. K. Jaffe e A. Cedeno (Eds.) Applied Myrmecology - A world perspective, pp 228-241. Westview Press, Boulder, San Francisco, & Oxford.

FRAZER, G. W., C. D. CANHAM, AND K. P. LERTZMAN. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0.

GARRETTSON, M., J. STETZEL, B. HALPERN, J. HEARN, B. LUCEY, AND M. MCKONE. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in Costa Rica rain forest. Journal of Tropical Ecology 14: 17-26.

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. Tese de doutorado. Universidade Federal de Pernambuco. 200 pp.

HERZ, H., R. WIRTH, B. HÖLLDOBLER, AND W. BEYSCHLAG. 1998. High rate of leaf-cutter ant colony movements in a tropical forest. *In* H. Dalitz, M. Haverkamp, J. Homeier, e S. W. Breckle (Eds.). Kurzbeiträge zur Tropenökologie. Bielefelder Ökologische Beiträge, GTÖ 98.

HÖLLDOBLER, B., AND E. O. WILSON. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge.

HOWARD, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cuttin ant *Atta colombica*. Behav. Ecol. Sociobiol. 49: 348-356.

HOWARD, J. J., AND D. F. WIEMER. 1986. Chemical Ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, Atta cephalotes. *In* C. S. Lofgren, e R. K. Vander Meer (Eds). Fire ants and leaf-cutting ants: biology: biology and management, pp 260-273. Westview Press, Boulder, CO.

HUBBELL, S. P., J. J. HOWARD, AND D. F. WIEMER 1984. Chemical leaf repellency to an Attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. Ecology 65: 1067-1076.

HULL-SANDERS, H. M., AND J. J. HOWARD. 2003. Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a neotropical forest. Biotropica 35: 441-445.

IBGE. 1985. Atlas Nacional do Brasil: região Nordeste. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

JAFFE, K., AND E. VILELA. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. Biotropica 21: 234-236.

LAURANCE, W.F. 2001. The hyper-diverse Flora of the Central Amazonian: An overview. In: Lessons from Amazonia; the Ecology and Conservation of a fragmented forest, eds. R.O.Jr. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy, R. Mesquita, pp. 47--53. Yale University Press, New Haven & London.

LAURANCE, W. F.; L. V. FERREIRA, J. M. RANKIN-DE-MERONA, AND S. G. LAURANCE. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of amazonian tree communities. Ecology 79: 2032-2040.

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

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

LEVEY, D. J., AND M. M. BYRNE. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary

dispersers and post-dispersal seed predators. Ecology 74:1802-1812.

MOUTINHO, P. R., D. C. NEPSTAD, K. ARAUJO E C. UHL. 1993. Formigas e floresta: estudo para a recuperação de áreas de pastagem. Ciência Hoje 15:59-60.

MOUTINHO, P., D. C. NEPSTAD, AND E. D. DAVIDSON. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. Ecology 84: 1265-1276.

MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution 10: 58-62.

OLIVEIRA, M.A., A. S. GRILLO, AND M. TABARELLI. 2004..Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. Oryx 38: 389-394.

POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Functional Ecology 13: 396-410.

POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. Functional Ecology 15:113-123.

RANTA, P., T. BLOM, J. NIEMELÄ, E. JOENSUU, AND M. SIITONEN. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. Biodiversity and Conservation 7:385-403.

RAO, M., J. TERBORGH, AND P. NUÑEZ. 2001. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. Conservation Biology 15: 624-633.

ROCKWOOD, L. L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. Biotropica 7: 176-193.

ROOKWOOD, L. L, AND S. P HUBBELL. 1987. Host plant selection, diet, diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. Oecologia 131: 319-324.

SANTOS, B. A. 2005. A criação de bordas recria florestas secundárias? Um estudo na floresta atlântica nordestina. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.

SHEPHERD, J. D. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. Behavioral Ecology and Sociobiology 11: 77–84.

SILVA, J. M. C, AND M. TABARELLI. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. Nature 404: 72-74.

SILVA, P. S. D., I R. LEAL, R. WIRTH AND M. TABARELLI. No prelo. Negative impact of leaf-cutting ants (*Atta sexdens*) on tree recruitment of *Protium heptaphyllum* (Burseraceae) through seed aggregation and seedling cutting. Revista Brasileira de Botânica.

TABARELLI, M., W. MANTOVANI, AND C. A. PERES. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of Southestern Brazil. Biological Conservation 91: 119-127.

URBAS, P. 2004. Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cuttings ants. Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades. Technische Universität Kaiserslautern.

URBAS, P., W. R. ALMEIDA, V. BARBOSA, P. F. FALCÃO, C. M. KNOECHELMANN, U. A. S. COSTA, M. V. ARAÚJO JR., I. R. LEAL, AND R. WIRTH. 2003. Increase in leaf-cutting ant density through forest fragmentation: a result of altered trophic structure. 2003 Annual Meeting of the Germany Society of Tropical Ecology, Rostock.

URBAS, P., P. F. FALCÃO, W. R. ALMEIDA, M. ARAÚJO JR., V. BARBOSA, C. M. KNOECHELMANN, U. A. SILVEIRA, R. WIRTH, E I. R. LEAL. 2002. Processo de fragmentação aumenta a densidade de formigas cortadeiras. 53º Congresso Nacional de Botânica, Recife.

URBAS, P., ARAÚJO, M. V. JR., LEAL, I. R. AND WIRTH, R. No prelo. Cutting more from cut forests - edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. Biotropica.

VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leafcutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. Insects Sociaux 37: 131-145.

VASCONCELOS, H. L., AND J. M. CHERRETT. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. Studies on Neotropical Fauna and Environment 30: 107-113.

VASCONCELOS, H. L., AND J. M. CHERRETT. 1997. Leaf-cutting ants and early Forest regeneration in

central Amazônia: effects of herbivory on tree seedling establishment. Journal of tropical ecology 13:357-379.

VASCONCELOS, H. L., AND H. G. FOWLER. 1990. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. *In* R. Vander Meer; K. Jaffe, e A. Cedeno (Eds.). Applied Myrmecology - A world perspective, pp 411-419. Westview Press, Oxford.

VELOSO, H. P., A. L. R. R. RANGEL-FILHO, E J. C. A. LIMA. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Editora da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.

WHITMORE, T. C., N. D. BROWN, M. D. SWAINE, D. KENNEDY, C. I. GOODWIN-BAILEY AND W. K. GONG. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. Journal of Tropical Ecology 9: 131-151.

WIRTH, R., BEYSCHLAG, W., RYEL, R. J., AND HÖLLDOBLER, B. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant Atta colombica in a semideciduous rain forest in Panama. Journal of Tropical Ecology 13: 741-757.

WIRTH, R., W. BEYSCHLAG, H. HERZ, R. J. RYEL, AND B. HÖLLDOBLER. 2003. The herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

ZAR, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Fourth editon. Prentice-Hall, New Jersey.

