



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

SERIAM NINHOS INATIVOS DE FORMIGAS CORTADEIRAS
SÍTIOS FAVORÁVEIS PARA O ESTABELECIMENTO DE PLANTAS?

ANA GABRIELA DELGADO BIEBER

Recife, 2006

ANA GABRIELA DELGADO BIEBER

**SERIAM NINHOS INATIVOS DE FORMIGAS CORTADEIRAS
SÍTIOS FAVORÁVEIS PARA O ESTABELECIMENTO DE PLANTAS?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre.

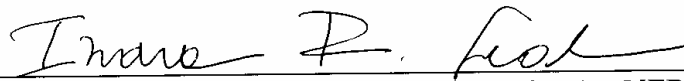
Orientadora: Inara R. Leal

Recife, 2006

ANA GABRIELA DELGADO BIEBER

“Seriam Ninhos Inativos de Formigas Cortadeiras Sítios Favoráveis para o Estabelecimento de Plantas ?”

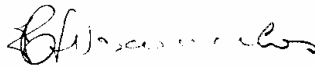
BANCA EXAMINADORA:



Prof.^a. Dra. Inara Roberta Leal (Orientadora) - UFPE



Prof.^o. Dr. Marcelo Tabarelli - UFPE



Prof.^o. Dr. Heraldo Vasconcelos - UFU

Recife-PE.
2006

Bieber, Ana Gabriela Delgado

**Seriam ninhos inativos de formigas cortadeiras
sítios favoráveis para o estabelecimento de plantas?/
Ana Gabriela Delgado Bieber. – Recife : O Autor,
2006.**

vii, 86 folhas : il., fig., tab.

**Dissertação (mestrado) – Universidade Federal
de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2006.**

Inclui bibliografia, apêndice e anexos.

**1. Botânica – Ecofisiologia. 2. Floresta Atlântica.
– *Atta cephalotes* – Ninhos inativos. 3. Comunidade
de plantas – Riqueza e densidade. 4. Recrutamento
de plântulas – Germinação, sobrevivência e
crescimento. I. Título.**

**581.5
577.34**

**CDU (2.ed.)
CDD (22.ed.)**

**UFPE
BC2006-471**

Agradecimentos

Aos meus pais, Izabel e Lothar, exemplos de carinho e seriedade.

Aos meus irmãos, Bernardo, Matias e Willi, pelo companheirismo.

A Paulo Sávio, Paulinho, pelo amor e compreensão oferecidos.

A Inara Leal, pela orientação descomplicada e amizade construída nestes anos todos de convívio.

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

Aos secretários do PPGBV-UFPE, pela ajuda sempre necessária com as burocracias.

Aos amigos e companheiros de Serra Grande, Alexandre, Biu, Bráulio, Cintiazinha, Christoph, Gilsean, Graciliano, Jana, Layana, Manoel, Marcondes, Michele, Olivier, Patriota, Paty Cara, Sabrina, Sebastian, Úrsula, Verinha, Wal e Wanessa, pelas boas horas e aventuras passadas em campo, assim como pela ajuda durante este trabalho.

A amigos e companheiros também de Serra Grande, porém mais efêmeros, Brita, Eva Maria, Marianne, Manti, Miriam, Phillip e Samuel, pela companhia agradável.

A todos os outros colegas do laboratório de Ecologia, em especial a André Santos, pela generosidade com que nos ensina coisas novas.

Aos colegas do mestrado e doutorado do PPGBV-UFPE, em especial, Laís, Luciana, Rose e Tarcila.

Aos amigos da Biologia, conquistados durante todos estes anos de UFPE, Bela, Carlos Eduardo (Lula), Felipe Pimentel, Filipe Aléssio, Léo Pierrot, Maria da Paz, Paty Farias, Paulo Milet, Reislá e Samanta, por tudo que passamos juntos.

Às amigas duradouras de Amanda, Andréa, Carla, Cecília, Ise, Paulinha e Taci.

Ao professor Eleno José de Araújo, morador de Coimbra e extremo conhecedor da mata, pelos “causos”, ensinamentos e alegria transmitidos em todos os nossos encontros.

Às crianças de Coimbra, por deixar tudo mais alegre.

A Marinalva e Caetano, donos do Planalto Serrano, ponto de parada estratégico para todos que trabalhamos em Coimbra, por toda ajuda prestada.

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

Aos membros titulares e suplentes da banca examinadora pelas valiosas sugestões dadas, que, sem dúvida, melhoraram imensamente a versão final dessa dissertação.

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

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

À Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa concedida.

Sumário

| | |
|--|----|
| I. Introdução geral..... | 01 |
| II. Revisão da literatura..... | 03 |
| Plântulas e outras fases iniciais da planta..... | 03 |
| Clareiras e a regeneração florestal..... | 05 |
| As formigas e seus papéis ecológicos..... | 07 |
| As formigas cortadeiras..... | 09 |
| III. Referências bibliográficas..... | 12 |
| IV. Manuscrito I – Ninhos inativos da formiga cortadeira <i>Atta cephalotes</i> e sua influência no estabelecimento de plantas na floresta Atlântica nordestina..... | 20 |
| Resumo..... | 22 |
| Introdução..... | 23 |
| Área de Estudo..... | 24 |
| Materiais e Métodos..... | 25 |
| Densidade de ninhos inativos de <i>Atta cephalotes</i> | 25 |
| Ninhos inativos e áreas controle. | 25 |
| Dinâmica de ninhos inativos e áreas controle..... | 26 |
| Composição e similaridade de espécies de imaturos..... | 27 |
| Análise estatística..... | 27 |
| Resultados..... | 28 |
| Densidade de ninhos inativos..... | 28 |
| Dinâmica de ninhos inativos e áreas controle..... | 28 |
| Composição e similaridade de espécies de imaturos..... | 30 |
| Discussão..... | 31 |
| Agradecimentos..... | 34 |
| Referências Bibliográficas..... | 34 |
| Apêndice 1..... | 39 |
| Legendas das figuras..... | 43 |
| Figuras..... | 45 |

| | |
|---|----|
| V. Manuscrito II – Ninhos inativos da formiga cortadeira <i>Atta cephalotes</i> oferecem condições diferentes para o estabelecimento de plântulas?..... | 51 |
| Resumo..... | 53 |
| Introdução..... | 54 |
| Materiais e Métodos..... | 55 |
| Área de Estudo..... | 55 |
| Ninhos inativos e áreas controle. | 55 |
| Análises de solo,..... | 56 |
| Irradiação Solar..... | 57 |
| Germinação de sementes e crescimento de plântulas..... | 57 |
| Análise estatística..... | 58 |
| Resultados..... | 58 |
| Análises de solo..... | 58 |
| Irradiação Solar..... | 59 |
| Germinação de sementes e crescimento de plântulas..... | 59 |
| Discussão..... | 60 |
| Agradecimentos..... | 65 |
| Referências Bibliográficas..... | 66 |
| Tabelas..... | 72 |
| VI. Conclusões..... | 74 |
| VII. Resumo..... | 75 |
| VIII. Abstract..... | 76 |
| ANEXO 1 – Instruções para os autores: Journal of Tropical Ecology..... | 77 |
| ANEXO 2 – Instruções para os autores: Biotropica..... | 82 |

I. Introdução Geral

As formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*; Hymenoptera, Formicidae) são comumente lembradas por serem os herbívoros mais conspícuos em florestas neotropicais (Hölldobler & Wilson 1990). Estes insetos são considerados as principais pragas de áreas reflorestadas e agrícolas, chegando a destruir total ou parcialmente uma cultura (Cherrett 1968, Forti *et al.* 1983). Entretanto, em uma matriz contínua e preservada, as formigas cortadeiras costumam ocorrer em densidades baixas, e seus efeitos para a comunidade vegetal podem ser considerados positivos, pois elas aumentam a heterogeneidade ambiental e favorecem o estabelecimento de algumas espécies de animais e plantas (Dalling & Wirth 1998, Wirth *et al.* 2003).

Em ecossistemas perturbados, como bordas de florestas ou florestas em regeneração, a densidade destas formigas aumenta bastante (Farji-Brener 2001, Urbas *et al.* 2003, Vasconcelos 1988). A paisagem fragmentada da floresta Atlântica ao norte do São Francisco é um bom exemplo de ecossistema perturbado, onde são raras as florestas verdadeiramente primárias (Ranta *et al.* 1998). Estudos recentes numa área fragmentada no norte de Alagoas indicam que o aumento na densidade de colônias de *Atta cephalotes* seria fruto de controles base-topo (alimento das formigas) e topo-base (predadores e parasitas) menos intensos em fragmentos e bordas do que em área nuclear de floresta contínua (Almeida 2004, Araújo 2004, Barbosa 2004, Falcão 2004, Urbas *et al.* 2003).

Além da herbivoria, as formigas cortadeiras, através da construção de seus ninhos e deposição de restos vegetais nas lixeiras das colônias, estariam exercendo um papel importante na bioturbação do solo (Fowler *et al.* 1989; Haines 1975, 1978; Lugo *et al.* 1973; Moutinho *et al.* 2003; Wirth *et al.* 2003). Segundo Moutinho *et al.* (2003), solos de ninhos apresentam menor resistência à penetração, menor densidade, menor macroporosidade e maior concentração de nutrientes do que solos afastados de ninhos. Em florestas tropicais úmidas, enquanto a colônia está viva, uma clareira de sub-bosque persiste sobre o ninho, fruto da atividade dessas formigas (Garrettson *et al.* 1998). Quando o ninho torna-se inativo, muitos autores (Farji-Brener & Illes 2000, Fowler *et al.* 1989, Moutinho *et al.* 2003, Perfecto & Vandermeer 1993) vêm sugerindo que tornaria-se o local ideal para a colonização por plantas. Até o momento, porém, existe apenas um trabalho em florestas úmidas sobre a colonização de ninhos inativos; eles possuíam maior densidade de plantas de sub-bosque do que áreas sem ninhos (Garrettson *et al.* 1998).

Para verificar se ninhos inativos da formiga *Atta cephalotes* realmente seriam locais favoráveis para a colonização por plantas em florestas tropicais úmidas, escolhemos um fragmento de floresta

Atlântica nordestina, onde as densidades de saúva são bastante elevadas (Urbas *et al.* 2003). Assim, primeiramente, testamos se ninhos inativos facilitariam o recrutamento de uma comunidade de plantas diferente, em termos de composição de espécies e estrutura, das plantas recrutadas em áreas de sub-bosque sem influência de ninhos de *A. cephalotes*. Também foi testado se ninhos inativos seriam locais propícios para a germinação, crescimento e sobrevivência de plântulas de determinadas espécies de árvores.

II. Revisão da literatura

Plântulas e outras fases iniciais da planta

No sentido fisiológico, um indivíduo pode ser considerado plântula enquanto: (1) depender da reserva de sua semente, (2) uma porção significativa de sua biomassa for oriunda das reservas da semente, ou, ainda, (3) apresentar alguma estrutura funcional produzida a partir das reservas de sua semente (Melo *et al.* 2004). Porém, em campo, é muito difícil observar-se esses requisitos e distinguir claramente plântulas de jovens. Assim, é comum se definir um tamanho até o qual se considera que uma planta esteja no estágio de plântula (Melo *et al.* 2004). Em revisão sobre recrutamento e estabelecimento de plântulas, Melo *et al.* (2004) apontaram uma tendência para se reconhecer como plântulas, indivíduos com até 50 cm de altura. Na verdade, essa definição não é nada uniforme. As classificações do que seriam plântulas e também jovens diferem bastante entre trabalhos (Brokaw 1985, Chapman & Chapman 1995, Li *et al.* 1996, Pinard *et al.* 1996, Putz 1983, Walker 2000). Enquanto Walker (2000) considera plântulas apenas os indivíduos entre 0 e 10 cm de altura, Pinard *et al.* (1996) utilizaram apenas plântulas de 50 cm ou mais. Alguns estudos preferem, ainda, dividir os estágios de vida da planta antes de tornar-se adulta em três, como fizeram, por exemplo, Chapman & Chapman (1995): plântulas (até 50 cm), *saplings* (jovens maiores que 50 cm e menores que 1 m) e *poles* (jovens com mais de 1 m).

Em prefácio de livro sobre plântulas de árvores tropicais, Swaine (1996) ressalta que esta é a fase de maior risco para o estabelecimento da planta e também uma das menos estudadas, tendo recebido mais atenção apenas recentemente. Lieberman (1996), baseado em dados de literatura, observou que árvores a partir de 10 cm de diâmetro à altura do peito seriam bem menos susceptíveis a danos que possam causar sua mortalidade e já não teriam mais sua sobrevivência diretamente relacionada ao tamanho. Um estudo sobre demografia de plântulas realizado durante seis anos em floresta da Costa Rica, ilustra bem a fragilidade dos indivíduos nesta categoria etária (Li *et al.* 1996). Sem fazer diferenciações entre as espécies, a meia-vida de plântulas foi de cerca de dois meses e meio e, após um ano, 86% da coorte havia morrido (Li *et al.* 1996).

Plântulas diferem entre si quanto à função principal dos cotilédones (reserva ou fotossíntese) e também quanto à maneira como estes estão expostos ao meio (Garwood 1996). Assim, plântulas com diferentes tipos de cotilédones apresentam capacidades diferentes de sobreviver a danos nas folhas e/ou cotilédones (Kitajima 2003). Porém, a perda do cotilédone em plântulas no primeiro estágio (com

apenas uma folha) é igualmente importante em espécies de tipos diversos de cotilédones, assim como é mais danosa à sobrevivência do indivíduo do que a perda da folha (Kitajima 2003).

É segundo características de sementes e plântulas, mais especificamente sua capacidade de se estabelecer sob a sombra da copa de árvores, que as espécies são classificadas em categorias de regeneração. Comumente, as espécies são divididas em dois grupos antagônicos: tolerantes e intolerantes à sombra, pioneiras e não-pioneiras, r-estrategistas e K-estrategistas, secundárias e primárias, entre outras. Swaine & Whitmore (1988) mostraram a necessidade de uma padronização destas classificações e sugeriram que os termos ‘pioneiras’ (espécies cujas sementes apenas germinam em clareiras) e ‘não-pioneiras’ ou ‘climáticas’ (espécies capazes de germinar no sub-bosque, ou seja, com níveis mínimos de luminosidade) fossem amplamente adotados. Atualmente, os termos mais em uso nos trabalhos científicos são espécies ‘tolerantes à sombra’ e ‘intolerantes à sombra’ (Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Kitajima 2002, Oliveira 2003, Oliveira *et al.* 2004, Santos 2004). Além da capacidade de tolerância à sombra, outras características morfológicas e fisiológicas são atribuídas a essas duas categorias (exemplo, espécies intolerantes teriam comumente sementes menores do que espécies tolerantes, e cotilédones fotossintetizantes; Swaine & Whitmore 1988). Porém nem sempre as espécies se encaixam perfeitamente nestes dois grupos; pois, apesar de divididas em duas categorias antagônicas, como forma de facilitação, verdadeiramente, as espécies distribuem-se ao longo de um continuum (Swaine & Whitmore 1988, Whitmore 1996).

Ao germinar, a plântula depende completamente das reservas de sua semente (exceto em relação à água) e gradualmente passa a depender de recursos externos, como luminosidade e nutrientes do solo. Kitajima (2002), estudando três espécies não-pioneiras de Bignoniaceae, verificou que essas plântulas foram inicialmente afetadas pela falta da luz e não de N, corroborando a idéia que disponibilidade de luz é o principal determinante de padrões espaciais e temporais de recrutamento de plântulas em ambiente florestal, mesmo para espécies tolerantes à sombra. Segundo revisão feita por Sollins (1998), os fatores do solo que mais influenciariam as plantas são (em ordem decrescente de importância): disponibilidade de P, toxicidade de Al, profundidade do lençol freático, porosidade do solo, disponibilidade de cátions base-metálicos, micro-nutrientes (exemplo, B, Z), e N.

Além da luminosidade e nutrição do solo, outros fatores também influenciam o desempenho de plantas em estágios iniciais. Dentre os fatores físicos, a serrapilheira ou folhiço apresenta efeitos variados sobre as plântulas. A queda de folhiço seria um tipo de dano físico capaz de levar as plântulas à morte (Mack 1998, Scariot 2000), embora muitas vezes as plantas consigam se recuperar (Clark 1994). Ao se estabelecer como uma camada sobre o solo, o folhiço modifica o microclima no local de

estabelecimento das plântulas, afetando características como umidade, temperatura e luminosidade (Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Pinard *et al.* 1996, Santos & Válio 2002). Neste caso, os efeitos sobre as plântulas seriam espécie-específicos, variando até mesmo entre espécies de uma mesma família como observaram Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz (1999) para quatro espécies amazônicas de Sapotaceae. Em geral, essa camada de serrapilheira impede a emergência de plântulas menores, comumente advindas de sementes também menores (Dzwonko & Gawronski 2002, Foster 1986). Outra função da serrapilheira é servir como calços para sementes (Pinard *et al.* 1996), principalmente em terrenos inclinados.

Fatores bióticos como competição, predação/herbivoria, ataques por patógenos e associações micorrízicas também afetam diferentemente o desempenho de sementes e plântulas, dependentemente da estratégia de regeneração e do tamanho da semente (Foster 1986). A competição entre plântulas é extremamente grande abaixo de árvores com frutificação em massa ou logo após a formação de uma clareira; nestes casos, espécies que obtêm um rápido crescimento parecem levar mais vantagem (Foster 1986). Muitos estudos têm verificado que o efeito da predação por mamíferos sobre a mortalidade de plântulas pode ser bastante relevante (Molofsky & Fisher 1993, Sork 1987). Formigas cortadeiras, com suas altas taxas de herbivoria, também teriam um grande impacto sobre estágios iniciais das plantas (Nepstad *et al.* 1996, Rao *et al.* 2001, Vasconcelos & Cherret 1997). Por alocarem seus recursos principalmente no crescimento rápido e não em produção de compostos secundários de defesa, plantas intolerantes à sombra são mais sujeitas à herbivoria do que plantas tolerantes (Farji-Brener 2001). Em florestas úmidas tropicais, a ocorrência de associações com micorrizas tornaria jovens plantas mais capazes de lidar com a falta de P; no entanto, essas associações são mais comuns em espécies tolerantes à sombra (Burslem 1996).

Clareiras e a regeneração florestal

Em florestas tropicais úmidas, o dossel bastante fechado e espesso impede que grande parte da irradiação solar que o atinge penetre até os níveis mais próximos ao solo. Apenas 2% da irradiação solar que chega ao dossel da floresta alcança a superfície do solo (Whitmore 1996). Além disso, essa luz difusa apresenta uma menor quantidade do espectro de luz vermelha, absorvida em grande parte pela barreira de folhas (Press *et al.* 1996, Whitmore 1996). Esse espectro é o responsável pela ativação do fitocromo, pigmento responsável por processos variados como germinação de sementes, formação da folha e dormência (Raven *et al.* 1996). Assim, plantas de sub-bosque devem aprender a conviver com níveis muito baixos de luz durante a maior parte de sua vida e aproveitar da forma mais eficiente possível as rápidas manchas de sol (*sunflecks*) que penetram por entre a camada de folhas do dossel, e

podem ser responsáveis por cerca de dois terços do ganho diário de luz de uma planta (Press *et al.* 1996, Whitmore 1996). No entanto, muitas espécies, conhecidas como intolerantes à sombra por não terem capacidade de se desenvolver sob condições baixas de irradiação (Swaine & Whitmore 1988), permanecem sementes dormentes à espera do momento ideal de germinarem.

Quando em um lugar qualquer da floresta, uma árvore cai, ela origina uma abertura no dossel, que se estende até estratos mais baixos da floresta; a esta abertura dá-se o nome de clareira (Brokaw 1982, 1985; Putz 1983). Esta clareira é a chance ideal que as espécies pioneiras ou intolerantes à sombra estavam à espera. Com a mudança na quantidade e qualidade de luz que as atinge, sementes e também plântulas iniciam, rapidamente, o crescimento rumo à luz (Amézquita 1998, Brokaw 1985, Burslem 1996, Uhl 1982). Por isso, as clareiras são consideradas como um dos mais comuns distúrbios intermediários e a elas é atribuída grande influência na manutenção da diversidade de árvores em ecossistemas florestais (Connell 1978, Molino & Sabatier 2001).

Embora, o papel de mantenedoras da diversidade tropical venha sendo recentemente contestado (Hubbell *et al.* 1999), as clareiras, sem dúvida, têm efeitos importantes na arquitetura e composição da floresta (Brokaw 1985). Devido à formação, contínua e randômica, de clareiras, as florestas seriam um mosaico de pequenas áreas em diferentes estágios de sucessão: clareiras recentes, clareiras em fase de reconstrução (*building phase*) e áreas de floresta madura (Uhl 1982). A clareira recente é definida como qualquer abertura no dossel da floresta com plântulas e juvenis não excedendo 3 m de altura (Uhl 1982). Uma clareira está em reconstrução quando a vegetação da mesma atinge a altura de 3 m, cerca de cinco anos após a sua criação (Brokaw 1985, Uhl 1982).