Tabela 1. Lista das espécies de jovens (DAP entre 1,5 e 5 cm) e de adultos (DAP acima de 10 cm) em parcelas de 20 x 10 m dentro (parcela tratamento) e fora (parcela controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Abarema cochliocarpos (Gomez) Barneby & Grimes	Mimosaceae	Intolerante	0	1	0	0
Allophylus edulis (A. St.-Hil.) Radlk	Sapindaceae	Intolerante	9	11	1	1
Alseis floribunda Schott	Rubiaceae	Intolerante	0	1	0	1
Anaxagorea dolichocarpa Sprague & Sandwith	Annonaceae	Tolerante	0	13	0	1
Andira aff. paniculata Benth	Papilionaceae	Intolerante	0	2	1	0
Andira cf. freshimifolia Benth	Papilionaceae	Intolerante	3	3	1	0
Andira legalis (Vell.) Toledo	Papilionaceae	Intolerante	0	1	0	2
Andira sp.	Papilionaceae	Intolerante	1	2	1	0
Apeiba tibourbou Aubl.	Tiliaceae	Intolerante	1	0	0	1
Aspidosperma discolor A.DC.	Apocynaceae	Intolerante	4	2	0	1
Aspidospermum spruceanum Benth. Ex Mül.Arg.	Apocynaceae	Intolerante	4	2	0	1

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Ballizia pedicellaris (A.DC.) Barneby & J.W.Grimes	Mimosaceae	Intolerante	5	0	1	0
Bowdichia virgiliodes Kunth	Papilionaceae	Intolerante	0	6	5	6
Brosimum guianensis (Aubl.) Huber	Moraceae	Intolerante	4	1	4	0
Brosimum rubescens Tauber.	Moraceae	Tolerante	10	23	0	0
Byrsonima sericea A.DC.	Malpighiaceae	Intolerante	0	4	3	7
Byrsonima stipulacea Juss.	Malpighiaceae	Intolerante	4	6	1	4
Casearia javitensis HBK.	Flacourtiaceae	Intolerante	11	18	0	4
Cecropia pachistachya Trécul	Cecropiaceae	Intolerante	1	0	2	0
Cestrum estrelado Mart.	Solanaceae	Intolerante	0	1	0	0
Cestrum sp.	Solanaceae	Intolerante	0	1	0	0
Chamaecrista ensiformis (Vell.) Irwin & Barneby	Caesalpinaceae	Intolerante	2	35	1	6
Chrysophyllum discolor Mart.	Sapotaceae	Tolerante	0	1	0	0
Clarisia tomentosa Ruiz & Pav.	Moraceae	Tolerante	3	2	0	2
Clusia nemorosa G. Mey.	Clusiaceae	Intolerante	0	5	0	0
Coccoloba ochleorata Wedd.	Polygonaceae	Intolerante	0	1	0	0

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Coccoloba sp.	Polygonaceae	Intolerante	1	1	0	0
Conchocarpus insignis Pirani	Rutaceae	Intolerante	0	2	0	0
Copaifera langsdorffii Desf.	Caesalpinaceae	Intolerante	2	1	0	0
Cordia nodosa Lam.	Boraginaceae	Intolerante	1	3	0	0
Cordia sellowiana Cham.	Boraginaceae	Intolerante	2	1	1	1
Cordia toqueve Aubl.	Boraginaceae	Intolerante	1	7	0	0
Couepia impressa Prance	Chrysobalanaceae	Tolerante	3	6	0	0
Couepia rufa Ducke	Chrysobalanaceae	Tolerante	0	1	0	0
Coutaria hexandra-grafia Mart.	Rubiaceae	Intolerante	1	2	1	0
Croton floribundus Spreng.	Euphorbiaceae	Intolerante	3	0	4	0
Cupania oblongifolia Mart.	Sapindaceae	Intolerante	53	47	1	0
Cupania racemosa (Vell.) Radlk.	Sapindaceae	Intolerante	39	46	8	7
Cupania revoluta Radlk.	Sapindaceae	Intolerante	4	0	1	0
Cupania sp.	Sapindaceae	Intolerante	4	4	0	0
Cymbopetalum cf. brasiliensis Benth.	Annonaceae	Tolerante	0	2	0	0

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith	Caesalpinaceae	Intolerante	0	2	0	3
Diploon cf. Cuspidatum (Tbehne) Cronquist.	Sapotaceae	Tolerante	0	2	0	0
Eriotheca crenuticallix A. Robyns	Bombacaceae	Intolerante	1	1	1	0
Erythroxylum mucronatum Benth.	Erythroxylaceae	Intolerante	86	189	0	5
Erythroxylum squamatum Sw.	Erythroxylaceae	Intolerante	7	2	0	0
Erythroxylum subrotundum A. St. -Hil	Erythroxylaceae	Intolerante	9	3	0	0
Eschweilera ovata (Cambess.) Miers	Lecythidaceae	Tolerante	9	27	4	10
Eschweilera sp.	Lecythidaceae	Tolerante	1	1	0	0
Eschweilera sp. 2	Lecythidaceae	Tolerante	1	2	0	0
Eugenia sp.	Myrtaceae	Intolerante	2	2	0	0
Eugenia sp. 2	Myrtaceae	Intolerante	2	1	0	0
Euterpe sp.	Arecaceae	Tolerante	1	0	0	0
Faramea multiflora v. salicifolia (C.Presl.) Steym.	Rubiaceae	Tolerante	4	3	1	0
Ficus gomelleira Kunth & C.D.Bouché	Moraceae	Intolerante	1	0	0	0
Gonzalagunia dicocca Cham. & Schltdl.	Rubiaceae	Intolerante	1	0	0	0

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Guapira opposita (Vell.) Reitz.	Nyctaginaceae	Tolerante	19	12	2	0
Guapira sp.	Nyctaginaceae	Tolerante	2	2	0	0
Guateria australis St.-Hill	Annonaceae	Tolerante	5	4	0	0
Guatteria pogonopus Mart.	Annonaceae	Tolerante	5	6	0	0
Helicostylis tomentosa (Poepp. & Endl.) Rusby	Moraceae	Tolerante	6	19	0	1
Henrietta succosa (Aubl.) A.DC.	Melastomataceae	Intolerante	6	30	1	7
Himatanthus bracteatus (A.DC.) Woodson	Apocynaceae	Intolerante	21	12	7	3
Hirtella hebeclada Moric. ex A.DC.	Chrisobalanaceae	Intolerante	0	2	1	0
Hyeronima alchorneoides Fr. Allem.	Euphorbiaceae	Intolerante	1	3	1	2
Hymenaea courbaril L.	Caesalpinaceae	Tolerante	0	1	0	0
Inga dysanta Benth.	Mimosaceae	Intolerante	3	10	1	0
Inga sp.	Mimosaceae	Intolerante	6	2	1	4
Inga sp. 2	Mimosaceae	Intolerante	1	0	0	0
Inga sp. 3	Mimosaceae	Intolerante	2	0	0	0
Lacistema cf. robustum Schnizl	Lacistemataceae	Intolerante	27	44	2	3

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Lecysthis lurida (Miers.) S.A.Mori	Lecythidaceae	Tolerante	4	18	3	1
Lecythis pisonis Cambess.	Lecythidaceae	Tolerante	1	8	0	1
Leguminosae sp.	Leguminosae	Intolerante	0	1	0	0
Luehea speciosa Willd.	Tiliaceae	Intolerante	1	0	0	0
Mabea occidentalis Benth.	Euphorbiaceae	Intolerante	7	15	0	11
Manilkara salzmanii H.J.Lam.	Sapotaceae	Tolerante	6	12	1	1
Miconia calvescens (Schr. Et Mart. ex. DC.) DC.	Melastomataceae	Intolerante	2	6	1	4
Miconia hypoleuca (Benth.) Triana	Melastomataceae	Intolerante	3	0	0	0
Miconia minutiflora (Bonpl.) A.DC.	Melastomataceae	Intolerante	14	17	4	4
Miconia prasina (Sw.) DC.	Melastomataceae	Intolerante	84	94	11	5
Miconia sp.	Melastomataceae	Intolerante	4	0	0	0
Micropholis sp.	Sapotaceae	Tolerante	4	8	1	1
Myrcia fallax (Rich.) A.DC.	Myrtaceae	Intolerante	41	17	1	1
Myrcia sp.	Myrtaceae	Intolerante	6	12	0	1
Myrcia sylvatica (G.Mey.) A.DC.	Myrtaceae	Intolerante	18	16	0	2