Além da maior quantidade de luz que chega aos estratos inferiores da floresta, a clareira difere do sub-bosque porque apresenta temperaturas mais extremas, umidades do solo e do ar menores, e o acúmulo de folhiço seria bastante heterogêneo (Foster 1986). A área de desenraizamento da árvore apresenta o solo mineral exposto completamente sem serrapilheira (Putz 1983, Walker 2000). Por outro lado, onde a copa da árvore caiu, acumularia-se uma quantidade bem maior de serrapilheira (Putz 1983, Walker 2000). Ao lado dessas diferenças abióticas, possíveis diferenças bióticas (predação, competição, patógenos e associações com micorrizas) também podem existir (Foster 1986). Tudo isso faz com que muitas espécies que recrutam em clareiras tenham adaptações diferentes das que recrutam em sub-bosque (Foster 1986, Swaine & Whitmore 1988, Whitmore 1996). Com base nessas diferentes adaptações, cientistas sugeriram a classificação das espécies em duas categorias de regeneração: espécies tolerantes à sombra e espécies intolerantes à sombra (Brokaw 1985, Swaine & Whitmore

1988, Whitmore 1996; como já foi discutido no tópico anterior “Plântulas e outras fases iniciais da planta”).

Entretanto, independentemente da estratégia de regeneração apresentada pelas espécies vegetais, muitos trabalhos têm mostrado que o crescimento de plântulas e jovens é maior em clareiras do que no sub-bosque. Em trabalho com três espécies tolerantes à sombra no Panamá, Molofsky & Fisher (1993) verificaram que, após um ano de acompanhamento, plântulas crescendo em clareiras estavam em média 30% maiores do que plântulas crescendo na sombra. O mesmo foi verificado em estudo com o arbusto de sub-bosque, *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae) (Amézquita 1999). Esta pesquisadora verificou que sobrevivência, crescimento e formação de folhas em plântulas da espécie foram indiscutivelmente maiores em clareiras e bordas de clareiras do que em sub-bosque fechado Amézquita (1999). Em sub-bosque, as plântulas crescem mais lentamente aumentando a chance de serem encobertas pelo folhiço que é bem abundante nestas partes da floresta (Amézquita 1999). Porém, o bom desempenho de espécies tolerantes à sombra só acontece quando o distúrbio não é severo (Brokaw 1985). Segundo Melo *et al.* (2004), muitas vezes, espécies tolerantes à sombra dessecam e morrem em clareiras, pois suas temperaturas mais elevadas acarretaram em maiores taxas de respiração e, conseqüentemente, em grandes perdas de carbono.

As formigas e seus papéis ecológicos

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são insetos bastante comuns em quase todos os ecossistemas e áreas urbanas do mundo (Hölldobler & Wilson 1990). Estima-se que existam cerca de 20 mil espécies e 350 gêneros de formigas, sendo que apenas pouco mais da metade dessas espécies encontram-se descritas até o momento (Hölldobler & Wilson 1990). Apesar de não serem dos grupos mais ricos dentre os insetos, elas respondem por mais de 15% da biomassa total de animais de florestas tropicais, savanas e campos (Fittkau & Klinge 1973). Além da dominância numérica, também impressiona a quantidade de papéis ecológicos desempenhados por esses insetos. Juntamente com os cupins, elas são os principais organismos a tornar o nitrogênio disponível para as plantas (Hölldobler & Wilson 1990), influenciando de forma indireta todos os outros componentes do sistema. Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, conhecidos como formigas cortadeiras, são as principais pragas de áreas reflorestadas e agrícolas (Cherrett 1968, Hölldobler & Wilson 1990). A família Formicidae possui variadas interações mutualistas com plantas (Schultz & McGlynn 2000) como atuação na dispersão e limpeza de sementes (Kaspari 1993, Leal & Oliveira 1998) e na proteção de plantas contra herbivoria em troca de sítios de nidificação e/ou recursos alimentícios (Itioka *et al.* 2000, Oliveira *et al.* 1999).

Também se relacionam com outros artrópodos em interações que vão desde o mutualismo com homópteros (Del-Claro & Oliveira 2000), até o parasitismo e predação de outros animais (Hölldobler & Wilson 1990, Schultz & McGlynn 2000).

As formigas desenvolveram-se primeiro sobre o solo, e, mais tarde, alguns grupos evoluíram o hábito de nidificar e se alimentar sobre plantas (Hölldobler & Wilson 1990). Assim, é significativo o número de espécies que ainda nidificam no solo; e, especialmente nas espécies com colônias numerosas, as formigas constroem ninhos sésseis que podem durar de meses a muitos anos (Folgarait 1998, Hölldobler & Wilson 1990). Paton *et al.* (1995 *apud* Folgarait 1998), em livro-texto sobre solos, dividiram ninhos de murundus conspícuos em dois tipos. O tipo I tem forma de cratera, diâmetro e altura menores, é composto basicamente por solo mineral e é mais susceptível à erosão. O murundu de tipo II é maior, tem forma elíptica, persiste por mais tempo, podendo ser coberto por vegetação e/ou cimentado, o que o deixa menos sujeito à erosão (Paton *et al.* 1995 *apud* Folgarait 1998). Ao construírem estes ninhos sésseis, as formigas transformam a condição dos solos diretamente em volta do ninho (Dauber & Wolters 2000, Dauber *et al.* 2001, Dostál *et al.* 2005, Haines 1978).

Devido às modificações operadas pelas formigas sobre o solo de seu ninho e arredores, elas são consideradas típicas engenheiras do ecossistema (Dauber & Wolters 2000, Folgarait 1998). Estas modificações são divididas em quatro categorias: físicas, químicas, de fluxos de nutrientes e energéticos, e da vegetação (Folgarait 1998). As mudanças físicas seriam o aumento da porosidade do solo, que acarreta em maior drenagem e aeração e menor densidade do solo. Há, também, a mudança no perfil do solo, com a retirada de material do horizonte B e seu carregamento para o horizonte A, bem como o carregamento em sentido contrário de matéria orgânica (Bandeira & Harada 1991, Dostál *et al.* 2005, Haines 1978, Nkem *et al.* 2000). A mudança química do solo é caracterizada, comumente, pelo aumento na quantidade de certos nutrientes (P, N e K) e matéria orgânica na área do murundu (Dauber & Wolters 2000, Dauber *et al.* 2001, Dostál *et al.* 2005, Haines 1978, Lugo *et al.* 1973). Essas mudanças, porém, variam de acordo com as características originais do solo e a espécie de formiga envolvida. Mudanças no fluxo de energia e nutrientes intermediadas pelas formigas seriam verificadas principalmente nas áreas de lixeira das colônias, que abrigam uma microfauna bem diversificada, capaz de acelerar o retorno dos nutrientes ao solo (Dauber & Wolters 2000, Dauber *et al.* 2001). Por fim, todas essas mudanças abióticas acarretam em mudança também na vegetação. Em geral, a abundância e riqueza de espécies vegetais do ninho e da área imediatamente ao seu redor diferem das áreas adjacentes (Folgarait 1998).

Contudo, alguns cientistas têm questionado se as formigas são realmente benéficas para o solo nas imediações de seus ninhos; suas idéias até o momento não foram corroboradas. Wagner *et al.* (2004), estudaram colônias de *Pogonomyrmex barbatus* com idades de um a vinte anos para verificar se o efeito de enriquecimento do solo é fruto da ação das formigas ou apenas consequência da escolha de um sítio mais rico em nutrientes para nidificar. Ao final, eles verificaram que o enriquecimento é causado pelas formigas e, à medida que a idade da colônia aumenta, também há um aumento significativo da quantidade de N e P no solo do ninho (Wagner *et al.* 2004). Aalders *et al.* (1989) investigaram o papel de três espécies de formigas na erosão do solo em campos cultivados em Ardeche, França. Verificaram que a maioria do material da colônia que sofre erosão é absorvido pela própria colônia, tornando a contribuição das formigas na erosão destes campos um fator negligenciável, apenas 0.1 kg ha⁻¹ (Aalders *et al.* 1989).

As Formigas Cortadeiras

Enquanto a grande maioria das formigas alimenta-se de proteína animal, a tribo Attini, composta por espécies unicamente neotropicais, especializou-se em uma dieta essencialmente fungívora (Hölldobler & Wilson 1990). O fungo de sua alimentação é cultivado pelas próprias formigas no interior das colônias, tendo como substrato uma variedade de material orgânico (Cherrett 1968, Forti *et al.* 1983). Os gêneros *Atta* (15 espécies) e *Acromyrmex* (24 espécies) são os mais derivados dentro da tribo Attini e utilizam principalmente folhas como substrato para a fungicultura, por isso são conhecidos comumente como formigas cortadeiras (Hölldobler & Wilson 1990). Em ambientes naturais, as formigas cortadeiras podem remover de 2,5 a 17% da produção total de folhas (Araújo 2004, Cherrett 1989, Wirth *et al.* 2003), sendo o herbívoro mais conspicuo de florestas neotropicais (Hölldobler & Wilson 1990). Estes insetos são considerados as principais pragas de áreas reflorestadas e agrícolas, chegando a destruir total ou parcialmente uma cultura (Cherrett 1968, Forti *et al.* 1983).

Com o auxílio das enzimas dos fungos, essas formigas tornam-se capazes de explorar uma ampla faixa de espécies vegetais (Forti *et al.* 1983), chegando, em algumas florestas, a coletar folhas de mais de 50% das espécies encontradas em sua área de forrageamento (Cherrett 1968, Rockwood 1976). Ao utilizar sistemas de trilhas altamente eficientes, estas formigas não se restringem a influenciar apenas a vegetação nas proximidades de seu ninho, e sim, estendem esta influência por até mais de 150 m de distância (Shepherd 1982). Sabe-se, porém, que elas concentram suas atividades sobre determinadas espécies, não necessariamente as mais abundantes na sua área de forrageamento (Rockwood 1976, Vasconcelos 1990). Muitos autores (e.g. Farji-Brener 2001, Falcão 2004) têm

descoberto que as espécies vegetais de estágios iniciais de sucessão seriam as preferidas, principalmente por possuírem menos defesas químicas (Urbas *et al.* 2004). Por isso, as formigas cortadeiras seriam mais abundantes em áreas onde as espécies pioneiras são mais comuns, como bordas de florestas ou florestas em regeneração (Farji-Brener 2001, Urbas *et al.* 2003, Vasconcelos 1988).

Além de seu papel direto e mais conhecido como principal herbívoro de florestas neotropicais, as formigas cortadeiras desempenham outros papéis importantes, sendo consideradas espécies chave nos ecossistemas em que são encontradas (Della Lúcia & Fowler 1993, Perfecto & Vandermeer 1993). Com a construção de seus ninhos e deposição de restos vegetais nas lixeiras das colônias, elas interferem na estrutura e estratificação vegetais na área diretamente acima de seu ninho (Garretson *et al.* 1998) e na ciclagem de nutrientes do ecossistema como um todo (Haines 1975, 1978; Lugo *et al.* 1973; Moutinho *et al.* 2003; Wirth *et al.* 2003), assim como outras espécies de formigas também o fazem (ver tópico anterior). As formigas cortadeiras afetam as propriedades do solo através de duas maneiras principais, tanto pela perturbação física quanto pela importação de grandes quantidades de matéria orgânica para seus ninhos (Alvarado *et al.* 1981, Verchot *et al.* 2003). A bioturbação associada a escavações por formigas cortadeiras pode durar por séculos, facilitando a penetração e proliferação de raízes por muito mais tempo que a vida média de uma colônia de *Atta* (Moutinho *et al.* 2003).

Em áreas mais abertas, como savanas e pastos abandonados, os efeitos positivos dos ninhos são mais visíveis e aparecem enquanto o ninho ainda se encontra em atividade (Farji-Brener & Ghermandi 2000, 2004; Farji-Brener & Illes 2000; Farji-Brener & Silva 1995, 1996; Moutinho *et al.* 2003). Farji-Brener & Silva (1996) mostraram que bosques de árvores em uma savana venezuelana teriam solos mais ricos do que áreas de savana, isso estaria diretamente ligado à atividade das formigas cortadeiras. Em pastos abandonados na Amazônia, espécies pioneiras foram encontradas sobre ninhos vivos de formigas cortadeiras, estas pioneiras atrairiam dispersores de sementes, como morcegos e aves, assim como melhorariam o microclima e as condições do solo, permitindo o restabelecimento da floresta (Moutinho *et al.* 2003). Assim, o efeito negativo nas plantas causado pela elevada herbivoria das formigas cortadeiras, pode ser, em parte, contrabalançado por seu efeito benéfico nas propriedades do solo, que, finalmente, influenciarão as espécies que se estabelecem no local (Moutinho *et al.* 2003).

Em florestas úmidas neotropicais, os efeitos dos ninhos de formigas cortadeiras sobre as plantas são bem menos entendidos do que em áreas abertas (ver revisão em Farji-Brener & Illes 2000). Em ninhos ativos, a diversidade e abundância de plantas foram sempre menores do que na área controle (Corrêa 2006, Garretson *et al.* 1998, Hull-Sanders & Howard 2003). Já em ninhos abandonados, a diversidade e abundância foram maiores quando comparadas com a de áreas controle apenas para as

plantas menores que 10 cm (Garrettson *et al.* 1998). Segundo Garrettson *et al.* (1998) e Farji-Brener & Illes (2000), ninhos inativos em florestas úmidas compartilhariam características semelhantes com clareiras de dossel, cuja importância extrema no recrutamento de novos indivíduos e manutenção da diversidade de espécies em florestas tropicais é amplamente reconhecida (Brokaw 1985, Connell 1978, Molino & Sabatier 2001). Em comparação com clareiras, ninhos abandonados ofereceriam mais espaço livre de plantas de sub-bosque e serrapilheira, além de maiores concentrações de nutrientes, contudo, apresentariam uma menor quantidade de luz atingindo o solo da floresta (Farji-Brener & Illes 2000). Farji-Brener & Illes (2000), ao final de sua revisão, lançaram duas hipóteses sobre o papel de ninhos abandonados de formigas cortadeiras em florestas úmidas: (1) esses ninhos aumentariam a produtividade de plantas e (2) modificariam a composição e distribuição de espécies de plantas. Até o momento não existem dados na literatura que respondam essas questões.

III. Referências Bibliográficas [#]

- AALDERS, I. H., AUGUSTINUS, P. G. E. F. & NOBBE, J. M. 1989. The contribution of ants to soil erosion: a reconnaissance survey. *Catena* 16:449-459.
- ALMEIDA, W. R. de 2004. *Fragmentação florestal: redução no controle da formiga cortadeira Atta laevigata por moscas parasitóides*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 40 pp.
- ALVARADO, A., BERISH, C. W. & PERALTA, F. 1981. Leaf cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anedepts in Costa Rica. *Soil Science Society of America Journal* 45:790-794.
- AMÉZQUITA, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30:126-129.
- ARAÚJO, M. V., Jr. 2004. *Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira Atta laevigata*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 43 pp.
- BANDEIRA, A. & HARADA, A. 1991. Cupins e formigas na Amazônia. Pp. 387-395 in Val, A. L., Figliuolo, R. & Feldberg, E. (eds.). *Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia: fatos e Perspectivas*, vol. 1. Secretaria de Ciências e Tecnologia, e Instituto nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.
- BARBOSA, V. S. 2004. *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. 58 pp.
- BENITEZ-MALVIDO, J. & KOSSMANN-FERRAZ, I. D. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31:598-606.
- BROKAW, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 11:158-160.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- BURSLEM, D. R. F. P. 1996. Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Pp. 211-244 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology*

[#] Normas segundo o periódico “Journal of Tropical Ecology”

- of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- CHAPMAN, C. A. & CHAPMAN, L. J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9:675-678.
- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plants species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37:387-403.
- CHERRETT, J. M. 1989. Leaf cutting ants. Pp. 173-188 in Lieth, H. & Werger, M. (eds.). *Ecosystem of the world 14b, Tropical Rain Forest Ecosystem: Biogeographical and Ecological Studies*. Elsevier, New York.
- CLARK, D. A. 1994. Plant demography. Pp. 90-105 in McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenehede, H. A. & Harsthor, G. S (eds.). *La Selva – Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago. 486 pp.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- CORRÊA, M. M. 2006. *Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica Nordestina*. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- DALLING, J. W. & WIRTH, R. 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology* 14:705-710.
- DAUBER, J. & WOLTERS, V. 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biology and Biochemistry* 32:93-99.
- DAUBER, J., SCHROETER, D. & WOLTERS, V. 2001. Species specific effects of ants on microbial activity and N-availability in the soil of an old field. *European Journal of Soil Biology* 37:259-261.
- DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P. S. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variations in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124:156-165.
- DELLA LUCIA, T. M. C. & FOWLER, H. G. 1993. As formigas cortadeiras. Pp. 1-3 in Della Lucia, T. M. C. (ed.). *As formigas cortadeiras*. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, Brasil. 262 pp.
- DOSTÁL, P., BREZNOVÁ, M., KOZLÍCKOVÁ, V., HERBEN, T. & KOVÁR, P. 2005. Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. *Pedobiologia* 49:127-137.

- DZWONKO, Z. & GAWRONSKI, S. 2002. Influence of litter and weather on seedling recruitment in a mixed oak-pine woodland. *Annals of Botany* 90:245-251.
- 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, Brasil. 32 pp.
- 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 leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 11:453-460.
- FARJI-BRENER, A. G. & GHERMANDI, L. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting. *Journal of Vegetation Science* 15:823-830.
- FARJI-BRENER, A. G. & ILLES, A. E. 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests? A critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3:219-227.
- FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. 1995. Leaf-cutting ants and Forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651-669.
- FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12:163-168.
- FITTKAU, E. J. & KLINGE, H. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:2-14.
- FOLGARAIT, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- FORTI, L. C., SILVEIRA NETO, S. & PEREIRA DA SILVA, V. 1983. Dois métodos de avaliação de densidade populacional para operárias forrageadeiras de *Atta sexdens rubropilosa* FOREL, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 12:195-211.
- FOSTER, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52:260-299.
- FOWLER, H. G., PAGANI, M. L., AULINO DA SILVA, O., FORTI, L. C., PEREIRA DA SILVA, V. & VASCONCELOS, H. L. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management* 13:671-678.

- GARRETTSON, M., STETZEL, J. F., HALPERN, B. S., HEARN, D. J., LUCEY, B. T. & MCKONE, M. J. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:17-26.
- GARWOOD, N. C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Pp. 59-129 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- HAINES, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. Pp. 99-111 in Golley, F. B. & Medina, E. (eds.). *Tropical Ecological Systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New-York. xiii + 398 pp.
- HAINES, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10:270-277.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 733p.
- 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. & HOWARD, J. J. 2003. Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a neotropical forest. *Biotropica* 35:441-445.
- ITIOKA, T., NOMURA, M., INUI, Y., ITINO, T & INOUE, T. 2000. Difference in intensity of ant defense among three species of *Macaranga* myrmecophytes in a Southeast Asian Dipterocarp Forest. *Biotropica* 32:318-326.
- KASPARI, M. 1993. Removal of seeds from neotropical frugivore droppings: ants responses to seed number. *Oecologia* 95:81-88.
- KITAJIMA, K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology* 16:433-444.
- KITAJIMA, K. 2003. Impact of cotyledon and leaf removal on seedling survival in three species with contrasting cotyledon functions. *Biotropica* 35:429-434.
- LEAL, I. R. & OLIVEIRA, P. S. 1998. Interactions between fungus-growing ants (*Attini*), fruits and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 30:170-178.

- LI, M., LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 1996. Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica. Pp. 285-314 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- LIEBERMAN, D. 1996. Demography of tropical tree seedlings: a review. Pp. 131-138 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO Paris & The Parthenon Publishing Group.
- LUGO, A. E., FARNSWORTH, E. G., POOL, D., JEREZ, P. & KAUFMAN, G. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54:1292-1301.
- MACK, A. L. 1998. The potential impact of small-scale physical disturbance on seedlings in a Papuan rainforest. *Biotropica* 30:547-552.
- MELO, F. P. L. DE, AGUIAR-NETO, A. V. DE, SIMABUKURO, E. A. & TABARELLI, M. 2004. Recrutamento e estabelecimento de plântulas. Pp. 237-250 in Gui-Ferreira, A. & Borghetti, F. (eds.). *Germinação: do básico ao aplicado*. Editora Artmed, Porto Alegre, Brasil. 323 pp.
- MOLINO, J. F. & SABATIER, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702-1704.
- MOLOFSKY, J. & FISHER, B. L. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74:261-265.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84:1265-1276.
- NEPSTAD, D. C., UHL, C., PEREIRA, C. A. & SILVA, J. M. C. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *OIKOS* 76:25-39.
- NKEM, J. N., LOBRY DE BRUYN, L. A., GRANT, C. D. & HULUGALLE, N. R. 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia* 44:609-621.
- OLIVEIRA, M. A. 2003. *Efeito da fragmentação de habitats sobre as árvores em trecho de floresta Atlântica nordestina*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 79 pp.
- 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.