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze	Myrsinaceae	Intolerante	5	16	0	0
Myrtaceae sp.	Myrtaceae	Intolerante	1	0	0	0
Ocotea glomerata (Nees) Mez	Lauraceae	Intolerante	18	23	5	12
Ocotea opiphera (Ness) Mez	Lauraceae	Intolerante	11	7	1	0
Ocotea sp.	Lauraceae	Intolerante	2	0	1	0
Ormosia bahiensis Monachino	Papilionaceae	Intolerante	0	1	0	0
Ouratea aff. polyguna Engler.	Ochnaceae	Tolerante	1	0	0	0
Parkia pendula (Willd.) Benth. ex Walp.	Mimosaceae	Intolerante	0	3	0	1
Paypayrola blanchetiana Tull.	Violaceae	Tolerante	20	57	0	2
Paypayrola sp.	Violaceae	Tolerante	2	0	0	0
Phyllanthus acuminatus Vahl	Euphorbiaceae	Tolerante	0	2	0	0
Phyllanthus gradyanus M.J. Sylva & M.F. Sales	Euphorbiaceae	Tolerante	0	1	0	0
Pisonia laxa (Neto) Furlan	Nyctaginaceae	Intolerante	1	1	0	1
Pouteria aff. grandiflora (A .DC) Baehni	Sapotaceae	Tolerante	4	6	0	2
Pouteria bangi (Rusby) T.D. Penn.	Sapotaceae	Tolerante	0	3	1	0

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Pouteria scytalophora Eyma	Sapotaceae	Tolerante	2	10	0	0
Pouteria sp.	Sapotaceae	Tolerante	0	1	0	1
Pradosia glycyphloea (Casar) Liais	Sapotaceae	Tolerante	0	1	0	0
Protium aracouchini (Aubl.) Marchand	Burseraceae	Tolerante	1	6	0	0
Protium giganteum Engl.	Burseraceae	Tolerante	13	18	4	5
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	Burseraceae	Intolerante	1	2	0	1
Psidium guianensis SW.	Myrtaceae	Intolerante	0	1	0	0
Psychotria carthaginensis Jacq.	Rubiaceae	Tolerante	13	4	1	0
Psychotria sp.	Rubiaceae	Tolerante	0	6	0	0
Quiina aff. paraensis Pires et Fróes	Quiinaceae	Tolerante	0	2	0	0
Rauwolfia grandiflora Mart.	Apocynaceae	Intolerante	0	1	0	0
Rhandia armata (Sw.) DC.	Rubiaceae	Tolerante	5	0	0	0
Rheedia brasiliensis (Mart.) Pl. et Tr.	Clusiaceae	Tolerante	1	2	0	3
Roupala cf. rhombifolia Mart.ex. Meisn.	Proteaceae	Intolerante	3	0	0	0
Sapium arguntum (Müll.Arg.) Huber	Euphorbiaceae	Intolerante	4	0	0	0

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Schefflera morototoni (Aubl.) Maguire. Steyerm. & Frodin	Araliaceae	Intolerante	3	7	2	2
Schoepfia obliquifolia Turcz.	Olacaceae	Intolerante	2	0	0	0
Sclerolobium densiflorum Benth.	Caesalpinaceae	Intolerante	0	4	0	3
Senefeldera verticilata	Euphorbiaceae	Intolerante	0	11	0	0
Simarouba amara Aubl.	Simaroubaceae	Intolerante	6	3	8	2
Siparuna guianensis Aubl.	Monimiaceae	Tolerante	23	23	2	2
Sloanea obtusifolia (Moric.) K. Schum.	Elaeocarpaceae	Tolerante	7	3	0	1
Sloanea sp.	Elaeocarpaceae	Tolerante	1	0	0	0
Sloanea guianensis (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	Tolerante	1	0	0	0
Sorocea hilarii Gaud.	Moraceae	Tolerante	8	6	1	1
Sorocea sp.	Moraceae	Tolerante	2	0	0	0
Stryphnodendron pulcherimum (Willd.) Hochr.	Mimosaceae	Intolerante	3	8	2	5
Swartzia macrostachya Benth.	Caesalpinaceae	Intolerante	1	0	2	0
Symphonia globulifera L.f.	Clusiaceae	Intolerante	19	21	1	2

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Tabebuia sp.	Bignonaceae	Intolerante	3	1	0	1
Tabernaemontana flavicans Wildd. Ex. Roem. & Schult.	Apocynaceae	Tolerante	6	2	0	0
Tabernamontana affinis (Müll Arg.)Miers	Apocynaceae	Tolerante	1	1	1	2
Talisia elephantipes Sandwith & Tutin	Sapindaceae	Intolerante	2	1	0	0
Tapirira guianensis Aubl.	Anacardiaceae	Intolerante	14	11	6	9
Thyrsodium spruceanum Benth.	Anacardiaceae	Intolerante	108	80	9	9
Tontolea tenuicola (Miers) A.C.Smi	Hippocrateaceae	Tolerante	0	2	0	0
Tovomita brevistaminea Engl.	Clusiaceae	Tolerante	0	8	0	0
Tovomita mangle G. Mariz	Clusiaceae	Tolerante	0	23	0	1
Trichilia lepidota Mart.	Meliaceae	Intolerante	5	2	1	4
Trichilia quadrifuga Kunth.	Meliaceae	Intolerante	2	4	2	3
Virola gardneri (A.DC.) Warb.	Myristicaceae	Tolerante	1	6	0	6
Vismia guianensis (Aubl.) Pers.	Clusiaceae	Intolerante	5	10	2	0
Vochysia oblongifolia Warm.	Vochysiaceae	Intolerante	6	8	2	4

Espécie	Família	Nicho	Abundância de jovens Parcela		Abundância de adultos Parcela	
			Trat	Cont	Trat	Cont
Xylopia frutescens Aubl.	Annonaceae	Intolerante	3	2	1	1
Xylopia ochranta	Annonaceae	Tolerante	0	1	0	0
Zollernia paraensis Huber	Papilionaceae	Intolerante	0	2	0	0

Legendas das Figuras

Figura 1. Localização do remanescente de Floresta Atlântica estudado, Usina Serra Grande, município de Ibateguara, Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil (adaptado de Pimentel & Tabarelli, 2004).

Figura 2. Distribuição das parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de colônias adultas de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 3. Valores do índice de área foliar (A) e da transmissão de luz difusa (B) em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento das colônias de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 4. Abundância de jovens com DAP entre 1,5 e 10 cm por metro quadrado em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 5. Riqueza de jovens com DAP entre 1,5 e 10 cm por metro quadrado em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 6. Abundância de jovens de espécies tolerantes à sombra com DAP entre 1,5 e 10 cm por metro quadrado em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 7. Riqueza de jovens de espécies tolerantes à sombra com DAP entre 1,5 e 10 cm por metro quadrado em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 8. Porcentagem de jovens de indivíduos tolerantes à sombra com DAP entre 1,5 e 10 cm em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

Figura 9. Porcentagem de jovens de espécies tolerantes à sombra com DAP entre 1,5 e 10 cm dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *A. cephalotes* no remanescente de floresta Atlântica nordestina Engenho Coimbra, Alagoas, Brasil.

Figura 10. Abundância e riqueza de adultos com DAP > 10cm por metro quadrado em parcelas dentro (tratamento) e fora (controle) da área de forrageamento de *Atta cephalotes* em um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina.

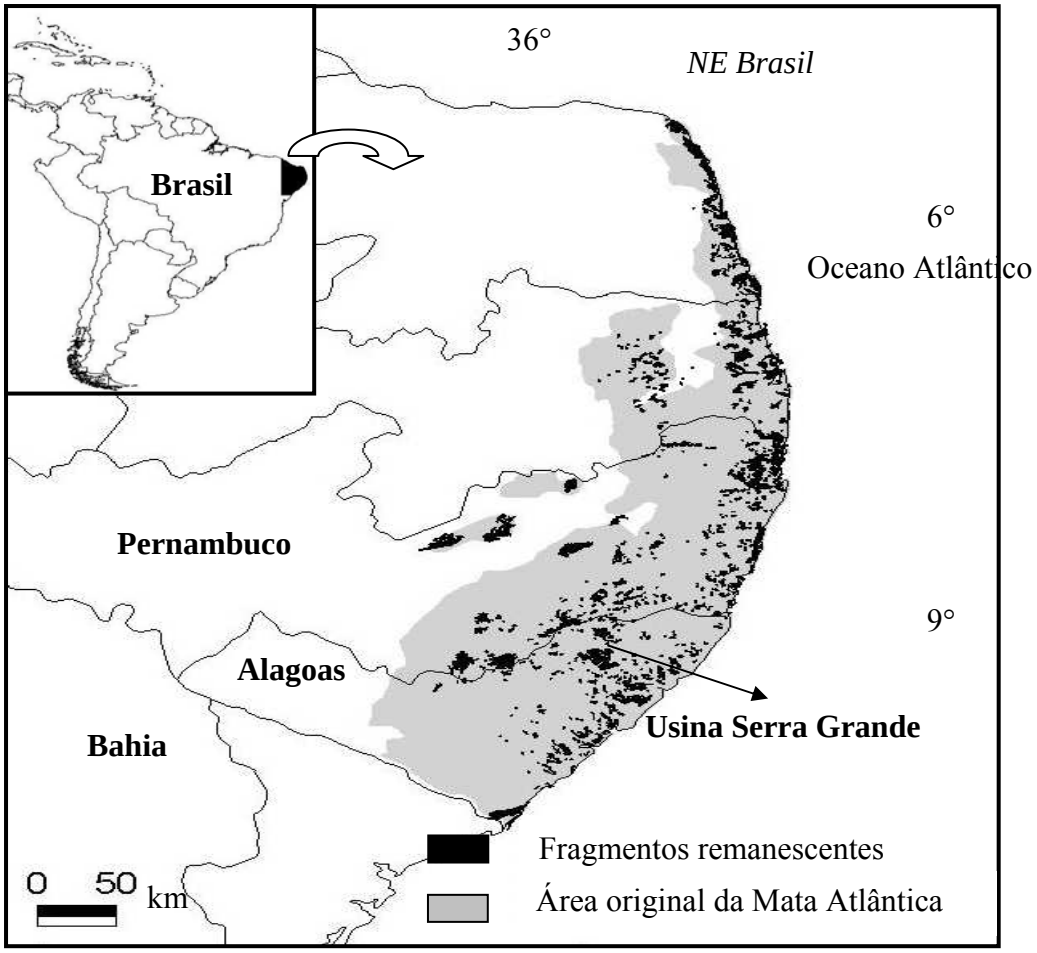

36°
NE Brasil
Brasil
6°
Oceano Atlântico
Pernambuco
9°
Alagoas
Usina Serra Grande
Bahia
Fragmentos remanescentes
0 50 km
Área original da Mata Atlântica

Figura 1.

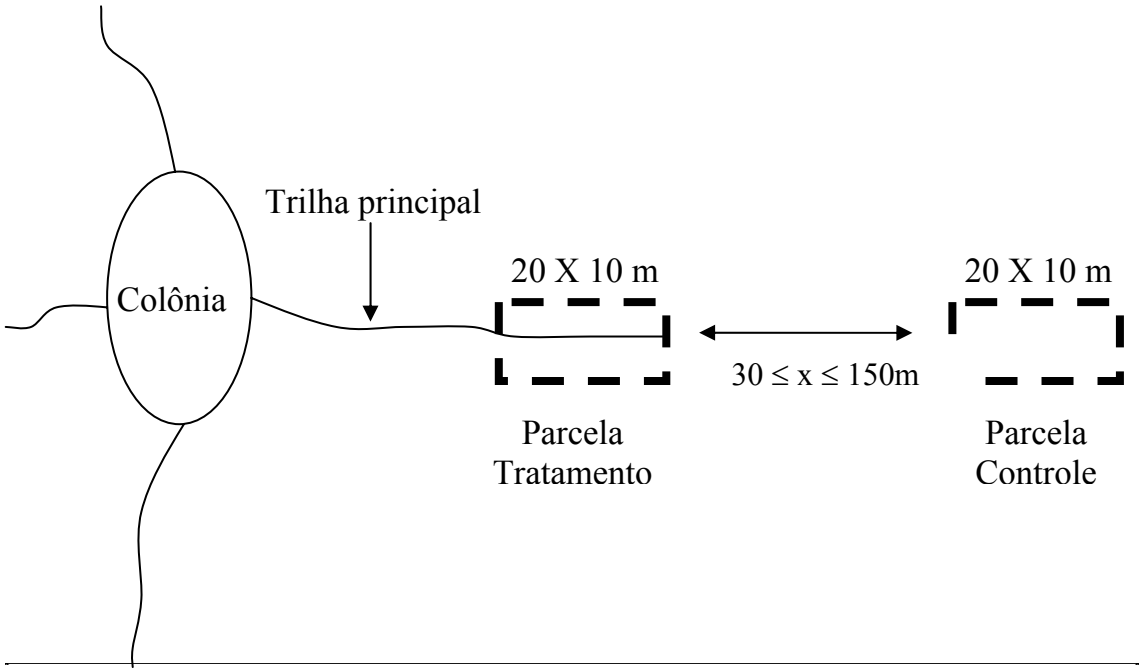
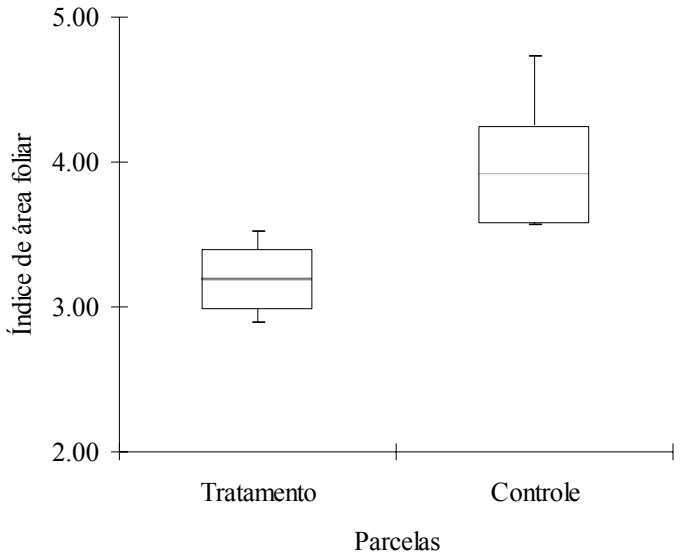
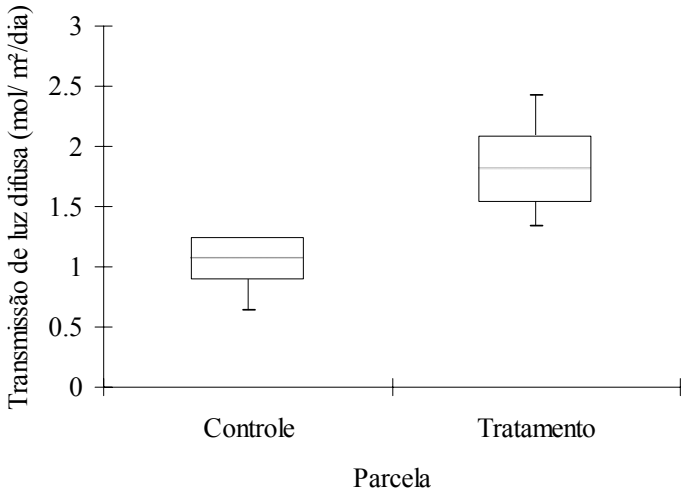

Trilha principal
Colônia
20 X 10 m
20 X 10 m
30 ≤ x ≤ 150m
Parcela
Tratamento
Parcela
Controle

Figura 2.


5.00
4.00
3.00
2.00
Índice de área foliar
Tratamento
Controle
Parcelas

A


3
2.5
2
1.5
1
0.5
0
Transmissão de luz difusa (mol/ m²/dia)
Controle
Tratamento
Parcela

B

Figura 3.