- OLIVEIRA, P. S., RICO-GRAY, V., DÍAZ-CASTELAZO, C. & CASTILLO-GUEVARA, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13:623-631.
- PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25:316-332.
- PINARD, M., HOWLETT, B. & DAVIDSON, B. H. 1996. Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarps forests in Sabah, Malaysia. *Biotropica* 28:2-12.
- PRESS, M. C., BROWN, N. D., BARKER, M. G. & ZIPPERLEN, S. W. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. Pp. 41-58 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64:1069-1074.
- RANTA, P., BLOM, T., NIEMELÄ, J., JOENSU, E. & SIITONEN, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and conservation* 7:385-405.
- RAO, M., TERBORGH, J. & NUÑEZ, P. 2001. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15:624-633.
- RAVEN, P. H., EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 1996. *Biologia Vegetal*, 5ª Edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, Brasil. 728 pp.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57:48-61.
- SANTOS, B. A. 2005. *A criação de bordas recria florestas secundárias? Um estudo na floresta Atlântica Nordestina*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 69 pp.
- SANTOS, S. L. & VÁLIO, I. F. M. 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 25:89-92.
- SCARIOT, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32:662-669.

- SCHULTZ, T. & MCGLYNN, T. P. 2000. The interactions of ants with other organisms. Pp. 35-44 in Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. E. & Schultz, T. (eds.). *Ants - Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington. 280 pp.
- SHEPHERD, J. D. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17:245-252.
- SOLLINS, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79:23-30.
- SORK, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68:1341-1350.
- SWAINE, M. D. 1996. Foreword. Pp. xxi-xxviii in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- UHL, C. 1982. Tree dynamics in a species rich terra firme forest in Amazonia, Venezuela. *Acta Cientifica Venezoelana* 33: 72-77.
- 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. 2003. Increase in leaf-cutting ant density through forest fragmentation: a result of altered trophic structure. 2003 *Annual meeting of Germany Tropical Ecology Society*. Rostock, Alemanha.
- URBAS, P., BIEBER, L., LEAL, I. R., NASCIMENTO, M. & WIRTH, R. 2004. What leaf-cutting ants want? Interplay between plant defensive compounds and sugar in the diet of a dominant herbivore. 2004 *Annual Meeting of the Germany Society of Tropical Ecology*, Bayreuth, Alemanha.
- VASCONCELOS, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera-Formicidae) in "terra firme" rain forest of Central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazonica* 18:309-315.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux* 37:131-145.

- VASCONCELOS, H. L. & CHERRET, J. M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 13:357-370.
- VERCHOT, L. V., MOUTINHO, P. R. & DAVIDSON, E. A. 2003. Leaf-cutting ant (*Atta sexdens*) alters nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry* 35:1219-1222.
- WAGNER, D., JONES, J. B. & GORDON, D. M. 2004. Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. *Soil Biology and Biochemistry* 36:797-804.
- WALKER, L. R. 2000. Seedling and sapling dynamics of treefall pits in Puerto Rico. *Biotropica* 32:262-275.
- WHITMORE, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions of further enquiry. Pp. 3-39 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- WIRTH, R., HERZ, H., RYEL, R. J., BEYSCHLAG, W. & HÖLLDOBLER, B. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. In Baldwin, I. T., Caldwell, M. M., Heldmaier, G., Lange, O. L., Mooney, H. A., Schulze, E. -D. & Sommer, U. (eds.). *Ecological Studies* 164. 230 pp.

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

Título: Ninhos inativos da formiga cortadeira *Atta cephalotes* e sua influência no estabelecimento de plantas na floresta Atlântica nordestina

Running Title: Ninhos inativos de *A. cephalotes* e o estabelecimento de plantas

Palavras-chave: *Atta cephalotes*, clareiras de sub-bosque, Floresta Atlântica, formigas cortadeiras, ninhos inativos, sucessão vegetal

Autores: Ana Gabriela Delgado Bieber, Marcondes Oliveira & Inara Leal¹

Instituição: Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE – Brasil

Endereço para correspondência: ¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50.670-901, Recife, PE, Brasil, e-mail: irleal@ufpe.br

Ninhos inativos da formiga cortadeira *Atta cephalotes* e sua influência no estabelecimento de plantas na floresta Atlântica nordestina

Resumo: Clareiras são distúrbios de média intensidade que ajudam a manter a diversidade de plantas em florestas tropicais úmidas. Além de clareiras oriundas da queda de árvores, existem clareiras de sub-bosque, como as causadas por formigas cortadeiras, *Atta* spp. Quando ativa, uma colônia de *Atta* spp. impede o estabelecimento de plantas sobre seu ninho. Nós esperávamos que, quando o ninho se tornasse inativo, este pudesse ser um sítio ideal para o estabelecimento de plantas. Durante um ano, acompanhamos as mudanças de densidade de plantas não-adultas em ninhos inativos recentes (NIRs) e antigos (NIAs) de *Atta cephalotes* e em áreas sem ninhos, numa área de floresta Atlântica do Nordeste brasileiro. Os indivíduos não-adultos foram classificados em: plântulas, jovens ou imaturos. A composição de espécies dos indivíduos imaturos também foi verificada. Plântulas e jovens em NIRs apresentaram densidade 50% menor do que nos outros dois sítios. A densidade de imaturos foi o dobro em áreas controle, quando comparadas aos ninhos inativos. Também, ninhos inativos não foram floristicamente mais semelhantes entre si do que ninhos e áreas controle. Assim, ao contrário do esperado, ninhos inativos de formigas cortadeiras não estão facilitando o recrutamento de plântulas de uma forma geral nem estão favorecendo um grupo específico de plantas.

Ninhos inativos da formiga cortadeira *Atta cephalotes* e sua influência no estabelecimento de plantas na floresta Atlântica nordestina

INTRODUÇÃO

Quando, em uma floresta, uma árvore cai, ela cria uma abertura no dossel que se estende até estratos mais baixos da vegetação; a esta abertura dá-se o nome de clareira (Brokaw 1985, Putz 1983). Essa abertura de dossel permite que a irradiação solar alcance mais facilmente estratos inferiores da floresta, que, de outro modo, receberiam quantidades ínfimas de luminosidade. Ao receberem mais luz, sementes, plântulas e jovens, de um modo geral, aproveitam a chance e se desenvolvem mais rapidamente (Amézquita 1998, Burslem 1996, Brokaw 1985, Uhl 1982). Há, inclusive, um grupo de espécies que depende exclusivamente de áreas com maior incidência de luz, como bordas e clareiras, para se estabelecer (Putz 1983), as chamadas pioneiras ou intolerantes à sombra *sensu* Swaine & Whitmore (1988). Por essa razão, as clareiras fazem parte dos distúrbios intermediários que ajudam as florestas tropicais a manter sua alta diversidade (Connell 1978, Molino & Sabatier 2001)

Embora este seja o tipo de clareira mais conhecido, há outros tipos de clareiras, inclusive clareiras de sub-bosque causadas pela atividade de animais tais como tatus, cupins e formigas (Farji-Brener & Illes 2000). Dentre estes, as formigas cortadeiras do gênero *Atta* (Hymenoptera, Formicidae, Attini) são as que formam as clareiras de sub-bosque mais conspícuas (Farji-Brener & Illes 2000), devido ao acúmulo de material escavado sobre o ninho, ao corte de plantas e também aos grandes tamanhos alcançados pelos ninhos (Farji-Brener & Illes 2000, Wilson 1984). Ninhos de formigas cortadeiras, assim como ninhos de outras formigas (ver revisão em Folgarait 1998), apresentam, em suas câmaras de lixo, uma maior concentração de nutrientes necessários ao desenvolvimento de plantas do que áreas adjacentes (Haines 1975, 1978; Lugo *et al.* 1973; Moutinho *et al.* 2003; Wirth *et al.* 2003).

Em ecossistemas não-florestais como savanas, cerrados e estepes, estudos têm demonstrado maiores abundância e diversidade de espécies associadas às proximidades de ninhos de *Atta* spp. e também de *Acromyrmex* spp., o outro gênero de formigas cortadeiras (Farji-Brener & Silva 1995, 1996; Farji-Brener & Ghermandi 2000; Farji-Brener & Illes 2000, 2004; Moutinho *et al.* 2003). Em florestas úmidas, a colônia, quando ativa, impede o estabelecimento de plantas sobre o ninho, apresentando densidades de plantas geralmente muito mais baixas do que áreas de sub-bosque (Corrêa 2006, Garrettson *et al.* 1998, Hull-Sanders & Howard 2003). Porém uma vez que a colônia morre, muitos autores têm sugerido que ninhos inativos teriam uma importante influência sobre a composição e dinâmica de florestas úmidas tropicais, assim como clareiras causadas por queda de árvores (Farji-

Brener & Illes 2000, Fowler *et al.* 1989, Perfecto & Vandermeer 1993). Segundo Farji-Brener & Illes (2000), ninhos inativos de *Atta* poderiam exercer dois tipos de efeitos sobre as florestas tropicais úmidas: (1) aumentar a produtividade de plantas e (2) modificar a composição e distribuição de espécies de plantas.

Neste estudo, acompanhamos mudanças na densidade de árvores em estágios de vida iniciais (plântulas, jovens e imaturos), em áreas com ninhos inativos de *Atta cephalotes* e áreas adjacentes, esperando que áreas de ninhos apresentassem uma maior densidade e recrutamento do que as áreas controle. Também esperamos que, por serem sítios com o mesmo histórico de ocupação, ninhos inativos apresentem maior similaridade na composição vegetal entre si, do que com as áreas de sub-bosque vizinhas aos mesmos. Para capturarmos diferentes fases da dinâmica de estabelecimento das plantas, dividimos os ninhos inativos em duas categorias de idade.

ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi conduzido em um remanescente de floresta Atlântica pertencente à Usina Serra Grande, situada nos municípios de Ibateguara e São José da Laje, ao norte do estado de Alagoas (8°30'S, 35°50'O; Figura 1). Esta área encontra-se em terreno montanhoso (ca. 500 m de altitude), com a presença de vales rasos e largos, característicos da área de transição entre a superfície da Borborema e a planície costeira (IBGE 1985). Os solos mais comuns nesta região são latossolos e podzolos (IBGE 1985). O clima predominante na região é tropical quente úmido, com temperatura média anual em torno de 23°C (IBGE 1985). A precipitação anual é cerca de 2000 mm, com concentração moderada de chuva entre os meses de abril e agosto (Oliveira *et al.* 2004). A vegetação na área de estudo é classificada como Floresta Ombrófila Aberta Baixo-Montana (250-600 m de altitude), e possui três estratos bem definidos (4-6 m, 15-20 m, 25-30 m; Veloso *et al.* 1991).

Dentre os vários remanescentes florestais da região, nós escolhemos a mata de Coimbra, o maior fragmento da região com cerca de 3500 ha. Esse fragmento, assim como os outros fragmentos menores, encontra-se circundado por plantações de cana-de-açúcar, assim como por povoados esparsos. Estudos recentes (Oliveira 2003, Oliveira *et al.* 2004) encontraram diferenças significativas entre as áreas de interior e de borda da mata de Coimbra, em relação à riqueza e diversidade de espécies vegetais, bem como na composição ecológica e taxonômica. As áreas nucleares são mais estratificadas e compostas principalmente pelas famílias Sapotaceae, Mimosaceae, Moraceae, Chrysobalanaceae, Caesalpinaceae, Lauraceae e Myrtaceae. As áreas de borda são menos ricas em espécies e compostas

principalmente por espécies de Sapindaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Anacardiaceae, Malpighiaceae, Moraceae e Verbenaceae (Oliveira 2003).

Na região só são registradas duas espécies de *Atta*, *A. cephalotes* e *A. sexdens* (Corrêa *et al.* 2005) e os ninhos inativos observados neste estudo são constituídos por um único e grande murundu, muito diferente dos ninhos com múltiplos e pequenos murundus de *A. sexdens*. Assim, consideramos que todos os ninhos inativos utilizados neste estudo sejam de *A. cephalotes*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Densidade de Ninhos Inativos de Atta cephalotes

A densidade dos ninhos inativos da formiga cortadeira *Atta cephalotes* foi estimada através de um método de transecção (Claver 1990). A área de estudo foi amostrada ao longo de linhas de transecção com largura fixa de 10 m, a qual tem sido mostrada apropriada para monitorar as colônias de formigas cortadeiras, as quais são bastante grandes e praticamente sésseis (Claver 1990). A localização dos ninhos ao longo dos transectos foi determinada através do sistema de posicionamento global (GPS). Os pontos do transecto e os ninhos encontrados foram sobrepostos a um mapa das matas da Usina Serra Grande, através do programa Arcview. Com o auxílio do programa foi possível calcular a área total coberta pelos transectos e o número de ninhos inativos encontrados foi dividido por este valor, obtendo-se assim uma densidade de ninhos inativos para a área de estudo.

Ninhos Inativos e Áreas Controle

Dezoito ninhos inativos foram selecionados a partir do levantamento acima descrito para o acompanhamento da dinâmica de plântulas e jovens. Como estes ninhos não apresentavam o mesmo tempo de abandono, foram classificados, grosso modo, em duas categorias: ninhos inativos recentes (NIRs, menos de cinco anos de inatividade, N=8) e ninhos inativos antigos (NIAs, mais de quinze anos de inatividade, N=10). A idade dos ninhos foi baseada, principalmente, em informações dadas por habitantes locais e pesquisadores que trabalham nesta área com formigas cortadeiras desde 2001. Além disso, a aparência do murundu (se ainda bem saliente ou já pouco distinto) ajudou a confirmar as classificações. Todas as plântulas encontradas crescendo sobre os NIRs foram retiradas em novembro de 2004, buscando, com isso, simular um estágio inicial de abandono (ou seja, logo após a colônia morrer ou mudar de local) igual para todos os ninhos dessa categoria. Esse estágio inicial só foi

simulado para plântulas, sendo os dados referentes a plantas em estágios mais avançados correspondente à idade real dos mesmos, isto é, em torno de cinco anos de abandono. Nenhuma alteração foi feita nas áreas dos NIAs. Uma área controle de tamanho similar a cada ninho inativo também foi demarcada na proximidade de cada ninho, totalizando 18 áreas controle. Para estes controles, foram utilizadas áreas aparentemente sem perturbações (*e.g.*, sem clareiras), situadas nas proximidades (entre cinco e dez metros) da área dos ninhos, buscando minimizar qualquer efeito de diferença em taxas de germinação advindos de fatores não avaliados como solo, umidade relativa e plantas doadoras. A área média (\pm desvio padrão) dos ninhos inativos como um todo foi de $24.14 \pm 12.487 \text{ m}^2$.

Dinâmica de Ninhos Inativos e Áreas Controle

Os 18 ninhos inativos e suas respectivas áreas controle foram monitorados para a observação das plantas que se estabeleciam nestes sítios naturalmente. Em dezembro de 2004, os indivíduos foram primeiramente marcados e classificados em três categorias de tamanho representando fases da planta não-adulta (modificado a partir de Chapman & Chapman 1995): (1) plântulas, indivíduos $< 50 \text{ cm}$ de altura; (2) jovens (*saplings*, em inglês), indivíduos $> 50 \text{ cm}$ e $< 1.5 \text{ cm}$ de d.a.p. (diâmetro à altura do peito); e (3) imaturos (*poles*, em inglês), indivíduos com d.a.p. entre 1.5 cm e 10 cm . Em seu trabalho, Chapman & Chapman (1995) consideraram jovens, indivíduos até apenas 1 m de altura, e imaturos, indivíduos entre 1 m de altura e 10 cm de d.a.p. Apenas espécies lenhosas e de hábito arbóreo ou arbustivo foram incluídas nestas categorias, excluindo-se cipós, a maioria das monocotiledôneas (exceto palmeiras) e também algumas dicotiledôneas de hábito visivelmente herbáceo. Neste período, foi feita a primeira estimativa da abundância e riqueza de espécies em cada categoria de tamanho, com base na classificação *in situ* dos indivíduos em morfoespécies. A cada três meses, foi feita uma nova contagem dos indivíduos das categorias (1) plântulas e (2) jovens, por serem as únicas em que seria possível visualizar mudanças em intervalos de tempo tão curtos. Ao todo, foram realizadas quatro leituras, o que equivale a um ano de acompanhamento. Mesmo não estando diretamente interessados na categoria adultos (indivíduos com mais de 10 cm de d.a.p.), pois provavelmente estariam presentes na área antes do estabelecimento da colônia de *A. cephalotes*, também fizemos a estimativa de sua densidade, para fins comparativos.

A classificação dos indivíduos em morfo-espécies foi feita no início com a ajuda de um parataxonomista da região. Apesar disso, consideramos que a estimativa *in situ* da riqueza apresenta uma grande subjetividade, e assim, mesmo tendo realizado leituras em todas quatro contagens de

densidade, preferimos usar apenas a última leitura e todas as contagens anteriores foram consideradas apenas treinamentos. Essa decisão é apoiada, também, em dados da literatura que mostraram que a riqueza de espécies de plântulas e jovens, conjuntamente, não variou ao longo de sete medidas realizadas em 24 meses (Walker 2000).

Composição e similaridade de espécies de imaturos

Para verificar a similaridade entre ninhos inativos e áreas controle, foram utilizados os indivíduos classificados como pertencentes à categoria imaturos (i.e., com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm), pois, finalmente, são estes os indivíduos com mais chances de se estabelecerem realmente no local. Estes indivíduos foram identificados e, quando possível, sua estratégia de regeneração também foi determinada. A composição de espécies vegetais das 36 áreas (18 ninhos inativos e 18 áreas controle) foi comparada através do cálculo do índice de similaridade de Jaccard, que mede o quanto uma comunidade é semelhante à outra baseada apenas na presença e ausência das espécies (v. Krebs 1989). A partir dos valores obtidos foi gerado um dendrograma de similaridade, utilizando-se o método de agrupamento UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*). Os índices de similaridade e o dendrograma foram obtidos com o auxílio do *software* NTSYSpc 2.1 (2000-2001, Applied Biostatistics Inc.).

Análise Estatística

NIRs, NIAs e áreas controle foram comparados entre si quanto à densidade (inds. m⁻²) e riqueza de espécies nas três categorias citadas anteriormente com auxílio do teste ANOVA (Sokal & Rohlf 1995). Como possuímos valores trimestrais para as densidades de indivíduos nas categorias (1) plântulas e (2) jovens, as três áreas foram comparadas entre si através do teste ANOVA com medidas repetidas (Sokal & Rohlf 1995). A normalidade dos resíduos foi testada com o teste de Shapiro-Wilk e a homocedastidade das amostras foi testada com o teste de Levene (Sokal & Rohlf 1995). No caso da densidade de plântulas, os pré-requisitos da ANOVA não foram cumpridos e, assim, os dados originais foram transformados para o seu logaritmo natural (ln) e os testes refeitos (Sokal & Rohlf 1995). Foi realizado o Teste de Tukey para verificar diferenças *a posteriori* entre as médias (Sokal & Rohlf 1995).

A comparação das frequências de espécies tolerantes à sombra entre os três sítios (NIRs, NIAs e áreas controle) foi feita através do teste de Qui-quadrado (Sokal & Rohlf 1995). Espécies não identificadas ou cuja estratégia de regeneração era desconhecida não foram utilizadas neste teste. Os

testes estatísticos foram realizados com auxílio dos programas Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 2001) e BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

Para testar a hipótese que ninhos abandonados apresentam maior similaridade de espécies vegetais entre si do que as áreas controle, os índices de similaridade obtidos foram comparados com um índice obtido a partir de 8000 replicações dos dados iniciais com o método de permutação Monte Carlo. As permutações pelo método Monte Carlo produzem valores de similaridade simulados, obtidos a partir de matrizes de dados geradas por meio da realocação dos valores originais das amostras (Manly 1997). Foram considerados significativos apenas os agrupamentos cujos índices de similaridade dos dados originais (sem simulação) foram significativamente mais altos do que o índice gerado a partir das permutações (nível de significância = 0.05). As permutações foram realizadas com o uso do *software RandMat ver. 1.0 for Windows* (<http://eco.ib.usp.br/labmar>). Dentre os agrupamentos que apresentaram-se significativos, utilizamos apenas agrupamentos com duas áreas (pares), pela maior facilidade de interpretação de resultados. Os pares podem ser formados por: (1) um ninho inativo e seu controle, (2) dois ninhos inativos, (3) dois controles, e (4) um ninho inativo e um controle não-respectivo.