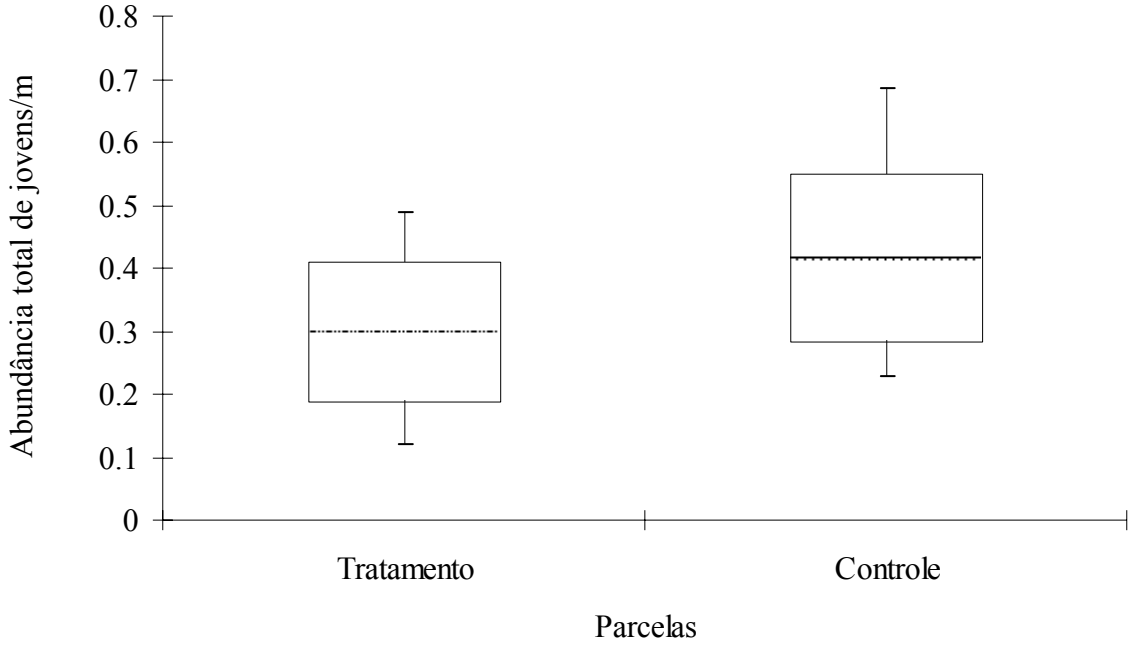

0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
Abundância total de jovens/m
Tratamento
Controle
Parcelas

Figura 4.

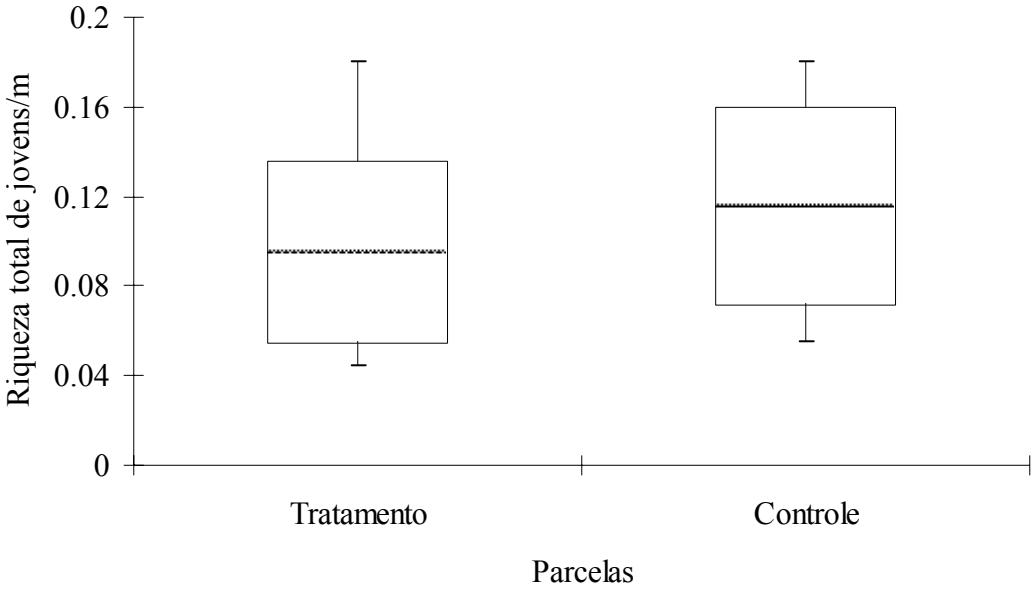

0.2
0.16
0.12
0.08
0.04
0
Riqueza total de jovens/m
Tratamento
Controle
Parcelas

Figura 5.

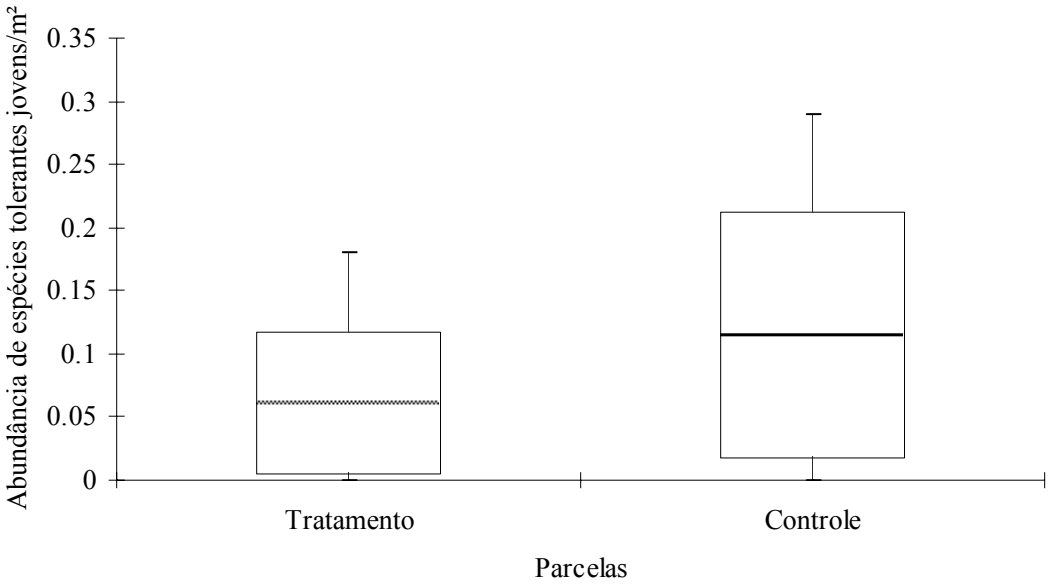

Abundância de espécies tolerantes jovens/m²
0.35
0.3
0.25
0.2
0.15
0.1
0.05
0
Tratamento
Controle
Parcelas

Figura 6.

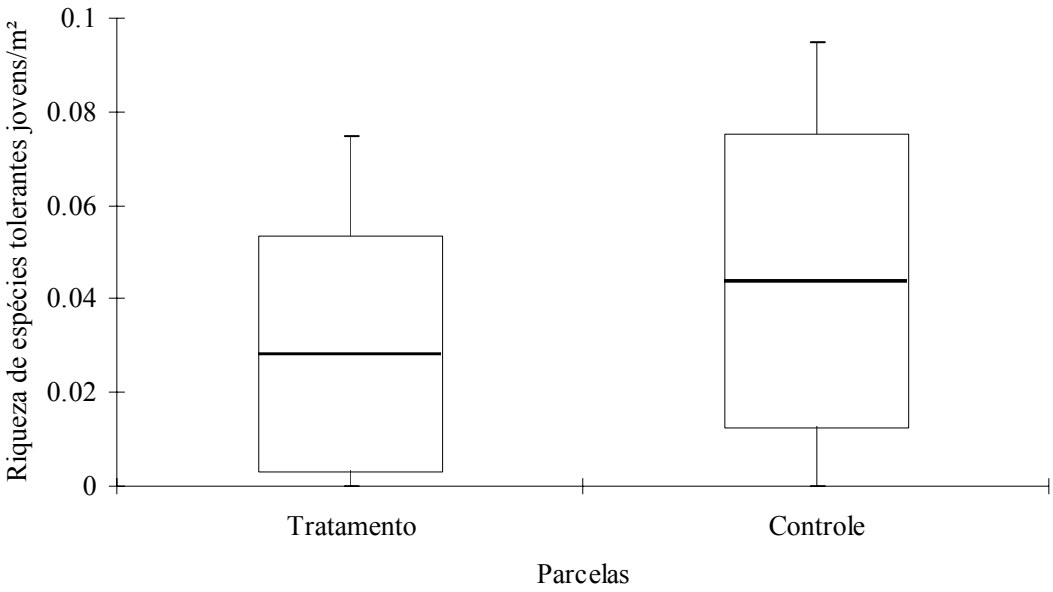

Riqueza de espécies tolerantes jovens/m²
0.1
0.08
0.06
0.04
0.02
0
Tratamento
Controle
Parcelas

Figura 7.