RESULTADOS

Densidade de Ninhos Inativos

Ao total, foram percorridos 17.8 ha, divididos em 18 transectos de tamanhos diferentes. Ao longo destes 18 transectos foram marcados 61 ninhos inativos de *A. cephalotes*. Isso equivale à densidade média de 3.43 colônias inativas ha⁻¹. Como cada colônia inativa apresentou, em média, uma área de 24.14 m², então 82.80 m² ha⁻¹ ou 0.83% da área do fragmento Coimbra são cobertos por ninhos inativos de *A. cephalotes*, que supostamente estariam disponíveis à ocupação por plantas. Preferimos não calcular densidades para áreas de núcleo ou de borda separadamente, pois, no local de estudo, quase toda a área, mesmo longe da borda, encontra-se formada por florestas secundárias. Aparentemente, áreas de borda e de florestas secundárias possuem uma densidade bem maior de ninhos inativos do que áreas realmente climáticas.

Dinâmica de Ninhos Inativos e Áreas Controle

As densidades de plântulas apresentaram-se significativamente diferentes quanto ao tipo de área ($F=29.92$; g.l.=2 e 33; $p<0.0001$; Figura 2A), ao tempo ($F=23.94$; g.l.=3 e 99; $p<0.0001$; Figura 2B) e também à interação dos dois fatores ($F=12.96$; g.l.=6 e 99; $p<0.0001$; Figura 2C). NIRs são locais com densidades de plântulas (2.44 ± 4.39 inds. m^{-2} ; média \pm desvio padrão) significativamente mais baixas do que NIAs (13.20 ± 8.60 inds. m^{-2}) e do que áreas de sub-bosque sem influência do ninho (áreas controle; 9.25 ± 7.22 inds. m^{-2}). Para plântulas, meses mais secos (dezembro e março) apresentaram densidades significativamente menores do que meses chuvosos (junho) ou mesmo meses logo após a estação chuvosa (setembro). Porém, essa variação entre meses não ocorreu em todos os sítios da mesma forma, apenas em NIRs esta variação foi significativa (Teste de Tukey; $p<0.0001$).

Em relação aos jovens, as densidades foram significativamente diferentes tanto em relação à área ($F=10.44$; g.l.=2 e 33; $p<0.0005$; Figura 3A) quanto em relação ao tempo ($F=4.30$; g.l.=3 e 99; $p<0.01$; Figura 3B). A interação entre área e tempo não foi significativa ($F=1.02$; g.l.=6 e 99; $p=0.42$; Figura 3C). NIRs possuíam densidades de jovens (0.72 ± 0.42 inds. m^{-2}) significativamente mais baixas do que NIAs (2.53 ± 1.15 inds. m^{-2} , jovens) e áreas controle (2.75 ± 1.43 inds. m^{-2}). Apenas o mês de setembro apresentou-se significativamente diferente dos outros meses, por ter densidade cerca de 25% maior que os meses anteriores.

Quanto à densidade de imaturos (i.e., indivíduos com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm), as áreas controle apresentaram 0.66 ± 0.36 inds. m^{-2} , um valor significativamente maior ($F=8.36$; g.l.=2 e 33; $p<0.005$) que o dos ninhos inativos, tanto os recentes (0.25 ± 0.16 inds. m^{-2}) quanto os mais antigos (0.30 ± 0.18 inds. m^{-2} ; Figura 4A). Em relação aos indivíduos adultos (i.e., com d.a.p. maior que 10 cm), as densidades médias variaram entre 0.078 ± 0.0614 inds. m^{-2} (em NIRs) e 0.102 ± 0.0617 (em áreas controle), não havendo, assim, diferenças entre os três sítios ($F=0.503$; g.l.=2 e 33; $p=0.609$; Figura 4B).

Os resultados obtidos para riqueza de plantas foram semelhantes aos da densidade para as três categorias estudadas. A riqueza média de plântulas foi significativamente mais baixa ($F=7.82$; g.l.=2 e 33; $p<0.005$; Figura 5A) em NIRs (8.38 ± 3.5 spp. por ninho) do que em NIAs (13.6 ± 2.59) e áreas controle (13 ± 3.12). NIRs (8.75 ± 4.92 spp. por ninho) também apresentaram riqueza de jovens menor ($F=6.34$; g.l.=2 e 33; $p<0.005$; Figura 5B) do que NIAs (18.5 ± 6.74) e áreas controle (17.44 ± 6.74). Quanto aos imaturos, áreas que não sofreram perturbações por construção de ninhos apresentaram riqueza significativamente maior (9.39 ± 4.05 spp. por ninho; $F=9.72$; g.l.=2 e 33; $p<0.0005$; Figura 5C) do que ninhos inativos de qualquer idade (3.63 ± 1.85 , NIRs, e 5.4 ± 2.8 , NIAs).

Composição e similaridade de espécies com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm

Ao todo foram encontradas 86 espécies lenhosas na categoria imaturos (i.e., com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm), além de 12 indivíduos que não puderam ser identificados. Considerando-se todos os NIRs, eles apresentaram uma riqueza de apenas 18 espécies dentre árvores e arbustos. NIAs apresentaram 38 espécies e, finalmente, as áreas controle apresentaram 71 espécies (ver APÊNDICE 1), sem considerar os indivíduos que não foram identificados. Esses números não podem ser comparados entre si, pois o número de indivíduos nas três áreas diferiu bastante, já que as densidades eram diferentes, assim como o número de réplicas por área: oito NIRs, dez NIAs e 18 áreas controle.

Em NIRs, as espécies mais abundantes foram *Miconia prasina* (nove indivíduos), *Eschweilera ovata* (quatro), *Siparuna guianense* (três) e *Cupania oblongifolia* (três). Se, ao invés da abundância absoluta, considerarmos o número de ninhos em que as espécies ocorreram, *M. prasina* (presente em cinco ninhos inativos) e *S. guianense* (em três) são as únicas espécies que ocorrem em mais de dois NIRs.

Em NIAs, *M. prasina* (seis indivíduos), sua congênera *M. hypoleuca* (cinco) e *Mabea occidentalis* (cinco) são as espécies mais abundantes. Porém, essas espécies ocorreram em, no máximo, dois ninhos. As espécies que ocorreram em mais de dois ninhos foram: *Helicostylis tomentosa* e *Gutteria pogonopus* (ambas ocorrendo em três NIAs).

Nas áreas controle, as espécies mais abundantes foram: *Lacistema robustum* (13 indivíduos), *Sorocea hilarii* (13), *Himathantus bracteatus* (13), *Cupania racemosa* (11) e *M. prasina* (11) (APÊNDICE 1). Porém, *L. robustum* (ocorrendo em oito controles), *C. racemosa* (seis), *S. guianense* (seis), *M. prasina* (cinco), *Lecythis lurida* (cinco) e *Brosimum guianensis* (cinco) são as espécies que ocorrem em maior número de áreas controle.

Dentre as espécies consideradas mais freqüentes nas áreas estudadas há representantes dos dois tipos de estratégias de regeneração. Quando comparamos os três sítios quanto à freqüência de espécies tolerantes à sombra, não foi observada diferença significativa entre eles ($\chi^2=0.4164$; g.l.=2; $p<0.8121$). Em geral, as áreas apresentaram 59.84% de espécies intolerantes e 40.16% de espécies tolerantes. Sendo assim, não há nenhuma evidência para se acreditar que ninhos inativos possuam menor freqüência de espécies tolerantes à sombra do que as áreas controle.

Quanto à análise de similaridade entre as 36 áreas, houve dez pares de agrupamento que podem ser considerados significativos. Estes podem ser divididos em quatro tipos, já explicados nos métodos.

Desses dez pares, apenas um foi formado por dois ninhos inativos (ver seta apontada na Figura 6); ambos eram novos e bastante próximos geograficamente. A maioria (seis) dos outros nove pares foram formados por *plots* espacialmente próximos.

DISCUSSÃO

Mesmo após um ano de acompanhamento, os resultados aqui obtidos mostram que ninhos inativos recentes (NIRs) da formiga cortadeira *A. cephalotes* possuem menor densidade e riqueza de plântulas, jovens e imaturos, quando comparados com o sub-bosque. Entretanto, ninhos inativos antigos (NIAs) já teriam atingido densidades e riquezas de plantas equivalentes ao sub-bosque para as duas categorias iniciais: plântulas e jovens. Quanto a imaturos (indivíduos com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm), áreas de sub-bosque apresentam uma maior densidade e riqueza do que os NIAs. Ninhos inativos de formigas cortadeiras não parecem estar favorecendo uma flora diferente da que cresce em áreas de sub-bosque, em termos de composição de espécies e estratégia de regeneração. Essa influência de ninhos inativos de *A. cephalotes* no fragmento Coimbra ocuparia quase um por cento (0.83%) da área total de floresta.

Como esperado, observamos uma maior variação, ao longo do período de observação, da densidade de plântulas em NIRs, do que em NIAs e áreas controle. Verificou-se uma diminuição significativa da densidade com o avanço da estação seca, assim como um posterior aumento após a estação chuvosa, flutuação similar foi encontrada em outros estudos (Dalling *et al.* 1998, Li *et al.* 1996, Santos & Válio 2002, Walker 2000) que acompanharam comunidades de plântulas ao longo do tempo. A maior flutuação em NIRs pode estar ligada a características destes ninhos; quanto mais recentes, mais livres da camada de serrapilheira e da competição com outras plantas. A serrapilheira, embora muitas vezes considerada inibidora da germinação de alguns grupos de espécies (Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Pinard *et al.* 1996, Putz 1983), funciona como uma camada isolante, impedindo grandes flutuações na temperatura, e, com isso, a dessecação de plântulas (Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Pinard *et al.* 1996, Santos & Válio 2002). NIRs encontram-se com menor cobertura de folhiço do que ninhos inativos mais antigos e áreas controle, e, assim, meses sem chuva teriam conseqüências mais severas para plântulas destes locais. Por outro lado, a menor presença de plantas competidoras, permite que o recrutamento observado em junho e setembro, meses com maior disponibilidade de sementes e chuva, seja maior nestes NIRs.

Porém, mesmo após um ano de acompanhamento e logo após o período de chuvas, a densidade média de plântulas em NIRs (5.57 ± 7.83 plântulas m^{-2} , média \pm desvio padrão) não chegou próxima à densidade das outras duas áreas (12.95 ± 7.8 , NIAs, e 12.47 ± 10.67 , áreas controle). Do mesmo modo,

mesmo tendo sido abandonados há cerca de 15 anos, NIAs continuam apresentando metade da densidade de imaturos observada em áreas controle, aproximando-se bem mais da densidade em NIRs (lembrar que, no caso dos imaturos, o estágio inicial de abandono não foi simulado). Esses resultados contrastam bastante com idéias disseminadas na literatura, que comparam ninhos inativos de *Atta* a clareiras formadas por queda de árvores (Farji-Brener & Illes 2000, Fowler *et al.* 1989, Garrettson *et al.* 1998, Perfecto & Vandermeer 1993). Após abertas, as clareiras teriam um preenchimento rápido de sua área principalmente por espécies intolerantes à sombra, apresentando densidades de plântulas bem maiores (Nepstad *et al.* 1996, Walker 2000) do que as aqui encontradas em NIRs. Em cerca de cinco anos, clareiras se encontrariam em “fase de reconstrução”, caracterizada por uma vegetação alcançando em média três metros (Brokaw 1985, Uhl 1982), tamanho bem próximo à altura de muitos dos indivíduos imaturos deste trabalho (altura variou desde 1.5 m até 15 m). Seria de se esperar, então, que ninhos inativos há 15 anos (como é o caso de NIAs) apresentassem uma alta densidade de indivíduos imaturos, caso estas áreas se assemelhassem realmente a clareiras. Encontramos o contrário disto. Como as densidades de indivíduos adultos e estabelecidos antes da existência do ninho de formigas (com mais de 10 cm de d.a.p.) foram bastante similares entre os sítios, acreditamos que estes poderiam estar inibindo o crescimento de indivíduos de classes de tamanho inferiores, através da competição por espaço, recursos do solo e, principalmente, luz. Contudo, em nossa área de estudo, Corrêa (2006) verificou que, de 40 ninhos ativos de *A. cephalotes*, 63% mantêm aberturas no dossel da floresta logo acima do ninho. É provável que essa clareira de dossel venha a se fechar rapidamente após cessada a atividade de corte das colônias. Dessa forma, ninhos inativos de formigas cortadeiras não podem ser comparados a clareiras, pois, ao possuírem densidades de adultos iguais ao sub-bosque, não possibilitariam que uma maior quantidade de luz atingisse os estratos inferiores da floresta, principal característica da clareira.

Além disso, fatores como a existência de um banco de sementes e o desenraizamento de árvores, liberando sementes enterradas a maiores profundidades, também seriam responsáveis pelo melhor desempenho de clareiras quanto ao rápido recrutamento de plântulas. Dalling *et al.* (1998), em estudo sobre o recrutamento em clareiras de 24 espécies pioneiras, verificaram que a contribuição da dispersão imediata para a colonização de clareiras recém-formadas é muito pequena. Isso acontece porque o período de frutificação das espécies estudadas por eles se resume a apenas alguns meses do ano e a maioria das espécies apresenta algum tipo de dormência da semente (Dalling *et al.* 1998). O desenraizamento de árvores também favorece a germinação de espécies pioneiras que estão dormentes no banco de sementes (Putz 1983). A concentração de sementes e outros detritos orgânicos apenas em câmaras de lixo abaixo do solo, comum em colônias da espécie *Atta cephalotes* (Haines 1978), torna

menos provável que sementes colonizem a área do ninho (Farji-Brener & Illes 2000). Ao tornarem-se inativos, os únicos distúrbios de solo comuns em ninhos parecem ser escavações feitas por pequenos e médios vertebrados (ex. tatus, pacas, teiús, etc). Esses animais nidificam bastante nestes ninhos, provavelmente utilizando-se de antigas câmaras abertas pelas formigas e valendo-se do fato de que há menos raízes para atrapalhar a escavação (Darrault 2005, Della Lúcia *et al* 1993; E. Araújo, comunicação pessoal). Mesmo que ajudem a desenterrar algumas sementes, estes animais causam danos físicos às plântulas, que muitas vezes acabam morrendo (Clark 1994, Mack 1998, Scariot 2000; A.G.D. Bieber, observação pessoal).

O único resultado disponível a cerca da densidade de plantas de sub-bosque em ninhos inativos de *Atta*, em florestas tropicais úmidas, apresenta diferenças quanto à idade dos ninhos (inativos desde alguns meses até seis anos), às classes de tamanho utilizadas (indivíduos até 10 cm, e de 10 cm a um metro) e ao método de amostragem (1 m² no centro de cada colônia; Garrettson *et al.* 1998). Garrettson *et al.* (1998) compararam ninhos inativos com áreas adjacentes e encontraram densidades e diversidades semelhantes de indivíduos entre 10 cm e um metro de altura; enquanto para plantas menores (até 10 cm), ninhos inativos apresentaram valores significativamente maiores. Apesar das diferenças, os dados de Garrettson *et al.* (1998), assim como os nossos, apontam para uma recuperação quanto à densidade e diversidade das categorias de menor tamanho, com o passar do tempo.

Apesar das mudanças encontradas quanto à dinâmica de ocupação em áreas com ninhos inativos, a composição florística dessas áreas não mostrou evidências de ser diferente de áreas de sub-bosque. Com exceção de *Miconia prasina*, que foi uma das espécies mais abundantes nos três sítios, normalmente não houve coincidência entre as espécies, na categoria imaturos, mais comuns de ninhos inativos e áreas controle. Isto poderia levar à falsa idéia de que está havendo uma seleção em ninhos inativos que favoreceria determinadas espécies. Porém, todas essas espécies mais frequentes também ocorrem nas outras áreas, ainda que em menor número. Além disso, as espécies que são exclusivas de ninhos inativos, normalmente são espécies registradas apenas uma ou duas vezes em todo o estudo (ver APÊNDICE 1), o que indica que, independentemente do local em que estão recrutando, estas seriam espécies raras. O baixíssimo número de agrupamentos significativos entre ninhos inativos (foi observado apenas um par), juntamente com a semelhança entre os três sítios nas proporções de espécies tolerantes, mostram que o ninho não estaria criando um micro-ambiente característico que selecionaria apenas um determinado grupo de espécies como estávamos esperando. Na verdade, Farji-Brener & Illes (2000) sugeriram a existência de um efeito de ninhos de *Atta* sobre a composição ou distribuição das espécies, porque estes poderiam favorecer espécies com algum tipo de requerimento especial ou espécies cujas sementes foram usadas pelas formigas quando o ninho encontrava-se ativo. Ao invés

disso, o alto número de pares significativos entre áreas próximas geograficamente indica que as espécies vegetais estariam respondendo a outros fatores como disponibilidade de plantas doadoras, tipo de solo, histórico de uso da área, entre outros.

Resumindo, os resultados aqui apresentados indicam que os ninhos de *A. cephalotes*, depois de inativos, continuam a ser áreas diferenciadas em relação ao resto do ambiente florestal. Apesar da pouca competição nos estratos inferiores, o que se observa é uma sucessão mais lenta do que se esperaria para clareiras formadas por quedas de árvores. Isso seria devido principalmente à competição com indivíduos adultos, que persistiram sobre o ninho mesmo quando as formigas cortadeiras estavam ativas. Porém, a longo prazo, o ninho inativo adquire densidades de plântulas e jovens próximas às de áreas de sub-bosque. E com intervalos de tempo ainda maiores, essa área provavelmente se assemelhará ao sub-bosque também quanto à classe dos imaturos. Entretanto, apesar de uma dinâmica mais lenta, não há nenhum indício de que ninhos inativos estariam selecionando espécies arbóreas diferentes das que comumente recrutam em ambiente de sub-bosque.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos 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 e à Usina Serra Grande, Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste e Conservação Internacional do Brasil pelo apoio logístico. Nós também agradecemos à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão de bolsa de estudo à A. G. D. Bieber e M. A. Oliveira, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de produtividade à I. R. Leal. Por fim, obrigada também ao Professor Marcelo Tabarelli, por sugestões dadas durante a realização deste estudo e ao Sr. Eleno Araújo que muito nos ajudou durante todo o trabalho de campo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMÉZQUITA, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30:126-129.

- AYRES, M., AYRES JR., M., AYRES, D. L. & DOS SANTOS, A. S. 2003. *BioEstat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq, Belém. 291 pp.
- BENITEZ-MALVIDO, J. & KOSSMANN-FERRAZ, I. D. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31:598-606.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- BURSLEM, D. R. F. P. 1996. Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Pp. 211-244 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- CLARK, D. A. 1994. Plant demography. Pp. 90-105 in McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespeneide, H. A. & Harsthor, G. S (eds.). *La Selva – Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago. 486 pp.
- CLAVER, S. 1990. Methods for estimating the population density of leaf-cutting ant colonies. Pp. 220-227 in Vandermeer, R. K., Jaffe, K. & Cedeno, A. (eds.). *Applied Myrmecology - A world perspective*. Westview Press, Oxford. 736 pp.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- CORRÊA, M. M. 2006. *Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica Nordestina*. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- CORRÊA, M. M., BIEBER, A. G. D., WIRTH, R. & LEAL, I. R. 2005. Occurrence of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 34:695-698.
- CHAPMAN, C. A. & CHAPMAN, L. J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9:675-678.
- DALLING, J. W., HUBBELL, S. P. & SILVERA, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86:674-689.
- DELLA LUCIA, T. M. C. & ARAÚJO, M. S. 1993. Fundação e estabelecimento de formigueiros. Pp. 60-83 in Della Lucia, T. M. C. (ed.). *As formigas cortadeiras*. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. 262 pp.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *OIKOS* 92:162-177.

- FARJI-BRENER, A. G. & GHERMANDI, L. 2000. Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 11:453-460.
- FARJI-BRENER, A. G. & GHERMANDI, L. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting. *Journal of Vegetation Science* 15:823-830.
- FARJI-BRENER, A. G. & ILLES, A. E. 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests? A critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3:219-227.
- FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651-669.
- FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. 1996. Leaf-cutter ants’ (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12:163-168.
- FOLGARAIT, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- FOWLER, H. G., PAGANI, M. L., AULINO DA SILVA, O., FORTI, L. C., PEREIRA DA SILVA, V. & VASCONCELOS, H. L. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management* 13:671-678.
- GARRETTSON, M., STETZEL, J. F., HALPERN, B. S., HEARN, D. J., LUCEY, B. T. & MCKONE, M. J. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:17-26.
- HAINES, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. Pp. 99-111 in Golley, F. B. & Medina, E. (eds.). *Tropical Ecological Systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New-York. xiii + 398 pp.
- HAINES, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10:270-277.
- HAINES, B. L. 1983. Leaf-cutting ants bleed mineral elements out of rainforest in southern Venezuela. *Tropical Ecology* 24:85-93.
- 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*. Rio de Janeiro, Brasil.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row Publishers, New York. 653 pp.