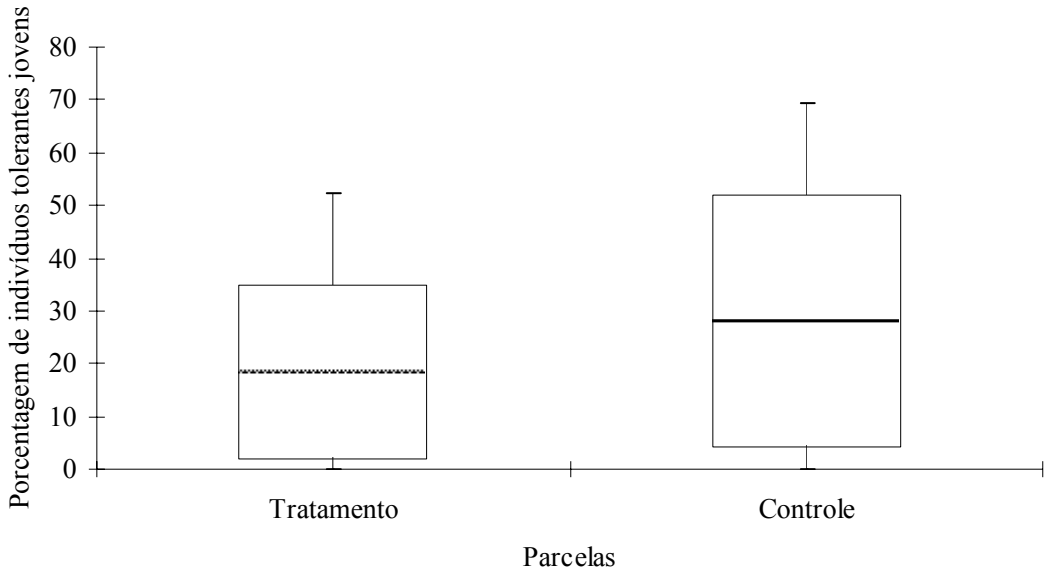

Porcentagem de indivíduos tolerantes jovens
80
70
60
50
40
30
20
10
0
Tratamento
Controle
Parcelas

Figura 8.

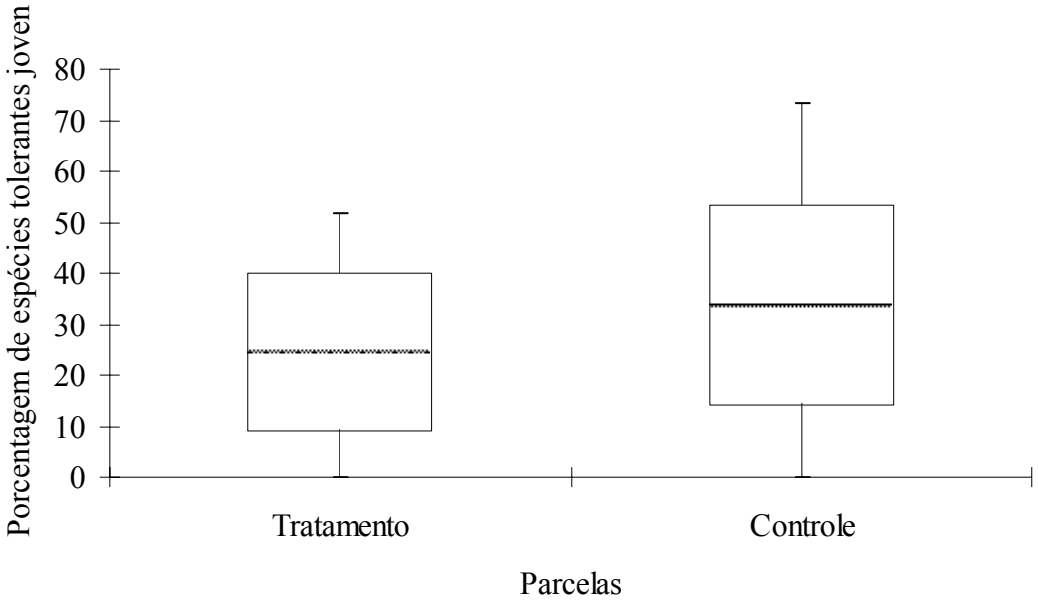
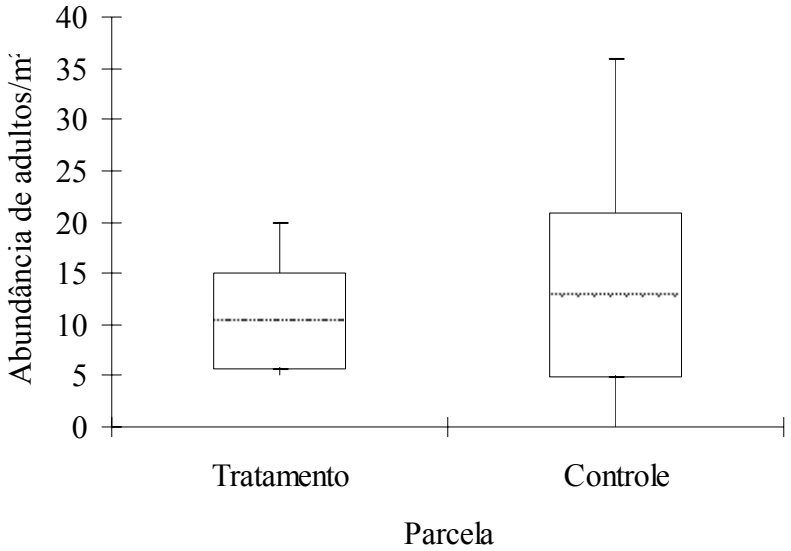
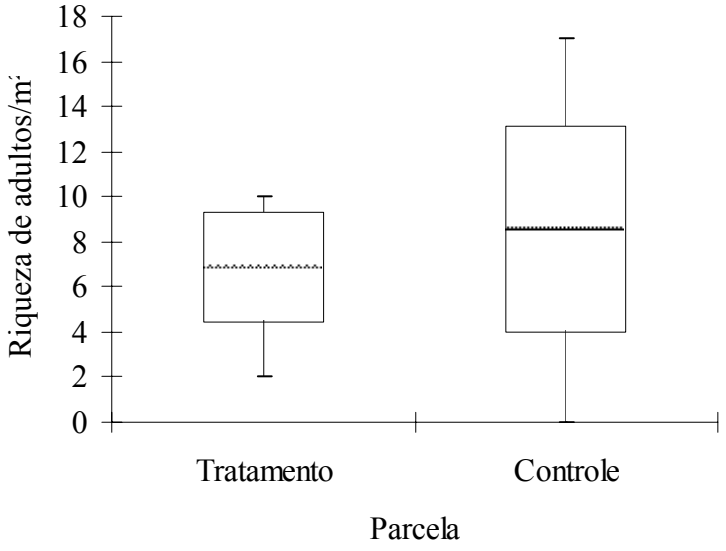

Porcentagem de espécies tolerantes joven
80
70
60
50
40
30
20
10
0
Tratamento
Controle
Parcelas

Figura 9.