- LI, M., LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 1996. Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica. Pp. 285-314 in Swaine, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth. 299 pp.
- LUGO, A. E., FARNSWORTH, E. G., POOL, D., JEREZ, P. & KAUFMAN, G. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54:1292-1301.
- MACK, A. L. 1998. The potential impact of small-scale physical disturbance on seedlings in a Papuan rainforest. *Biotropica* 30:547-552.
- MANLY, B. F. J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall, London. 399 pp.
- MOLINO, J. F. & SABATIER, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702-1704.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84:1265-1276.
- NEPSTAD, D. C., UHL, C., PEREIRA, C. A. & SILVA, J. M. C. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *OIKOS* 76:25-39.
- OLIVEIRA, M. A. 2003. *Efeito da fragmentação de habitats sobre as árvores em trecho de floresta Atlântica nordestina*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 79 pp.
- 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.
- PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25:316-332.
- PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64:1069-1074.
- SANTOS, B. A. 2005 A criação de bordas recria florestas secundárias? Um estudo na floresta Atlântica Nordeste. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 69 pp.
- SANTOS, S. L. & VÁLIO, I. F. M. 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 25:89-92.

- SCARIOT, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32:662-669.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995. *Biometry* (3^a Edição). W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- STATSOFT, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com
- SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- UHL, C. 1982. Tree dynamics in a species rich terra firme forest in Amazonia, Venezuela. *Acta Cientifica Venezuelana* 33:72-77.
- VASCONCELOS, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera-Formicidae) in “terra firme” rain forest of Central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazonica* 18:309-315.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro. 123 pp.
- WALKER, L. R. 2000. Seedling and sapling dynamics of treefall pits in Puerto Rico. *Biotropica* 32:262-275.
- WILSON, E. O. 1984. Clockwork lives of the amazonian leafcutter army. *Smithsonian* 15:92-101.
- WIRTH, R., HERZ, H., RYEL, R. J., BEYSCHLAG, W. & HÖLLDOBLER, B. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. In Baldwin, I. T., Caldwell, M. M., Heldmaier, G., Lange, O. L., Mooney, H. A., Schulze, E. -D. & Sommer, U. (eds.). *Ecological Studies* 164. 230 pp.

APÊNDICE 1: Lista de espécies lenhosas com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm ocorrendo em ninhos inativos recentes (NIRs), ninhos inativos antigos (NIAs) e áreas controles, encontrados no fragmento Coimbra, município de Ibateguara, AL. As espécies estão listadas em ordem alfabética. Números indicam a abundância de indivíduos da espécie e, entre parênteses, o número de áreas em que a espécie ocorreu. Quando possível, a estratégia de regeneração (tolerante ou intolerante à sombra) é informada; a classificação foi baseada em Oliveira (2003), Santos (2005), Corrêa (2006), além de M. A. Oliveira e A. Grillo (comunicação pessoal).

| Espécie | Família | Regeneração | NIRs | NIAs | Controles |
|-----------------------------------|------------------|--------------------|-------------|-------------|------------------|
| <i>Allophyllus edulis</i> | Sapindaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Anaxagorea dolichocarpa</i> | Annonaceae | Tolerante | ---- | ---- | 2 (2) |
| <i>Andira cf. fraxinifolia</i> | Papilionaceae | Intolerante | 1 (1) | ---- | 1 (1) |
| <i>Andira sp.</i> | Papilionaceae | Intolerante | ---- | ---- | 5 (4) |
| <i>Aspidosperma spruceanum</i> | Apocynaceae | Intolerante | ---- | ---- | 2 (2) |
| <i>Bauhinia forficata</i> | Caesalpinaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Brosimum guianense</i> | Moraceae | Intolerante | ---- | 2 (2) | 5 (3) |
| <i>Brosimum rubescens</i> | Moraceae | Tolerante | ---- | ---- | 5 (5) |
| <i>Byrsonima stipulacea</i> | Malpighiaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Casearia cf. javitensis</i> | Flacourtiaceae | Intolerante | ---- | ---- | 2 (2) |
| <i>Chamaecrista ensiformes</i> | Caesalpinaceae | Intolerante | ---- | ---- | 3 (2) |
| <i>Chamaecrista sp.</i> | Caesalpinaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Chysophyllum aff. viride</i> | Sapotaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Clusia nemorosa</i> | Clusiaceae | Intolerante | ---- | ---- | 2 (2) |
| <i>Conchocarpus heterophyllus</i> | Rutaceae | Intolerante | ---- | ---- | 2 (2) |
| <i>Couepia impressa</i> | Chrysobalanaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Cupania oblongifolia</i> | Sapindaceae | Intolerante | 3 (2) | 2 (1) | 8 (4) |
| <i>Cupania racemosa</i> | Sapindaceae | Intolerante | 2 (2) | 3 (1) | 11 (6) |
| <i>Cymbopetalum brasiliensis</i> | Annonaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Dialium guianense</i> | Caesalpinaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Diploon cf. cuspidatum</i> | Sapotaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Erythroxylum mucronatum</i> | Erythroxylaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | 3 (3) |
| <i>Erythroxylum squamatum</i> | Erythroxylaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |

| Espécie | Família | Regeneração | NIRs | NIAs | Controles |
|--|------------------|--------------------|-------------|-------------|------------------|
| <i>Eschweilera ovata</i> | Lecythidaceae | Tolerante | 4 (2) | 2 (2) | 6 (4) |
| <i>Eschweilera</i> sp. | Lecythidaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Eugenia</i> sp. | Myrtaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Euterpe edulis</i> | Arecaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Faramea</i> sp. | Rubiaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Geonoma pauciflora</i> | Arecaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Gomidesia</i> cf. <i>lindeniana</i> | Myrtaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Guapira opposita</i> | Nyctaginaceae | Tolerante | 1 (1) | ---- | 4 (3) |
| <i>Guatteria pogonopus</i> | Annonaceae | Tolerante | ---- | 3 (3) | 2 (2) |
| <i>Guatteria</i> sp. | Annonaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Helicostylis tomentosa</i> | Moraceae | Tolerante | ---- | 3 (3) | ---- |
| <i>Himatanthus bracteatus</i> | Apocynaceae | Intolerante | 2 (2) | ---- | 13 (3) |
| <i>Hyeronima alchornioides</i> | Euphorbiaceae | Intolerante | 1 (1) | ---- | 1 (1) |
| <i>Hymenaea courbaril</i> | Caesalpinaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Inga dysantha</i> | Mimosaceae | | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Inga</i> sp. | Mimosaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Lacistema</i> cf. <i>robustum</i> | Lacistemataceae | Intolerante | ---- | 2 (2) | 13 (8) |
| <i>Lecythis lurida</i> | Lecythidaceae | Intolerante | ---- | ---- | 6 (5) |
| <i>Licania belemii</i> | Chrysobalanaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Mabea occidentalis</i> | Euphorbiaceae | Intolerante | ---- | 5 (1) | 8 (4) |
| <i>Manilkara salzmanii</i> | Sapotaceae | Intolerante | 1 (1) | ---- | 2 (1) |
| <i>Miconia hypoleuca</i> | Melastomataceae | Tolerante | ---- | 5 (2) | 2 (2) |
| <i>Miconia prasina</i> | Melastomataceae | Intolerante | 9 (5) | 6 (2) | 11 (5) |
| <i>Miconia</i> sp. | Melastomataceae | Intolerante | ---- | ---- | 2 (2) |
| <i>Micropholis</i> sp. | Sapotaceae | Intolerante | ---- | ---- | 2 (1) |
| <i>Myrcia fallax</i> | Myrtaceae | Tolerante | ---- | ---- | 3 (3) |
| <i>Myrcia</i> sp. | Myrtaceae | Intolerante | ---- | ---- | 6 (4) |
| <i>Myrsine guianensis</i> | Myrsinaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Ocotea opifera</i> | Lauraceae | Intolerante | 1 (1) | 1 (1) | 3 (2) |
| <i>Ocotea</i> sp. | Lauraceae | Intolerante | 2 (2) | ---- | 8 (6) |

| Espécie | Família | Regeneração | NIRs | NIAs | Controles |
|------------------------------------|----------------|--------------------|-------------|-------------|------------------|
| <i>Ormosia bahiensis</i> | Papilionaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Payparola blanchetiana</i> | Violaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | 2 (2) |
| <i>Piper arboreum</i> | Piperaceae | Intolerante | ---- | 2 (1) | 2 (2) |
| <i>Pouteria grandiflora</i> | Sapotaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Pouteria scytalophora</i> | Sapotaceae | Tolerante | 2 (1) | 1 (1) | 3 (3) |
| <i>Pouteria</i> sp. | Sapotaceae | Tolerante | ---- | 3 (3) | 5 (2) |
| <i>Pradosia lactescens</i> | Sapotaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Protium giganteum</i> | Burseraceae | Tolerante | ---- | ---- | 4 (4) |
| <i>Protium</i> sp. | Burseraceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Psychotria carthaginensis</i> | Rubiaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Psychotria</i> sp. | Rubiaceae | Tolerante | 2 (1) | ---- | ---- |
| <i>Pterocarpus rohrii</i> | Papilionaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Quina</i> sp. | Quinaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Rheedia</i> sp. | Clusiaceae | Tolerante | ---- | 2 (1) | 1 (1) |
| <i>Roupala</i> sp. | Proteaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Senefeldera multiflora</i> | Euphorbiaceae | Intolerante | ---- | 2 (1) | 7 (3) |
| <i>Simarouba amara</i> | Simaroubaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | 4 (3) |
| <i>Siparuna guianensis</i> | Monimiaceae | Tolerante | 3 (3) | 2 (2) | 9 (6) |
| <i>Sloanea guianensis</i> | Elaeocarpaceae | Tolerante | ---- | ---- | 2 (1) |
| <i>Sloanea</i> sp. | Elaeocarpaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Sorocea hilarii</i> | Moraceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | 13 (3) |
| <i>Stryphnodendron pulcherimum</i> | Mimosaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Symphonia globulifera</i> | Clusiaceae | Intolerante | 1 (1) | 2 (2) | 2 (2) |
| <i>Tabernaemontana</i> sp. | Apocynaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Tapirira guianensis</i> | Anacardiaceae | Intolerante | 1 (1) | 1 (1) | 5 (4) |
| <i>Thyrsodium spruceanum</i> | Anacardiaceae | Intolerante | ---- | ---- | 6 (4) |
| <i>Tovomita brevistaminea</i> | Clusiaceae | Tolerante | ---- | 2 (1) | 8 (4) |
| <i>Tovomita mangle</i> | Clusiaceae | Tolerante | ---- | 1 (1) | ---- |
| <i>Trichilia lepidota</i> | Meliaceae | Intolerante | 1 (1) | 1 (1) | 1 (1) |
| <i>Trichilia quadrijuga</i> | Meliaceae | Intolerante | 1 (1) | ---- | ---- |

| Espécie | Família | Regeneração | NIRs | NIAs | Controles |
|------------------------------|----------------|--------------------|-------------|-------------|------------------|
| <i>Virola gardneri</i> | Myristicaceae | Tolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Vismia guianensis</i> | Clusiaceae | Intolerante | ---- | ---- | 1 (1) |
| <i>Vochysia oblongifolia</i> | Vochysiaceae | Intolerante | ---- | 1 (1) | 4 (4) |
| Indeterminados | ---- | ---- | ---- | 4 (2) | 8 (4) |
| Total de espécies | | | 18 | 38 | 71 |

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1: Mapa mostrando extensão original e atual da floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco, e ressaltando a localização da Usina Serra Grande, município de Ibateguara, Alagoas, onde está situada a área de estudo, o fragmento Coimbra. Fonte Pimentel (2004).

Figura 2: Densidade média de plântulas (indivíduos com até 50 cm de altura), mostrando variação entre: (A) áreas: NIRs (ninhos inativos recentes, N=8), NIAs (ninhos inativos antigos, N=10) e controles (N=18); (B) meses; e (C) interação áreas e meses. Para as figuras (A) e (B), letras diferentes indicam diferença entre as médias. Barras indicam intervalos de confiança de 0.95.

Figura 3: Densidade média de jovens (indivíduos entre 50 cm de altura e 1.5 cm de d.a.p.), mostrando variação entre: (A) áreas: NIRs (ninhos inativos recentes, N=8), NIAs (ninhos inativos antigos, N=10) e controles (N=18); (B) meses; e (C) interação entre área e meses. Para as figuras (A) e (B), letras diferentes indicam diferença entre as médias. Barras indicam intervalos de confiança de 0.95.

Figura 4: Densidade média de (A) imaturos (indivíduos com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm) e (B) adultos (indivíduos com d.a.p. maior que 10 cm), mostrando variação entre as três áreas: NIRs (ninhos inativos recentes, N=8), NIAs (ninhos inativos antigos, N=10) e controles (N=18). Letras diferentes indicam diferença entre as médias. Barras indicam intervalos de confiança de 0.95.

Figura 5: Riqueza média de (A) plântulas (indivíduos de altura até 50 cm), (B) jovens (indivíduos entre 50 cm de altura e 1.5 cm de d.a.p.) e (C) imaturos (indivíduos com d.a.p. maior que 1.5 cm) mostrando variação entre as três áreas: NIRs (ninhos inativos recentes, N=8), NIAs (ninhos inativos antigos, N=10) e controles (N=18). Letras diferentes indicam diferença entre as médias. Barras indicam intervalos de confiança de 0.95.

Figura 6: Dendrograma de similaridade da composição de imaturos (indivíduos com d.a.p. entre 1.5 e 10 cm) entre ninhos inativos de formigas cortadeiras e áreas controle, estudadas no fragmento Coimbra, município de Ibateguara, AL. Códigos devem ser assim interpretados: o número após a letra G refere-se ao transecto; enquanto que o número após a letra C refere-se à ordem em que colônias foram encontradas neste transecto. Assim, as colônias G1C3 e G1C4 são bem próximas, porém distantes de G7C2 ou G7C3. Códigos seguidos pela sigla Trat (para tratamento, ou seja, área) equivalem a ninhos

inativos e os seguidos por Cont (para controle) equivalem a uma área de sub-bosque adjacente ao ninho. A linha tracejada representa o limite de significância (0.23); acima deste valor, os agrupamentos são considerados significativos ($\alpha = 0.05$). A seta destaca o único par, dentre os pares significativos, formado por dois ninhos inativos.

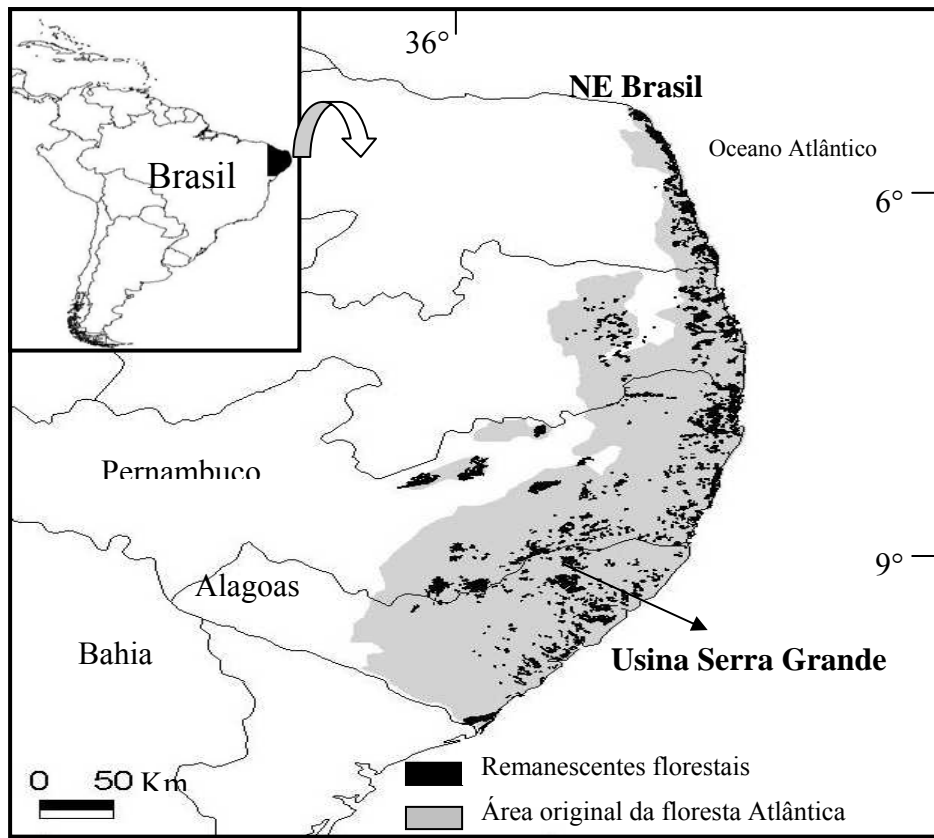


Figura 1

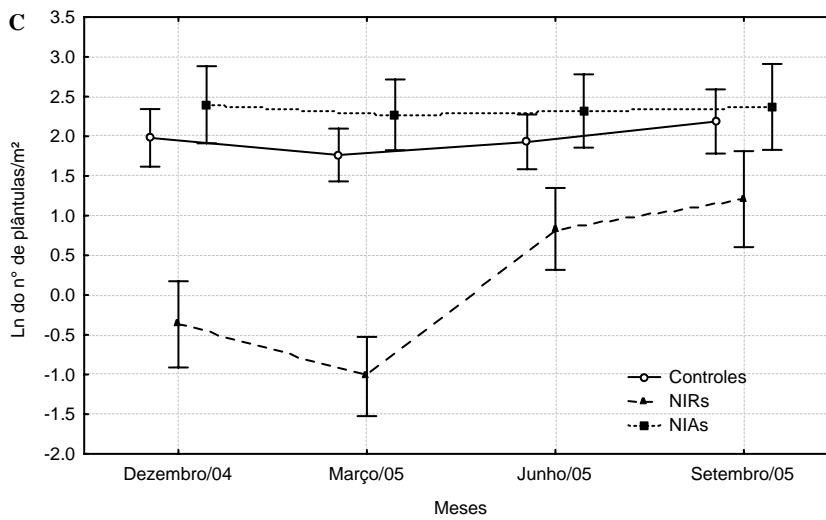
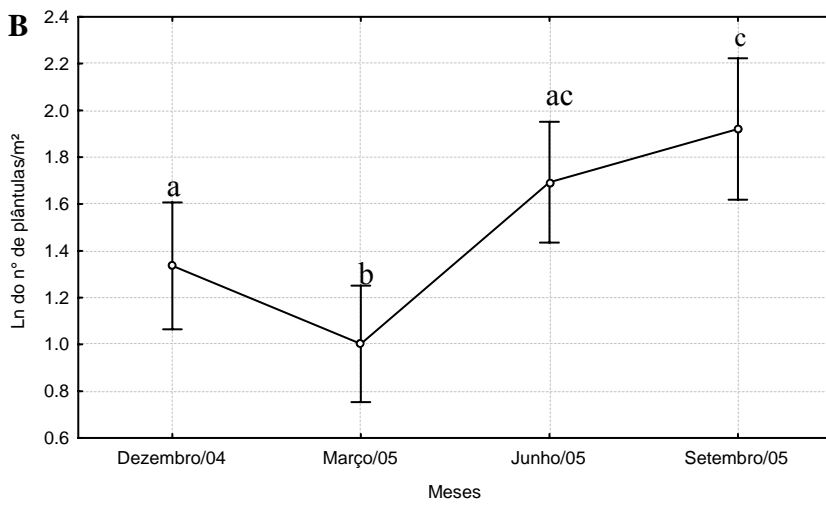
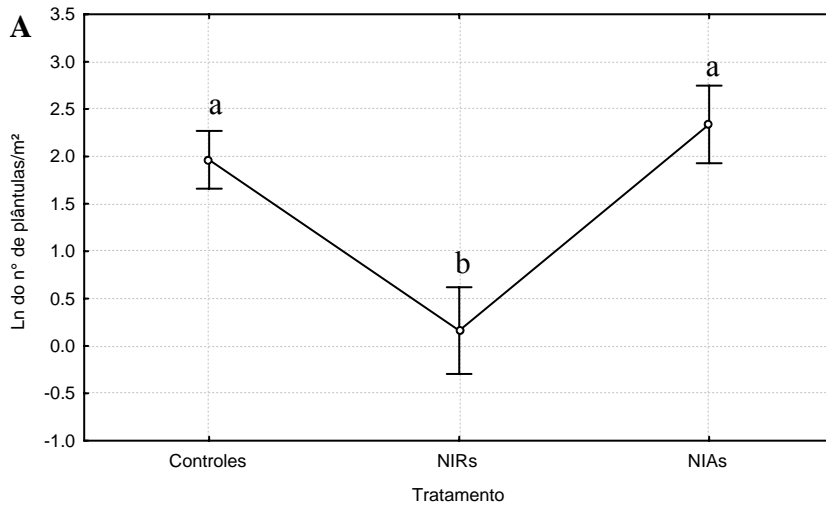


Figura 2

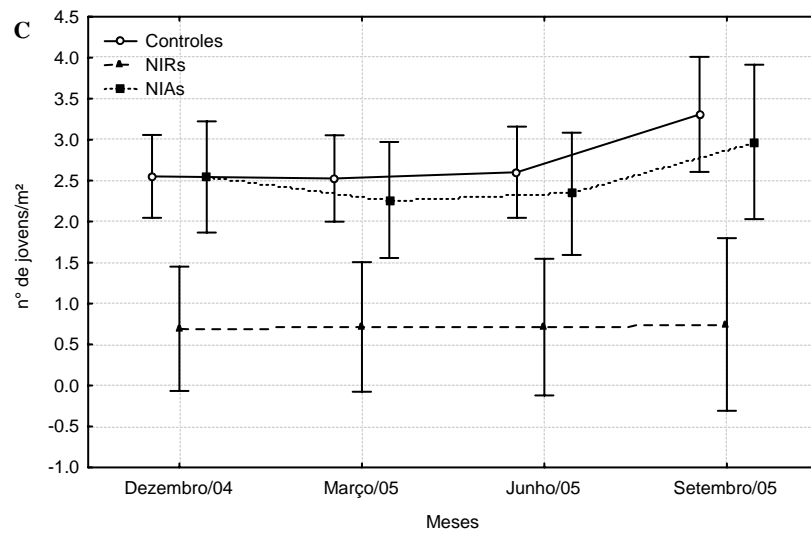
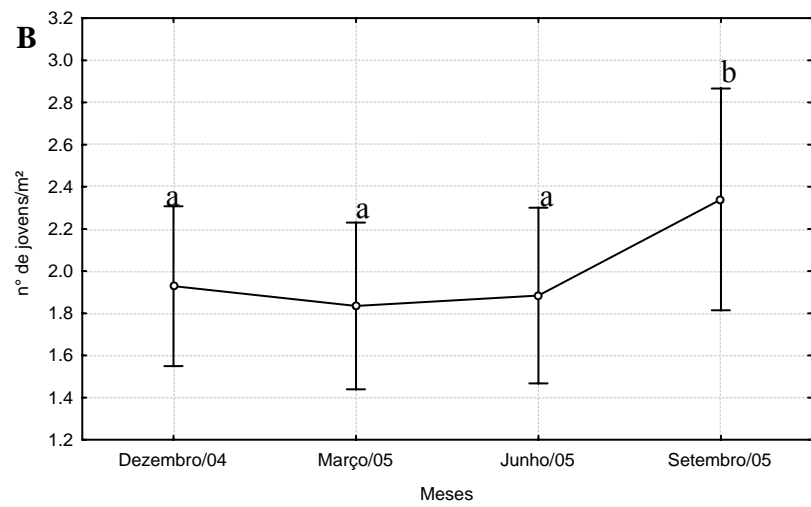
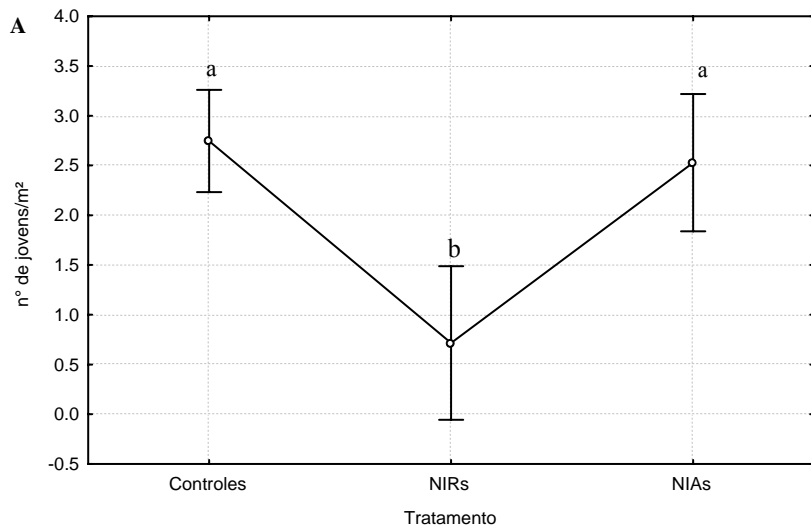


Figura 3

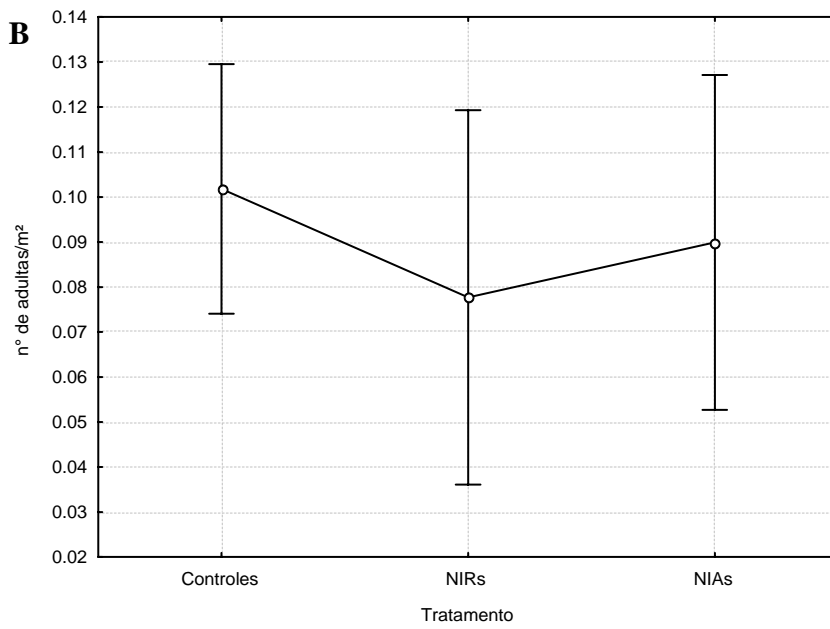
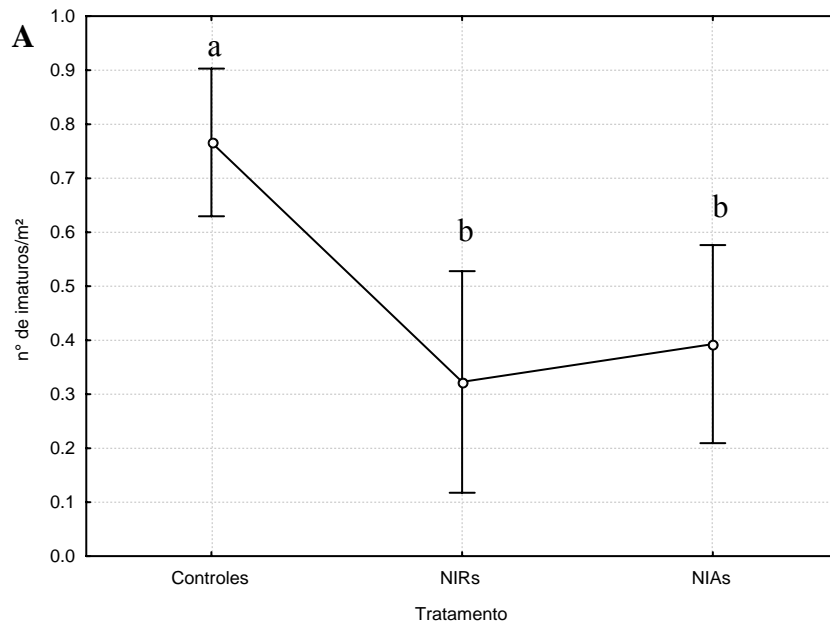


Figura 4

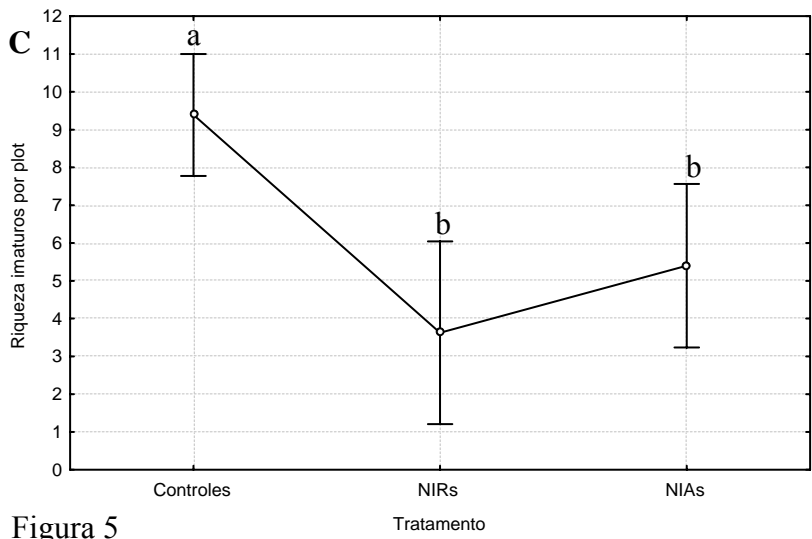
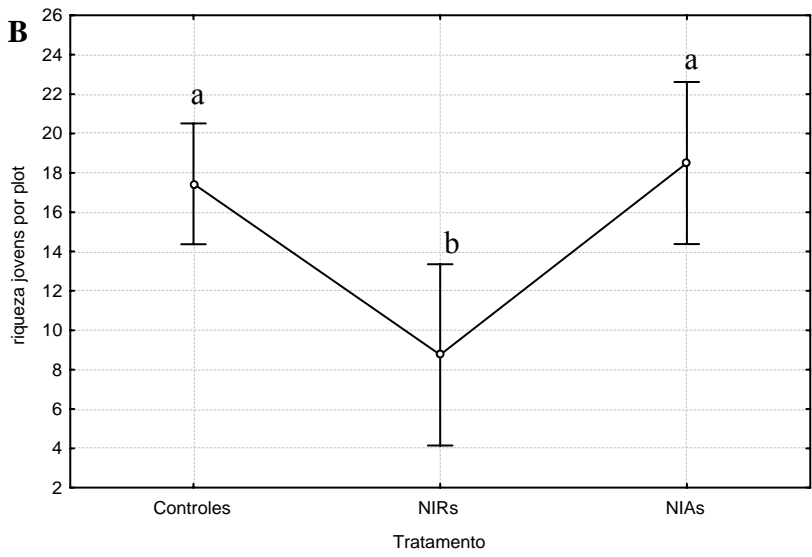
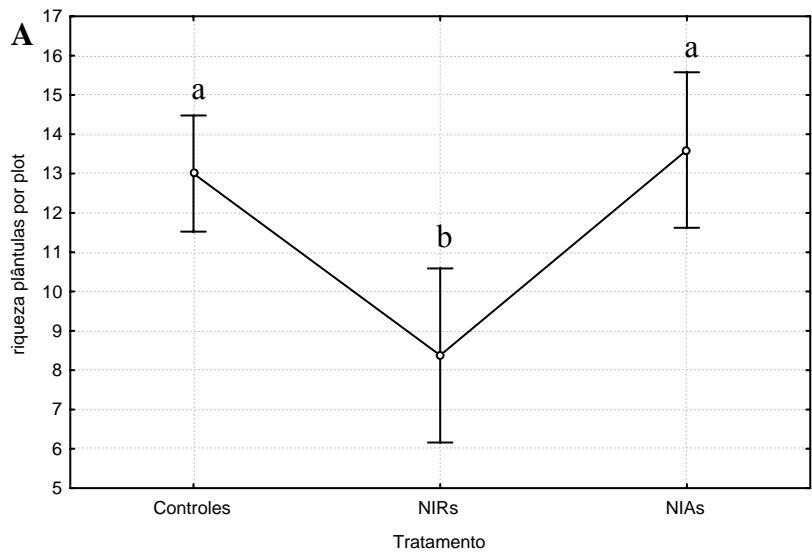


Figura 5

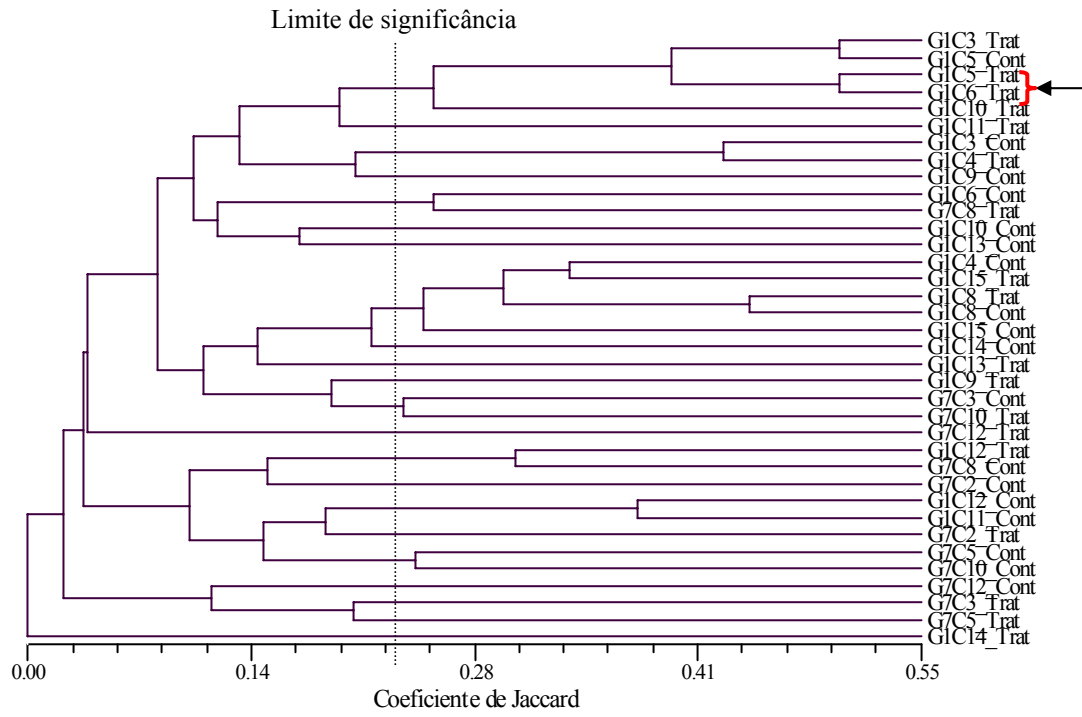


Figura 6

V. MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO BIOTROPICA

LRH: Bieber, Silva & Leal

RRH: Estabelecimento de plântulas em ninhos inativos de *A. cephalotes*

Ninhos Inativos da Formiga Cortadeira *Atta cephalotes* Oferecem Condições Favoráveis para o Estabelecimento de Plântulas?^{#1}

Ana Gabriela D. Bieber, Paulo Sávio D. da Silva & Inara R. Leal

Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE – Brasil

Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50.670-901, Recife, PE, Brasil,

e-mail: irleal@ufpe.br

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

Resumo

As formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) causam imensos estragos à agricultura e à vegetação nativa ao cortarem folhas que servirão de substrato para cultivar o fungo do qual se alimentam. Estas espécies têm, também, um papel relevante na bioturbação do solo devido à grande área ocupada por seus ninhos. Solos de formigas em geral favorecem o crescimento da vegetação devido à maior quantidade de matéria orgânica e maior penetrabilidade do solo. Porém, no caso das formigas cortadeiras, as plantas só conseguem estabelecer-se sobre os ninhos quando estes se tornam inativos. Em um fragmento de floresta Atlântica do Nordeste brasileiro, nós comparamos a disponibilidade de nutrientes do solo, resistência à penetração e irradiação solar em áreas de ninhos inativos (recentes e antigos) de *Atta cephalotes*, bem como em áreas controle. Nós também verificamos se o estabelecimento de plântulas de seis espécies (*Bowdichia virgilioides*, *Brosimum guianense*, *Chrysophyllum viride*, *Eschweilera ovata*, *Simarouba amara* e *Virola gardneri*) é favorecido nas áreas dos ninhos inativos. Quanto aos fatores ambientais, apenas a resistência à penetração apresentou diferenças entre sítios, sendo maior em solos de formigueiro. Também não houve diferença nos desempenhos das plântulas, com exceção de *Virola gardneri* que apresentou crescimento cerca de 30% menor em áreas de ninhos recentes do que em áreas controle. Como esta espécie foi acompanhada por mais tempo, esperamos que diferenças nos desempenhos das outras espécies ainda venham a surgir. Ninhos inativos recentes seriam um local menos favorável para o estabelecimento da vegetação, pois, além da maior resistência à penetração, apresentam uma camada de serrapilheira menor.

Palavras-chave: *Atta cephalotes*, *Brosimum guianense*, *Chrysophyllum viride*, *Eschweilera ovata*, floresta Atlântica, germinação, ninhos de formiga, plântulas, *Simarouba amara*, *Virola gardneri*

Ninhos Inativos da Formiga Cortadeira *Atta cephalotes* Oferecem Condições Favoráveis para o Estabelecimento de Plântulas?

Introdução

As formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*; Hymenoptera, Formicidae) são consideradas como as principais pragas de sistemas agroflorestais nos Neotrópicos (Cherrett 1968, Forti *et al.* 1983). Seus danos à vegetação nativa são igualmente vastos, removendo de 2.5 a 17 % da produção total de folhas de uma floresta (Cherrett 1989, Wirth *et al.* 2003a, Araújo 2004). Ao utilizarem sistemas de trilhas altamente eficientes, estas espécies podem alcançar áreas bem distantes de seus ninhos (Shepherd 1982). Essas trilhas possibilitam-nas a exploração de uma ampla faixa de espécies vegetais (Cherrett 1968, Rockwood 1976, Forti *et al.* 1983), principalmente espécies com menor quantidade de compostos secundários (Farji-Brener 2001, Falcão 2004, Urbas 2005). Como, em diversas ocasiões, o ataque das formigas cortadeiras acarreta na completa defoliação do indivíduo, plântulas e jovens são especialmente sensíveis (Nepstad *et al.* 1996, Vasconcelos & Cherret 1997, Rao *et al.* 2001).

Ao lado desses aspectos negativos à vegetação, as formigas cortadeiras teriam um papel importante na bioturbação do solo ao modificarem características físicas, químicas e fluxos energéticos e de nutrientes na área diretamente sob influência do ninho (Lugo *et al.* 1973; Haines 1975, 1978, 1983; Moutinho *et al.* 2003; Verchot *et al.* 2003), o que influenciaria a vegetação do entorno. Em ninhos de *Atta sexdens*, Moutinho *et al.* (2003) verificaram que os solos são mais ricos em nutrientes e menos resistentes à penetração, o que acarretaria em um aumento na proliferação de raízes. Os autores também verificaram, em casa de vegetação, um maior crescimento de plântulas em solos com alta percentagem de material proveniente das lixeiras dos ninhos. Em campo, porém, não foi observado um maior crescimento em diâmetro de árvores mais próximas ao ninho (Moutinho *et al.* 2003). Outros trabalhos verificaram mudanças na estrutura e composição vegetal causadas pela atividade de formigas *Atta* e *Acromyrmex* (Farji-Brener & Silva 1995, 1996; Farji-Brener & Ghermandi 2000; Farji-Brener & Illes 2000; Farji-Brener & Ghermandi 2004).

Além da melhoria nas condições do solo, característica comum à maioria das formigas que nidificam no solo (ver revisão em Folgarait 1998), as formigas cortadeiras apresentam a capacidade de construir clareiras de sub-bosque sobre seu ninho (Farji-Brener & Illes 2000). Elas não seriam as únicas a cortarem a vegetação sobre o ninho para manutenção do mesmo, pois outras formigas, como *Pogonomyrmex barbatus*, também o fazem (Wagner *et al.* 2004). Porém, no caso de formigas cortadeiras, o espaço do ninho livre de plantas e detritos pode chegar até áreas tão grandes como 50 a

160 m² (Farji-Brener & Silva 1995, Moutinho *et al.* 2003, Silveira 2004), fazendo com que modificações induzidas no microclima da floresta sejam bem mais intensas.

Apesar de existirem alguns estudos sobre a influência de formigas cortadeiras na vegetação, a maioria deles baseia-se em ecossistemas não-florestais (Farji-Brener & Silva 1995, 1996; Farji-Brener & Ghermandi 2000, 2004). Para florestas tropicais úmidas, há poucos estudos com ninhos ativos de formigas cortadeiras (Garrettson *et al.* 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Corrêa 2006) e apenas suposições de que ninhos inativos de *Atta* spp. teriam um efeito positivo sobre a vegetação (Farji-Brener & Illes 2000). Este é o primeiro estudo a verificar, neste tipo de floresta, como se dá o recrutamento de plântulas em ninhos inativos de uma espécie de *Atta* sob condições inteiramente de campo. As seguintes hipóteses foram testadas: (1) germinação, (2) sobrevivência e (3) crescimento de plântulas de seis espécies arbóreas com diferentes requerimentos seriam maiores em ninhos inativos de *Atta cephalotes* do que em áreas adjacentes. Ao lado disso, verificamos se ninhos inativos apresentam diferenças quanto à disponibilidade de nutrientes e penetração do solo, assim como quanto à irradiação solar que atinge estes locais em comparação a áreas adjacentes.