Abundância de adultos/m²
40
35
30
25
20
15
10
5
0
Tratamento
Controle
Parcela

A


Riqueza de adultos/m²
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
Tratamento
Controle
Parcela

B

Figura 10.

Conclusões

1- A atividade de construção e remoção de folhas do dossel em cima dos ninhos de *Atta cephalotes* criaram clareiras de dossel na floresta, provocando aumento na transmissão de luz nessas áreas maior do que nas áreas adjacentes mais distantes do ninho.

2- Esse aumento de luz provocou modificações na estrutura da comunidade vegetal, observada através da diminuição da abundância e riqueza de jovens por metro quadrado. Entretanto, a porcentagem de indivíduos e espécies de jovens pertencentes à espécies tolerantes à sombra não foi maior nas áreas dos ninhos, provavelmente porque as colônias estavam localizadas na borda da floresta, em áreas já bastante abertas.

3- A germinação e a sobrevivência da espécie tolerante à sombra *Chrysophyllum viride* também foram maiores nas áreas mais distantes dos ninhos, onde a abertura do dossel e a transmissão de luz foram menores. Contudo, todas as plântulas dessa espécie foram 100% predadas pelas formigas indicando que, embora algumas sementes consigam germinar nas áreas das clareiras dos ninhos, o dano causado pelo ataque das formigas acaba levando todas as plântulas à morte ao longo do tempo.

4- As áreas de forrageamento também apresentaram menor quantidade de vegetação e maior transmissão de luz do que as áreas sem formiga. Entretanto, nessas áreas foram verificadas menores riqueza e abundância de jovens por metro quadrado, bem como maior porcentagem de indivíduos e de espécies de jovens pertencentes à espécies tolerantes à sombra do que as áreas sem formigas. Isso indica que, ao cortar a vegetação do dossel em sua área de forrageamento, as formigas cortadeiras estão causando modificações na composição de espécies e na estrutura das comunidades vegetais de florestas fragmentadas.

5- Ao construir e manter seus ninhos, bem como ao remover a vegetação do dossel da floresta para a fungicultura, a formiga cortadeira *Atta cephalotes* aumenta a transmissão de luz nas áreas sob sua atividade, diminuindo a freqüência de sítios seguros para o estabelecimento de espécies tolerantes à sombra. Assim, essas formigas podem estar interferindo na regeneração da floresta, agindo sinergeticamente com efeitos da fragmentação florestal ao reduzir a área de floresta e aumentar a proporção de borda.

Resumo - Formigas cortadeiras do gênero *Atta* são importantes herbívoros generalistas do Neotrópico, com muitas espécies mostrando marcada preferência por espécies intolerantes à sombra. Estudos têm revelado que a construção de seus enormes ninhos (cerca de 200 m^2) afeta a abundância e número de espécies da comunidade de plantas. Além disso, tem sido demonstrado que a atividade de remoção de folhas aumenta substancialmente a intensidade de luz acima dos ninhos e moderadamente nas áreas de forrageamento. Aqui nós avaliamos se as formigas podem aumentar a disponibilidade de luz na área dos ninhos e nas áreas de forrageamento e se aumento pode modificar a abundância e riqueza de espécies vegetais, especialmente de espécies tolerantes à sombra, em um remanescente de Floresta Atlântica do Nordeste Brasileiro. Nós hipotetizamos que espécies tolerantes à sombra apresentam baixa frequência próximo aos ninhos e às áreas de forrageamento das formigas por causa de seu baixo requerimento luminoso para desenvolver e crescer. Nosso estudo foi conduzido em um fragmento de 3.500 ha de Floresta Atlântica localizado na usina Serra Grande, Alagoas, Brasil. Para testar o efeito dos ninhos nós selecionamos 16 ninhos de *Atta cephalotes* no fragmento. Para cada ninho nós estabelecemos quatro parcelas: (1) em cima do ninho, (2) ao lado do ninho, (3) 5 m da segunda parcela e (4) 20 m da terceira parcela. Para os efeitos da área de forrageamento usamos os mesmos 16 ninhos das formigas, porém, estabelecemos duas parcelas em cada ninho, uma dentro da área de forrageamento (tratamento) e outra em uma área livre das formigas (controle). Em ambos experimentos nós medimos a disponibilidade de luz e identificamos todos os indivíduos arbóres com DAP entre 1,5 e 5,0, os quais agrupamos em espécies tolerantes ou intolerantes à sombra. Tanto nas áreas dos ninhos quanto nas áreas de forragemento houve aumento na transmissão de luz difusa e redução na abundância e riqueza de jovens em relação às áreas controle. Para a área de forrageamento, foi observada, também, redução na porcentagem de indivíduos e de espécies de jovens pertencentes à espécies tolerantes à sombra. Isto sugere uma clara interferência das formigas cortadeiras na composição de espécies e na estrutura da comunidade vegetal. Além disso, considerando que espécies tolerantes à sombra são importantes componentes de estágios avançados de sucessão, o aumento da presença de formigas cortadeiras em ambientes fragmentados pode atrasar os processos de regeneração da floresta, aumentando os efeitos deletérios do processo de fragmentação.

Palavras-chave: Formigas cortadeiras, clareiras, espécies tolerantes à sombra, atividade de forrageamento, floresta Atlântica

Abstract - Leaf-cutting ants of the genus *Atta* are important generalist herbivores of the Neotropics, with many species showing a marked preference for early successional plants. Previous studies have revealed that their enormous nest constructions (up to 200 m^2) locally affect the abundance and species richness of the plant community. Moreover, leaf harvesting activities have been demonstrated to increase light intensity substantially above the nests and moderately in the surrounding foraging area. Here, we evaluated whether the increased light availability at nest sites and foraging areas can reduce the proportion of shade tolerant species in a forest remnant. We hypothesized that these species present lower frequency near ant nests and in the foraging areas because of their low light requirement to develop and grow. Our study was conduced in a 3,500-ha fragment of Atlantic forest in Serra Grande usine property (Alagoas, Brazil). To test for nest effects we selected 16 *Atta cephalotes* nests in the fragment. For each nest we established four plots: (1) above the nest, (2) at the border of the nest, (3) 5 m from the second plot, and (4) 20 m from the third plot. For the effects of foraging area we used the same 16 ant nests, and established for each nest, one plot inside the foraging area (treatment) and another in an ant-free area (control). In both experiments, we measured the light availability and identified all trees from 1.5 to 5.0 cm DBH, and grouped species as shade tolerant or intolerant. In both nest and foraging areas the light intensity was higher and the abundance and richeness of plants were lower than control areas. For foraging areas, proportion of shade tolerant individuals and species were higher than in control areas without ant foraging. These results suggest a clear interference of leaf-cutting ants in the species composition and structure of plant communities. Such interference is probably due to differences in light penetration to the forest floor as a consequence of *Atta* nest constructions and leaf harvesting activities. Considering that shade tolerant species are important components of late successional stages, the increased presence of leaf-cutting ants in fragmented environments, delay the regeneration process and increase fragmentation effects.
Key-words: Leaf-cutting ants, gaps, shade tolerant species, foraging activity, Atlantic forest

NORMAS DE PUBLICAÇÃO DA REVISTA JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY

Journal of Tropical Ecology

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

Scope of the journal

Papers may deal with terrestrial, freshwater and strand/coastal tropical ecology, and both those devoted to the results or original research as well as those which form significant reviews will be considered. Papers normally should not exceed 6000 words of text. Short Communications are acceptable: they should not exceed six 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. Manuscripts should be neatly typewritten on one side only of the paper (preferably A4, i.e. 21 cm x 30 cm). Double spacing must be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

When a revised ms is being returned the author is requested to send a copy of the final version on computer disk (Apple Macintosh or IBM compatible PC) together with the hard copy typescript, gving details of the wordprocessing software used (e.g. Microsoft Word, Word or Word Perfect). However, the publisher reserves the right to typeset material by conventional means if an author's disk proves unsatisfactory.