Materiais e Métodos

Área de Estudo. –Este estudo foi conduzido em um remanescente de floresta Atlântica, pertencente à Usina Serra Grande, situado nos municípios de Ibataguara e São José da Laje, ao norte do estado de Alagoas (8°30'S, 35°50'O). Este remanescente, conhecido localmente por Coimbra, possui cerca de 3500 ha e encontra-se circundado por plantações de cana-de-açúcar, assim como por povoados esparsos. Toda a região encontra-se em terreno montanhoso (ca. 500 m de altitude), com a presença de vales rasos e largos, característicos da área de transição entre a superfície da Borborema e a planície costeira (IBGE 1985). O clima predominante na região é tropical quente úmido, com temperatura média anual em torno de 23°C (IBGE 1985). A precipitação anual é cerca de 2000 mm, com concentração moderada de chuva entre os meses de abril e agosto (Oliveira *et al.* 2004). Para uma melhor descrição da área, ver o primeiro manuscrito dessa dissertação.

Ninhos Inativos e Áreas Controle. –Nos experimentos realizados neste estudo, foram utilizados os mesmos 18 ninhos inativos de *Atta cephalotes* descritos no manuscrito anterior. Assim como no manuscrito anterior, os ninhos foram classificados em duas categorias de idades: ninhos inativos recentes (NIRs, menos de cinco anos de inatividade, N=8) e ninhos inativos antigos (NIAs, mais de quinze anos de inatividade, N=10), pois acreditávamos haver diferenças entre as duas categorias de

idade quanto à nutrição, resistência à penetração do solo, irradiação solar, assim como quanto a fatores não avaliados neste estudo, como competição e camada de serrapilheira, dentre outros. Uma área controle foi sempre determinada ao lado de cada ninho inativo (cinco a 10 m de distância da margem do ninho). Para mais detalhamento sobre a escolha dos ninhos e das áreas controle, ver o tópico “Ninhos inativos e áreas controle” no primeiro manuscrito dessa dissertação.

Análises de Solo. – Amostras de solo de cada ninho inativo e controle (de agora em diante chamados de *plots*) foram coletadas em dezembro de 2005. Em cada uma das quatro extremidades, bem como no centro dos *plots*, a camada de serrapilheira foi retirada e um buraco foi escavado para a coleta da amostra do solo. A amostra foi colhida entre zero e 10 cm de profundidade, pois este é o meio até onde a maior parte das raízes das plântulas penetram. As cinco amostras do mesmo *plot* eram então colocadas em um único saco plástico. Em laboratório esse material foi homogeneizado e foram determinadas as quantidades de macro- e micro-nutrientes contidas no mesmo, assim como o pH. A disponibilidade de N, apesar de extremamente importante, não pôde ser analisada. Como florestas tropicais de terras baixas são relativamente ricas em relação a este nutriente (Sollins 1998), é provável que este não seja o fator limitante em nenhum dos três sítios.

Toda a análise química do solo foi realizada pelo LAGRI - Laboratório de Análise Agrícolas Ltda, situado em Recife, Pernambuco. As metodologias utilizadas estão dentre as citadas pela EMBRAPA (1997) e pela Sociedade brasileira de Ciência do Solo como as mais recomendáveis para as condições edafoclimáticas da região (S. Araújo, comunicação pessoal). K, Na, Zn, Cu, Fe, Mn, Ca e Mg disponíveis foram determinados pelo método espectrofotométrico de absorção atômica segundo Orlando Filho (1973). P e C disponíveis foram determinados pelo método colorimétrico segundo Vettori (1969) e Quaggio & Rajj (1979), respectivamente. H e Al trocáveis foram determinados pelo método volumétrico segundo EMBRAPA (1997). O pH do solo foi determinado pelo método potenciométrico segundo Vettori (1969). A Soma de Bases Trocáveis (S) é determinada pela soma de (Ca + Mg + K + Na). A Capacidade de Troca de Bases (CTC) foi obtida pela soma dos valores S + (H + Al). A Percentagem de Saturação de Bases Trocáveis (V) foi obtida segundo a expressão $V=100 S/CTC$. Finalmente, a matéria orgânica (MO) foi obtida segundo a fórmula $MO=1,724 C$. Todas estas equações encontram-se sugeridas no manual de solos da EMBRAPA (1997).

Procurou-se, também, obter uma medida relativa de resistência à penetração do solo. Para isso, foi utilizado uma haste de ferro de 3 mm de diâmetro e 1.5 m de comprimento. Esse cabo era solto cinco vezes a partir de uma altura de 1.6 m, próximo aos pontos onde foi feita a coleta do solo. Era

medida, então, a penetração (em mm) do cabo no solo. A partir das cinco medidas por *plot*, foi gerada uma média da resistência à penetração do solo.

Irradiação Solar. –Para obter medidas da quantidade de luz que atinge o sub-bosque da floresta foi usado um método indireto, a fotografia hemisférica de dossel, bastante usado em outros trabalhos (Molofsky & Fisher 1993, Daling *et al.* 1998, Araújo 2004, Makana & Thomas 2005, Urbas 2005). Com o auxílio de uma lente hemisférica, Fisheye (LC-ER1, Nikon Corporation, Japão), acoplada a uma câmera fotográfica digital (Coolpix 4500, Nikon Corporation, Japão), foram feitas fotos no centro de cada *plot*. A câmera era apoiada sobre um tripé, ficando na altura de 0.7 m (altura mínima da câmera com o tripé) acima do solo, e alinhada com o norte antes de cada nova foto. As fotos foram tiradas em preto e branco e apenas em horários com luz indireta, ou seja, ao amanhecer, ao anoitecer ou em dias nublados. Essas fotos eram então analisadas com o auxílio do programa *Gap Light Analyzer (GLA) 2.0*. Utilizamos a irradiação solar transmitida difusa que ultrapassa o dossel da floresta (Frazer *et al.* 1999), pois Wirth *et al.* (2003a), estudando mudanças na penetração de luz através do dossel devido à herbivoria por formigas cortadeiras, consideraram que radiação direta seria bastante heterogênea em termos de tempo e espaço (Chazdon & Pearcy 1984, 1991 *apud* Wirth *et al.* 2003a). Porém, também consideramos a irradiação solar transmitida total, soma da irradiação difusa com a irradiação direta (Frazer *et al.* 1999).

Germinação de Sementes e Crescimento de Plântulas. –Para os experimentos de germinação foram utilizadas seis espécies de plantas: *Viola gardneri* (A.D.C.) Warb. (Myristicaceae, urucuba), *Eschweilera ovata* (Cambess.) Miers (Lecythidaceae, embiriba), *Chrysophyllum viride* Mart. & Eichler (Sapotaceae, prijuí), *Brosimum guianense* (Aubl.) Huber (Moraceae, quiiri), *Bowdichia virgilioides* Kunth (Papilionaceae, sucupira branca) e *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae, praíba). As quatro primeiras espécies são consideradas tolerantes à sombra e as duas últimas consideradas intolerantes à sombra segundo Oliveira (2003) e Santos (2005). Todas as seis espécies são nativas, bastante representativas para a região estudada e suas sementes foram recolhidas na própria mata de Coimbra. Quando necessário, antes de plantadas, as sementes foram submetidas a algum tipo de quebra de dormência ou tiveram sua polpa removida. Tendo em vista a disponibilidade de sementes na área, um número igual de sementes de cada espécie (N=10, exceto para praíba que teve N=21) foi plantado em cada ninho e respectiva área controle. As sementes foram postas sobre o solo em pequenos buracos (ca.

1cm de profundidade), distando 10 cm entre si. Nenhum outro tipo de cuidado, como proteção contra predação, ou rega, foi dispensado às sementes e posteriores plântulas.

Mensalmente, os ninhos eram visitados e a germinação das sementes, bem como sobrevivência e crescimento das plântulas de cada espécie foram observados. A época de plantio e o período total de observação de cada espécie diferiram de acordo com a época de frutificação e disponibilidade dos frutos na floresta. Assim, como o experimento durou até outubro de 2005, o tempo de acompanhamento de cada espécie também diferiu.

Análise Estatística. –A quantidade de nutrientes, assim como os outros parâmetros relativos às características químicas do solo (pH, capacidade de troca de cátions, matéria orgânica, saturação de base e soma de bases trocáveis) foram analisados separadamente, comparando-se as três áreas através dos testes ANOVA ou Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 1995). A penetrabilidade do solo, e as irradiações transmitidas difusa e total das três áreas (NIRs, NIAs e áreas controle) foram comparados entre si, através do teste ANOVA.

Para testar a hipótese de que ninhos abandonados apresentam maior frequência de germinação de sementes e de sobrevivência de plântulas quando comparados com áreas controle foi utilizado o teste Qui-Quadrado (Sokal & Rohlf 1995). Para a comparação de crescimento entre as duas categorias de abandono de ninhos e as áreas controle utilizou-se o teste ANOVA (Sokal & Rohlf 1995).

A normalidade dos resíduos foi testada com o teste de Shapiro-Wilk e a homocedastidade das amostras com o teste de Levene (Sokal & Rohlf 1995). O teste de Tukey foi usado para verificar diferenças *a posteriori* entre as médias. Os testes estatísticos foram realizados com o auxílio dos programas Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 2001) e BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

Resultados

Análises de Solo. –Não foram encontradas diferenças significativas entre os três sítios (NIRs, NIAs e áreas controle) para nenhum dos parâmetros químicos dos solos (Tabela 1). Em apenas dois casos (quantidade de K e Na), houve diferenças marginalmente significativas. Em geral, os valores aqui apresentados correspondem a solos de média a alta qualidade para utilização na agricultura (S. Araújo, comunicação pessoal).

Os solos dos três sítios apresentaram resistências à penetração estatisticamente diferentes ($F=10.2022$; $g.l.=2$ e 33 ; $p<0.001$). Os *plots* controle apresentaram, em média, solos muito menos

resistentes à penetração do que os solos de ninhos inativos, tanto os mais antigos quanto os mais novos ($p < 0.005$ para ambas as comparações) (Tabela 1).

Irradiação Solar. –A média da irradiação solar difusa que atinge os estratos inferiores da floresta nas áreas controle foi 1.43 ± 0.26 mols m^{-2} por dia (média \pm desvio padrão), apenas um pouco menor do que a irradiação que chega em ninhos inativos (1.56 ± 0.20 para NIRs e 1.58 ± 0.20 para NIAs), assim esta diferença não foi considerada significativa ($F=1.504$; g.l.=2 e 33; $p=0.2372$). Considerando a irradiação total, ou seja, a soma da irradiação difusa com a irradiação direta, as médias das três áreas tornam-se ainda mais similares. Novamente, valores relativos a NIAs (2.96 ± 0.72 mols m^{-2} por dia), NIRs (2.91 ± 0.34) e áreas controle (2.83 ± 0.58) não apresentaram diferenças significativas ($F=0.1827$; g.l.=2 e 33; $p=0.8339$).

Germinação de Sementes e Crescimento de Plântulas. –Das seis espécies plantadas, apenas *Bowdichia virgilioides* não apresentou germinação, apesar de mais de um ano de acompanhamento. Os dados apresentados referem-se até outubro de 2005; assim, a espécie *Virola gardneri* foi acompanhada durante nove meses após o começo da germinação, *Eschweilera ovata* e *Simarouba amara* foram acompanhadas durante sete meses, enquanto *Brosimum guianense* e *Chrysophyllum viride* foram acompanhadas por apenas cinco meses.

A germinação dessas cinco espécies foi baixa. *Eschweilera ovata* (53.33% das sementes plantadas) e *S. amara* (48.81%) foram as espécies que apresentaram maior germinação, seguidas por *V. gardneri* (25.83%), *B. guianense* (23.89%) e *C. viride* (3.89%). Nenhuma das cinco espécies acompanhadas apresentou diferenças de germinação entre as três áreas (NIRs, NIAs e áreas controle; Tabela 2).

A taxa de sobrevivência das plântulas, por outro lado, foi relativamente alta para quatro espécies: *C. viride* (92.86%), *E. ovata* (81.77%), *B. guianense* (74.42%) e *V. gardneri* (67.74%). Apenas a espécie *S. amara* (27.64%) apresentou uma baixa sobrevivência após os sete meses em que foi acompanhada, devida, em grande parte, à total queda de folhas e posterior dessecação. Novamente, as espécies não apresentaram diferenças significativas entre as três áreas quanto à sobrevivência, à exceção de *S. amara* que apresentou resultado marginalmente significativo ($\chi^2 = 5.396$; $df = 2$; $p < 0.068$; Tabela 2). A sobrevivência de plântulas desta espécie foi maior em NIAs (37.23% dos indivíduos que germinaram), seguida por NIRs (30.14%) e áreas controle (22.28%).

O crescimento das plântulas ao final do período de acompanhamento não foi significativamente diferente entre as três áreas (NIRs, NIAs e áreas controle) para quatro espécies: *C. viride*, *E. ovata*, *B. guianense* e *S. amara* (Tabela 2). *Virola gardneri* apresentou crescimento significativamente diferente (ANOVA=5.7577; g.l.=2 e 60; p=0.0052), tendo sido observado um crescimento *ca.* 30% menor em NIRs (10.67 ± 3.97 cm) do que em áreas controle (15.05 ± 5.10 cm; Teste HSD de Tukey). O crescimento observado nos NIAs (13.39 ± 3.27 cm) foi intermediário entre os NIRs e as áreas controle. Como *V. gardneri* foi a espécie cujo acompanhamento foi mais longo (nove meses), acreditamos que a falta de diferença entre os sítios nas outras espécies poderia ser fruto de um curto período de observação. Assim, realizamos um outro teste considerando o crescimento das plântulas de *V. gardneri* apenas até os seis meses. Novamente, o resultado foi significativamente diferente (ANOVA=7.4082; g.l.=2 e 66; p=0.0013). Porém, neste caso, além do menor crescimento de *V. gardneri* nos NIRs em relação às áreas controle, plântulas em NIAs também apresentaram crescimento menor do que no controle, ainda que a diferença seja apenas marginalmente significativa (Teste HSD de Tukey; g.l.=66 e p=0.0526).

Discussão

Ao contrário do esperado, ninhos inativos (recentes e antigos) de formigas cortadeiras não se mostraram significativamente diferentes de áreas não perturbadas de sub-bosque, quanto à maioria dos fatores físicos e químicos analisados, e também quanto à irradiação solar recebida. Em relação à resistência do solo à penetração, solos de ninhos inativos foram, em média, mais resistentes do que áreas controle. Além disso, não verificamos diferenças na germinação, sobrevivência e crescimento, entre as três áreas, para a maioria das espécies acompanhadas. Apenas *Virola gardneri* apresentou resultados significativos, porém com tendências opostas às nossas expectativas.

Em relação às propriedades químicas do solo, os valores aqui obtidos foram bastante similares entre os três sítios, e característicos de solos de boa qualidade para cultivo (S. Araújo, comunicação pessoal). Assim sendo, não seria a quantidade de macro e micro-nutrientes o fator responsável pelas poucas diferenças na resposta das espécies às áreas de ninhos inativos e controle. É extremamente improvável que não existissem diferenças entre o solo do ninho e o das áreas adjacentes quando a colônia estava ativa, pois há trabalhos sobre isto para ninhos de várias espécies de formigas (Dauber & Wolters 2000, Dauber *et al.* 2001, Wagner *et al.* 2004, Dostál *et al.* 2005), inclusive do gênero *Atta* (Lugo *et al.* 1973; Haines 1975, 1978, 1983; Moutinho *et al.* 2003; Wirth *et al.* 2003a). A falta de diferença quanto à nutrição dos solos, observada aqui, pode ser explicada de duas maneiras razoáveis. Primeiramente, é possível que os anos passados desde que as formigas cortadeiras cessaram suas

atividades (dentre elas, a concentração de nutrientes) tenham feito com que as possíveis diferenças existentes entre o solo dos ninhos e das áreas adjacentes desaparecessem. Em recente trabalho, Dostál *et al.* (2005) verificaram que ninhos abandonados de *Lasius flavus* com cerca de dez anos de abandono, teriam concentrações de nutrientes mais próximas a áreas controle do que a ninhos ativos. Em segundo lugar, como ninhos de *A. cephalotes* são bastante grandes e profundos, é provável que este enriquecimento do solo esteja concentrado apenas nas lixeiras das colônias, e este solo, devido ao nosso desenho experimental (com coletas em pontos fixos na superfície dos ninhos), tenha sido raramente coletado. Em colônias menores, é bem mais fácil verificar o aumento na nutrição do solo, mesmo que o desenho experimental não determine que coletas sejam feitas apenas nas lixeiras (Dauber *et al.* 2001, Wagner *et al.* 2004, Dostál *et al.* 2005). Além disso, trabalhos anteriores sobre o efeito de *Atta* spp. no solo verificaram que apenas as áreas de lixeira apresentaram maiores taxas de nutrientes do que os solos fora da área do ninho (Moutinho *et al.* 2003, Verchot *et al.* 2003).

Verificamos também que o sub-bosque apresenta solos em média menos resistentes à penetração. É provável que a falta de cobertura vegetal e a ausência de serrapilheira tornem o solo do ninho inativo mais exposto às intempéries e com isso, ele venha a se tornar mais resistente à penetração. A maior resistência do solo teria conseqüências negativas para as jovens plantas que tentam se estabelecer no local. Nkem *et al.* (2000) sugeriram que a maior compactação do solo sobre o murundu da formiga *Iridomyrmex greensladei* deve impedir a germinação e o crescimento vegetal diretamente sobre o ninho. Esse efeito negativo da compactação do solo sobre a vegetação, também pode ser causado por outros animais e por atividades antrópicas. Bandeira & Harada (1991) sugeriram que a compactação do solo seria uma das possíveis causas para explicar o não-recrutamento de plantas sobre ninhos de determinadas espécies de cupins, embora o solo deste local fosse bastante enriquecido. Atividades ligadas à exploração florestal, como o empilhamento de toras de madeira e trilhas de tratores, causam uma maior compactação do solo, o que reduz tanto a sobrevivência como o crescimento de plântulas no local (Pinard *et al.* 1996, Howlett & Davidson 2003). Pelo contrário, uma menor resistência do solo favorece a penetração de raízes, com prováveis influências sobre a sobrevivência e crescimento de indivíduos (Dostál *et al.* 2005), e isso foi verificado inclusive para ninhos ativos de *Atta* spp. (Haines 1975, Moutinho *et al.* 2003).

Apesar de ninhos inativos de ambas as categorias terem recebido um pouco mais de luz do que o sub-bosque, essa diferença não foi significativa. Como as medidas de irradiação não foram realizadas logo após a abertura do dossel e a densidade de adultos (plantas com mais de 10 cm de d.a.p.) foi similar nos três sítios (ver Manuscrito I), a falta de diferença é facilmente explicada; ainda que, quando vivos, muitos ninhos nessa área cheguem a fazer uma abertura de dossel (Corrêa 2006). Fernández &

Fetcher (1991 *apud* Walker 2000) observaram que 14 meses após passagem de furacão em floresta de Porto Rico, o restabelecimento da vegetação de sub-bosque e dossel nas clareiras abertas havia tornado o ambiente novamente sombreado. Farji-Brener & Illes (2000) verificaram que, apesar da irradiação solar não diferir 70 cm acima do solo, a irradiação imediatamente acima do solo seria maior em ninhos de *Atta cephalotes* do que no sub-bosque, área com maior quantidade de plantas pequenas e detritos.

Os resultados de germinação de sementes apontam para taxas praticamente iguais nos ninhos inativos e áreas controle. Em outros estudos que comparam a capacidade de germinação de espécies em áreas submetidas a diferentes tratamentos (e.g., coberturas vegetais diferentes), muitas vezes não há diferenças entre tratamentos quanto à germinação, embora, posteriormente, venham a ser detectadas diferenças de crescimento ou sobrevivência das plântulas (Hanzawa *et al.* 1988, Holl 2002). A maioria dos trabalhos atribui a germinação à disponibilidade de água e de luminosidade. Espécies com grandes sementes, principalmente, devido a uma menor razão superfície/volume teriam maior dificuldade em absorver a quantidade de água necessária para ativar seus processos de germinação (Foster 1986). Enquanto os solos dos ninhos de *Atta sexdens* apresentaram uma menor capacidade de retenção de água do que solos controle (Moutinho *et al.* 2003), as lixeiras das formigas cortadeiras *Atta colombica* e *Acromyrmex lobicornis* apresentaram uma maior retenção (Haines 1975, Farji-Brener & Ghermandi 2000). Não possuímos nenhuma medida de retenção de água para nossos ninhos abandonados; porém, se existirem diferenças, estas não estariam tendo um impacto relevante na absorção de água pelas sementes. Por outro lado, muitas espécies pioneiras não conseguem estabelecer-se na sombra, porque a irradiação difusa que chega ao sub-bosque tem uma menor razão entre as faixas vermelho/infravermelho, menos ideal para a ativação da germinação e posterior crescimento (Press *et al.* 1996, Whitmore 1996). Além do fato das nossas áreas não apresentarem diferenças de irradiação entre si, quatro das cinco espécies acompanhadas são consideradas tolerantes à sombra, ou seja, não dependem da luz para germinar.