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 2RU, UK or Cambridge University Press, 40 West 20th Street, New York, NY 10011-4211, USA.
(Revised 13/6/05)

NORMAS DE PUBLICAÇÃO DA REVISTA BIOTROPICA

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated 20 December, 2004)

PLEASE DO NOT SEND YOUR MANUSCRIPT VIA POSTAL MAIL OR E-MAIL TO THE BIOTROPICA EDITORIAL OFFICE.

Electronic submission is mandatory, beginning 1 January, 2005. This will greatly speed up manuscript processing and review. Please contact the Biotropica Office for assistance if you are unable to submit your manuscript electronically (Biotropica@uconn.edu).

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (http://www.mc.manuscriptcentral/bitr).

I. General Instructions

We strongly encourage publication in English, but will accept papers written in French, Portuguese, or Spanish.

Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:

Paper (3000-6000 words)

Review (4000-8000 words)

Commentary (1000-2000 words)

Short Communication (1200-3000 words)

Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.

Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.

Use standard 12 point type (Times New Roman preferred).

Indent all but the first paragraph of each section.

Use italics instead of underline throughout (italics preferred). Italicize non-English words such as *e.g., i.e., et al.,post-hoc,* and *sensu*.

Include page number in lower-left of all pages and use line numbering on all pages.

Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.

Use these abbreviations: yr, mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g

For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m2 rather than m-2.

Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño SouthernO scillation (ENSO) . . ."

Numbers: Write out one to ten unless a measurement (e.g., four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr) or in combination with other numbers (e.g., 5 bees and 12 wasps). 1000 10,000; 0.13; 25 percent in text, but (25%) ; g/m 2 ; 21°C (no spaces).

Spell out percent except when used in parentheses (20%).

Statistical abbreviations: Use italics for P, N, t, F, G, U, N, C2 (italics); but use roman for df, SD, SE, SEM.

Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa. Double check for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.

Cite only published material or papers accepted for publication; no "In prep." or "submitted."

For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press)

Literature citations in the text are as follows:

One author -- Yaz (1992) or (Yaz 1992)

Two authors -- Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)

Three or more authors -- Yaz *et al*. (1992), but include ALL authors in the literature cited section.

Cite unpublished materials or papers not in press as J. Yaz (pers. obs.) or (J. Yaz ,unpublished data.). Initials and last name must be provided. "In prep" or "submitted" are NOT acceptable.

Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983), BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz et al. 1982; Taz 1990, 1991). Order refs by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).

Assemble manuscripts in this order:

1) Title page

2) Abstract

3) Second abstract (if in Spanish, Portuguese, or French)

4) Key words

5) Text

6) Acknowledgments (spelled like this)

7) Literature cited

8) Tables

9) Appendix (when applicable)

10) Figure legends (one page)

11) Figures

II. Title Page

(Page 1, but do not number it)

Running heads 2 lines below top of page.

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh

RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters)

Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words, followed by superscript #1 (for footnote below).

Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscriptnumber(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multiauthored

papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the author responsible for correspondence and email address. Refer to a current issue.

Every article must have footnote #1: 1 Received ____; revision accepted ___ . (Biotropica will fill in dates.)

Other footnotes for the title page follow with information that matches footnote numbers on the title page.

III. Abstract Page

(Page 2)

Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 75 words for Short Communications; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings.

Do not use abbreviations in the abstract.

We encourage two abstracts, English and the language appropriate for the country of the research site.

Provide up to ten key words after the abstracts -- primary concepts and species, alphabetical. Also include regionand site description. See style below.

Key words: Miconia argentea; seed dispersal; Panama; tropical wet forest. Key words in English only.

IV. Text

(Page 3, etc) See General Instructions above (Section I).

No heading for Introduction. Main headings are Methods, Results, and Discussion

Main headings: All caps and Bold. Flush left, one line.

Second level headings: Small caps (or underline), flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line.

Use no more than third level headings and only if necessary.

Please avoid footnotes in this section.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

No "in preparation" or "submitted" titles are acceptable; cite only articles published or "in press". "In press" citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.

Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.

Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multiauthored works by the same senior author, regardless of date.

List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.

Use 3 em-dashes when the author(s) is/are the same as in the immediately preceding citation.

Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.

Authors Names: use Small Caps or plain text.

Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.

Leave a space between volume and page numbers. 27(4): 3-12.

Article in a book..... Example: Azy, B. 1982. Title of book chapter. In G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24-36. Black Publications, Oxford, England.

VI. Tables

(Continue page numbering)

Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words that are normally in italics.

Indicate footnotes by lowercase superscript letters (a, b, c, etc.).

Do not use vertical lines in tables.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

Double-space legends. All legends on one page.

Type legends in paragraph form, starting with " FIGURE " (uppercase) and number.

Do not include "exotic symbols" (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

More detailed information on submitting electronic artwork can be found
at http://www.blackwellpublishing.com/authors/digill.asp

Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as "figures." Consult editor about color. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of Biotropica for examples.

For purposes of manuscript review, you may submit figures as PDF documents electronically.

Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:

-Text and tables together in a Word file

-Line artwork (vector graphics) as EPS, with a resolution of at least 300 dpi at final size

-Bitmap files (halftones or photographic images) as TIFF or EPS, with a resolution of at least 300 dpi at final size.

Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes.

Black-and-white illustrations may be submitted as Photomechanical Transfers (PMTs) or other "Diffusion transfer process" types of high quality reductions to journal dimensions instead of original drawings.

If several photographs or graphs are to be grouped, mount them on white posterboard, butted together with no space between adjacent photographs. Affix with dry mount paper, or equivalent, leaving at least 1" (2.5 cm) margins on all sides.

Each figure grouped in a plate requires a number (e.g. 1a, 1b). Use lower case letters on grouped figures, and in text references.

Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

IX. Short Communications (1200-3000 words)

No section headings.

Author(s) address follows literature cited.

1 figure or 1 table only.

QUESTIONS? PLEASE CONSULT THE ON-LINE USER'S GUIDE AT MANUSCRIPT CENTRAL FIRST BEFORE CONTACTING THE EDITORIAL OFFICE.

Tel.: 860 486 0805

Editor's Tel.: 860 486 0805

Fax.: 860 486 6364

e-mail:biotropica@uconn.edu

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

Livros Grátis

(http://www.livrosgratis.com.br)

Milhares de Livros para Download:

Baixar livros de Administração
Baixar livros de Agronomia
Baixar livros de Arquitetura
Baixar livros de Artes
Baixar livros de Astronomia
Baixar livros de Biologia Geral
Baixar livros de Ciência da Computação
Baixar livros de Ciência da Informação
Baixar livros de Ciência Política
Baixar livros de Ciências da Saúde
Baixar livros de Comunicação
Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE
Baixar livros de Defesa civil
Baixar livros de Direito
Baixar livros de Direitos humanos
Baixar livros de Economia
Baixar livros de Economia Doméstica
Baixar livros de Educação
Baixar livros de Educação - Trânsito
Baixar livros de Educação Física
Baixar livros de Engenharia Aeroespacial
Baixar livros de Farmácia
Baixar livros de Filosofia
Baixar livros de Física
Baixar livros de Geociências
Baixar livros de Geografia
Baixar livros de História
Baixar livros de Línguas

Baixar livros de Literatura
Baixar livros de Literatura de Cordel
Baixar livros de Literatura Infantil
Baixar livros de Matemática
Baixar livros de Medicina
Baixar livros de Medicina Veterinária
Baixar livros de Meio Ambiente
Baixar livros de Meteorologia
Baixar Monografias e TCC
Baixar livros Multidisciplinar
Baixar livros de Música
Baixar livros de Psicologia
Baixar livros de Química
Baixar livros de Saúde Coletiva
Baixar livros de Serviço Social
Baixar livros de Sociologia
Baixar livros de Teologia
Baixar livros de Trabalho
Baixar livros de Turismo