A completa ausência de germinação de sementes de *Bowdichia virgiloides* neste estudo deve-se, provavelmente, a um procedimento errado no momento do plantio. Por ser uma semente extremamente pequena, ela pode não ter sido capaz de emergir a partir do buraco de um centímetro em que foi enterrada. Dalling *et al.* (1998) observaram que sementes muito pequenas, como as de *Miconia* sp. e *Cecropia* sp., só são capazes de emergir quando cobertas por uma camada de solo de até poucos milímetros.

Há uma tendência a que *Simarouba amara*, a única espécie pioneira deste estudo a germinar, apresente maior sobrevivência em ninhos inativos do que em sub-bosque. Porém, em todos os locais, a mortalidade dessa espécie foi bastante alta e com certeza causada por fatores físicos. Fatores como

maior disponibilidade de luz e presença de serrapilheira não mostraram efeito na sobrevivência de espécies pioneiras em um estudo em florestas tropicais africanas (Makana & Thomas 2005). Um fator comumente registrado como importante na mortalidade de plântulas é a herbivoria por mamíferos (Sork 1987, Molofsky & Fisher 1993), fator este que na área de estudo torna-se irrelevante devido às baixas densidades de médios e grandes mamíferos (Fernandes 2003). Enquanto pudemos quantificar a predação de sementes de *V. gardneri* (até o quinto mês após o plantio), não foi observada diferença entre as áreas (23.33% de predação em ninhos inativos contra 28.88% em controles; A. G. D. Bieber, dados não publicados). Entretanto, em certos pares de ninhos e seu controles, verificamos predação total das sementes, enquanto em outros pares, apenas uma ou duas sementes eram predadas.

Virola gardneri foi a única espécie a apresentar um crescimento significativamente menor em NIRs. Dentre as outras espécies, também há uma tendência, embora não significativa, para um menor crescimento final de indivíduos sobre estes ninhos. Embora os NIRs apresentem, dentre os três tipos de áreas, a menor competição com outros indivíduos, é provável que este fator não chegue a influenciar as plântulas que recrutam no local. Os efeitos conjuntos da maior compactação destes solos em relação aos de sub-bosque e de uma camada de serrapilheira mais fina (não quantificada) seriam responsáveis por este padrão de menor crescimento que esperamos ver emergir após um tempo maior de observação. A menor cobertura de folhicho não foi quantificada aqui, mas é sugerida por outros autores (Farji-Brener & Illes 2000) e foi observada em campo (A. G. D. Bieber, observação pessoal). Áreas com menos folhicho tornam-se menos protegidas contra a dessecação, pois o folhicho funciona como uma camada isolante, impedindo grandes flutuações na temperatura e umidade (Pinard *et al.* 1996, Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Santos & Válio 2002).

Excluindo-se *Cryosophyllum viride*, cuja germinação foi bastante baixa, das outras três espécies tolerantes à sombra, apenas *V. gardneri* apresenta um cotilédone epígeo e, portanto, mais facilmente destacável do resto da plântula. De fato, a ausência do mesmo nas plântulas acompanhadas foi observada freqüentemente em campo (A. G. D. Bieber, observação pessoal). Ao não poder usar nutrientes de sua própria semente, plântulas de *V. gardneri* se tornam mais susceptíveis às condições do microambiente em que se encontram. Devem, por exemplo, desenvolver melhor suas raízes para absorver os nutrientes. Esse desenvolvimento estaria em parte comprometido nos ninhos inativos, pela maior resistência do solo. E uma vez que não captam os nutrientes necessários de maneira adequada, o crescimento e até a sobrevivência das plântulas estariam comprometidos. Assim, é possível que um maior crescimento de plântulas das outras espécies (*Brosimum guianense* e *Eschweilera ovata*) passe a ser observado em áreas controle ou NIAs (pois já apresentam condições mais amenas), a partir do momento em que não existam mais reservas na semente. Sobre *C. viride*, que como *V. gardneri* é

tolerante e possui cotilédone epígeo, preferimos não fazer conjecturas, pois esta espécie apresentou uma germinação muito baixa (N=13).

Plântulas e jovens que recrutam sobre ninhos inativos de formigas cortadeiras enfrentam, ainda, uma maior chance de corte por formigas cortadeiras do que um ponto qualquer no sub-bosque da floresta. Essa maior chance deve-se ao fato dos ninhos vivos de formigas cortadeiras não estarem distribuídos igualmente ao longo da floresta, e sim, concentrados principalmente em áreas de borda e de floresta secundária (Haines 1978, 1983; Vasconcelos 1988; Farji-Brener 2001). No caso da mata de Coimbra, estudos anteriores revelam que a densidade de colônias desses insetos na borda é bem maior em bordas e fragmentos do que em áreas de núcleo (Urbas *et al.* 2002, Wirth *et al.* 2003b). Ao tornarem-se inativos, estes ninhos são substituídos por outros, e, assim, aumentam a probabilidade de virem a se tornar, por algum período, área de forrageamento de uma outra colônia. Por outro lado, sabe-se que colônias de formigas cortadeiras podem, por motivos ainda pouco conhecidos, transferirem-se por completo para um outro local (Wirth *et al.* 2003a, Herz 2005). Como a nova área onde o ninho é construído é, comumente, próxima à área do ninho antigo (Wirth *et al.* 2003a, por exemplo, registraram uma distância média de 112.5 m para movimentos de 33 colônias em floresta pluvial do Panamá) é possível que essas formigas venham, em algum momento, a forragear em plantas crescendo em seu antigo ninho. Assim, tanto a concentração de ninhos em áreas preferenciais (por exemplo, a borda) como o fato dos ninhos inativos estarem próximos do novo ninho de sua própria colônia aumentam a chance do ninho inativo vir a sofrer episódios de ataques por formigas cortadeiras. Um dos ninhos inativos aqui monitorados ficava exatamente entre duas colônias ativas, e pelo menos uma delas apresentou, durante dois ou três meses, trilha de forrageamento que coletava material em duas grandes árvores sobre ele (A. G. D. Bieber, observação pessoal). Muitas vezes o ataque não se restringe a árvores grandes e estabelecidas, expandindo-se também para plântulas e jovens. Estes estágios iniciais seriam muito mais susceptíveis à ação das formigas cortadeiras (Nepstad *et al.* 1996, Vasconcelos & Cherrett 1997, Rao *et al.* 2001).

Neste trabalho, testamos várias características químicas e físicas de áreas de ninhos inativos de *A. cephalotes*, em busca de diferenças em relação a áreas de sub-bosque. Apenas a resistência à penetração do solo foi significativamente maior em ninhos inativos do que em áreas controle. Diferentemente de nossas hipóteses iniciais, esperamos que essa maior resistência, aliada ao fato de que ninhos recentes possuem menor quantidade de serrapilheira, acarretem em um menor sucesso, a longo prazo, no estabelecimento de plântulas sobre NIRs. Até o momento, apenas o crescimento de *V. gardneri* embasa nossas expectativas, apesar dos dados apresentados no primeiro manuscrito dessa

dissertação também sugerirem que os NIRs não são sítios mais favoráveis para o estabelecimento de plântulas do que áreas sem ninhos.

Agradecimentos. Somos gratos 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 e à Usina Serra Grande, Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste e Conservação Internacional do Brasil pelo apoio logístico. Nós também agradecemos à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão de bolsa de estudo à A. G. D. Bieber e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de estudo à P. S. D. da Silva e pela bolsa de produtividade à I. R. Leal. Por fim, obrigada também ao Sr. Eleno Araújo que muito nos ajudou durante todo o trabalho de campo e ao Dr. Sérgio Araújo do LAGRI pelas análises químicas do solo, assim como, pelos muitos esclarecimentos prestados.

Referências Bibliográficas

- ARAÚJO, M. V., JR. 2004. Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta laevigata*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 43 pp.
- AYRES, M., AYRES JR., M., AYRES, D. L. AND DOS SANTOS, A. S. 2003. BioEstat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq, Belém, Brasil. 291 pp.
- BANDEIRA, A. AND HARADA, A. 1991. Cupins e formigas na Amazônia. In A. L. Val, R. Figliuolo & E. Feldberg (Eds.) Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia: fatos e Perspectivas, vol. 1, pp. 387-395. Secretaria de Ciências e Tecnologia, e Instituto nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.
- BENITEZ-MALVIDO, J. AND KOSSMANN-FERRAZ, I. D. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31: 598-606.
- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plants species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37: 387-403.
- _____, 1989. Leaf cutting ants, biogeographical and ecological studies. In H. Lieth & M. Werger (Eds.) *Ecosystem of the world 14b, Tropical Rain Forest Ecosystem*, pp. 173-188. Elsevier, New York.
- CORRÊA, M. M. 2006. Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica Nordestina. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- DALLING, J. W., HUBBELL, S. P. AND SILVERA, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.
- DAUBER, J. AND WOLTERS, V. 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 93-99.
- _____, SCHROETER, D. AND WOLTERS, V. 2001. Species specific effects of ants on microbial activity and N-availability in the soil of an old field. *European Journal of Soil Biology* 37: 259-261.
- DOSTÁL, P., BREZNOVÁ, M., KOZLÍCKOVÁ, V., HERBEN, T. AND KOVÁR, P. 2005. Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. *Pedobiologia* 49: 127-137.

- EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA 1997. Manual de métodos de análises de solo (2ª ed). Ministério da Agricultura e do Abastecimento, Rio de Janeiro, Brasil. 212 pp.
- 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, Brasil. 32 pp.
- 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.
- _____ AND GHERMANDI, L. 2000. Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 11: 453-460.
- _____ AND _____ 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting. *Journal of Vegetation Science* 15: 823-830.
- _____ AND ILLES, A. E. 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests? A critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219-227.
- _____ AND SILVA, J. F. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11: 651-669.
- _____ AND _____ 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12: 163-168.
- FOLGARAIT, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- FORTI, L. C., SILVEIRA NETO, S. AND PEREIRA DA SILVA, V. 1983. Dois métodos de avaliação de densidade populacional para operárias forrageadeiras de *Atta sexdens rubropilosa* FOREL, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 12: 195-211.
- FOSTER, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52: 260-299.
- FRAZER, G. W., CANHAM, C. D. AND LERTZMAN, K. P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser

University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

- HAINES, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In F. B. Golley & E. Medina (Eds.). *Tropical Ecological Systems: trends in terrestrial and aquatic research*, pp. 99-111. Springer-Verlag, New-York.
- _____ 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10: 270-277.
- _____ 1983. Leaf-cutting ants bleed mineral elements out of rainforest in southern Venezuela. *Tropical Ecology* 24: 85-93.
- HANZAWA, F., BEATTIE, A. J., AND CULVER, D. C. 1988. Directed dispersal: demographic analyses of an ant-seed mutualism. *The American Naturalist* 131: 1-13.
- HERZ, H. 2005. On the move: long-term leaf-cutting ant population dynamics in a tropical forest. In *Proceedings of the 2005 Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Ecology*, pp. 53. Uberlândia, Brasil.
- HOLL, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90: 179-187.
- HÖLLDOBLER, B. AND WILSON, E. O. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 733p.
- HOWLETT, B. E. AND DAVIDSON, D. W. 2003. Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 184: 369-383.
- IBGE. 1985. *Atlas Nacional do Brasil: região Nordeste*. Rio de Janeiro, Brasil.
- LUGO, A. E., FARNSWORTH, E. G., POOL, D., JEREZ, P. AND KAUFMAN, G. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54: 1292-1301.
- MAKANA, J.-R. AND THOMAS, S. C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six african timber species. *Biotropica* 37: 227-237.
- MOLOFSKY, J. AND FISHER, B. L. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74: 261-265.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD, D. C. AND DAVIDSON, E. A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265-1276.

- NEPSTAD, D. C., UHL, C., PEREIRA, C. A. AND SILVA, J. M. C. da 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *OIKOS* 76: 25-39.
- NKEM, J. N., LOBRY DE BRUYN, L. A., GRANT, C. D. AND HULUGALLE, N. R. 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia* 44: 609-621.
- OLIVEIRA, M. A. 2003. Efeito da fragmentação de habitats sobre as árvores em trecho de floresta Atlântica nordestina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 79 pp.
- _____, GRILLO, A. S. AND TABARELLI, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- ORLANDO FILHO, J. 1983. Nutrição e Adubação da cana-de-açúcar no Brasil (Coleção Planalsucar, vol. 2). IAA/PLANALSUCAR, Piracicaba.
- PINARD, M., HOWLETT, B. AND DAVIDSON, B. H. 1996. Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarps forests in Sabah, Malaysia. *Biotropica* 28: 2-12.
- PRESS, M. C., BROWN, N. D., BARKER, M. G. AND ZIPPERLEN, S. W. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. In M. D. Swaine (Ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*, pp 41-58. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth.
- QUAGGIO, J.A. AND RAIJ, B. VAN. 1979. Comparação de métodos rápidos para a determinação da matéria orgânica em solos. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 3: 184-187.
- RAO, M., TERBORGH, J. AND NUÑEZ, P. 2001. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15: 624-633.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57: 48-61.
- SANTOS, B. A. 2005 A criação de bordas recria florestas secundárias? Um estudo na floresta Atlântica Nordeste. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 69 pp.
- SANTOS, S. L. AND VÁLIO, I. F. M. 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 89-92.
- SHEPHERD, J. D. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17: 245-252.

- SILVEIRA, U. A. 2004. Efeito da fragmentação na taxa de crescimento das colônias da formiga cortadeira *Atta laevigata*. Monografia de Graduação, Universidade Federal de Pernambuco. 40 pp.
- SOKAL, R. R. AND ROHLF, F. J. 1995. Biometry (3 Edição). W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- SOLLINS, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? Ecology 79: 23-30.
- SORK, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology 68: 1341-1350.
- STATSOFT, INC. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com
- URBAS, P. 2005. Effect of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cutting ants. Tese de Doutorado, Universidade de Kaiserslautern, Alemanha. 125 pp.
- _____, 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, Brasil.
- VASCONCELOS, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera-Formicidae) in “terra firme” rain forest of Central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. Acta Amazonica 18: 309-315.
- _____, AND CHERRET, J. M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. Journal of Tropical Ecology 13: 357-370.
- VERCHOT, L. V., MOUTINHO, P. R. AND DAVIDSON., E. A. 2003. Leaf-cutting ant (*Atta sexdens*) alters nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. Soil Biology and Biochemistry 35: 1219-1222.
- VETTORI, L. 1969. Métodos de análise de solo (Boletim técnico, 7). Ministério da Agricultura, Equipe de Pedologia e Fertilidade do Solo, Rio de Janeiro, Brasil. 24 pp.
- WAGNER, D., JONES, J. B. AND GORDON, D. M. 2004. Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. Soil Biology and Biochemistry 36: 797-804.
- WALKER, L. R. 2000. Seedling and sapling dynamics of treefall pits in Puerto Rico. Biotropica 32: 262-275.

- WHITMORE, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions of further enquiry. In M. D. Swaine (Ed.). The ecology of tropical forest tree seedlings, pp 3-39. Man and the Biosphere Series vol. 18. UNESCO, Paris, & The Parthenon Publishing Group, Carnforth.
- WIRTH, R., HERZ, H., RYEL, R. J., BEYSCHLAG, W. AND HÖLLDOBLER, B. 2003a. Herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. In Baldwin, I. T., Caldwell, M. M., Heldmaier, G., Lange, O. L., Mooney, H. A., Schulze, E. –D. & Sommer, U. (Eds.). Ecological Studies 164. 230 pp.
- _____, ALMEIDA, W. R., BARBOSA, V., FALCÃO, P. F., KNOECHELMANN, C. M., SILVEIRA, U. A., URBAS, P., ARAÚJO, M. V. JR. AND LEAL, I. R. 2003b. Forest fragmentation process increases density of leaf-cutting ants in the Brazilian Atlantic rain forest. 2003 Annual Meeting of the Germany Society of Tropical Ecology. Rostock, Alemanha.

Tabela 1. Propriedades físicas e químicas dos solos e irradiação solar nos ninhos inativos recentes (NIRs), ninhos inativos antigos (NIAs) e áreas controle. Testes usados foram ANOVA 1-fator (g.l.= 2 e 33) e Kruskal-Wallis (g.l.=2). Estão marcadas as diferenças significativas (*) e marginalmente significativas (#). Médias significativamente diferentes (assim como as marginalmente) são acompanhadas por letras diferentes.

| <i>Parâmetros</i> | | <i>Unidades</i> | <i>NIRs</i> | <i>NIAs</i> | <i>Controle</i> | <i>Estatística</i> |
|--------------------------|----|---------------------------|-------------|-------------|-----------------|--------------------|
| Macronutrientes | C | % | 1.45 | 1.60 | 1.66 | H=4.29; p=0.12 |
| | H | Meq/100cm ³ | 2.36 | 2.40 | 2.37 | F=0.5; p=0.61 |
| | P | Ppm | 2.34 | 2.69 | 2.26 | H=0.42; p=0.81 |
| | K | Ppm | 67.88a | 50.32b | 60.89ab | F=2.86; p=0.07# |
| | Ca | Meq/100cm ³ | 1.23 | 1.03 | 1.21 | H=1.44; p=0.49 |
| | Mg | Meq/100cm ³ | 0.57 | 0.56 | 0.56 | F=0.01; p=0.98 |
| Micronutrientes | Zn | Ppm | 1.19 | 1.04 | 1.12 | H=1.10; p=0.57 |
| | Cu | Ppm | 0.75 | 0.75 | 0.76 | H=0.14; p=0.93 |
| | Fe | Ppm | 202.50 | 225.00 | 242.22 | F=1.85; p=0.17 |
| | Mn | Ppm | 7.20 | 5.79 | 6.19 | H=0.31; p=0.86 |
| | Na | Ppm | 9.69a | 11.30b | 11.11b | F=2.49; p=0.10# |
| | Al | Meq/100cm ³ | 0.84 | 0.85 | 0.87 | F=0.03; p=0.97 |
| Troca de Cátions | | Meq/100cm ³ | 5.22 | 5.03 | 5.21 | F=0.79; p=0.46 |
| Soma de Bases Trocáveis | | Meq/100cm ³ | 2.02 | 1.78 | 1.97 | H=0.51; p=0.78 |
| Saturação de Bases | | % | 37.67 | 35.48 | 37.70 | F=0.21; p=0.81 |
| Matéria Orgânica | | % | 2.50 | 2.76 | 2.87 | H=4.29; p=0.12 |
| pH | | H ₂ O 1:2.5 | 5.21 | 5.19 | 5.20 | F=0.02; p=0.98 |
| Resistência à Penetração | | Mm | 30.57a | 32.12a | 40.71b | F=10.20; p<0.001* |
| Irradiação Difusa | | Mols/m ² / dia | 1.56 | 1.58 | 1.43 | F=1.50; p=0.24 |
| Irradiação Total | | Mols/m ² / dia | 2.91 | 2.96 | 2.83 | F=0.18; p=0.83 |

Tabela 2. Percentagem de germinação de sementes e de sobrevivência de plântulas e média (desvio-padrão, entre parênteses) do tamanho final das plântulas de cinco espécies (*Brosimum guianense*, *Chrysophyllum viride*, *Eschweilera ovata*, *Simarouba amara* e *Virola gardneri*) plantadas sobre ninhos inativos recentes (NIRs), ninhos inativos antigos (NIAs) e áreas controle. Testes usados foram χ^2 (g.l.= 2) e ANOVA 1-fator. Estão marcadas as diferenças significativas (*) e marginalmente significativas (#). Valores significativamente diferentes (assim como as marginalmente) são acompanhados por letras diferentes.

| Parâmetros | Espécies | NIRs | NIAs | Controle | Estatística |
|-------------------|-------------------------------------|------------------|-------------------|-------------------|----------------------------------|
| Germinação | <i>S. amara</i> | 43.45% | 44.76% | 53.43% | $\chi^2=3.35$; p=0.190 |
| | <i>B. guianense</i> | 31.25% | 23.00% | 21.11% | $\chi^2=2.43$; p=0.30 |
| | <i>C. viride</i> | 5.00% | 2.00% | 4.44% | $\chi^2=1.31$; p=0.52 |
| | <i>E. ovata</i> | 42.50% | 49.00% | 60.55% | $\chi^2=3.87$; p=0.14 |
| | <i>V. gardneri</i> | 27.50% | 23.00% | 26.66% | $\chi^2=0.45$; p=0.80 |
| Sobrevivência | <i>S. amara</i> | 30.14% | 37.23% | 22.28% | $\chi^2=5.40$; p<0.068# |
| | <i>B. guianense</i> | 76.00% | 69.57% | 76.32% | $\chi^2=0.10$; p=0.95 |
| | <i>C. viride</i> | 100.00% | 50.00% | 100.00% | $\chi^2=0.46$; p=0.79 |
| | <i>E. ovata</i> | 88.24% | 75.51% | 82.56% | $\chi^2=0.42$; p=0.81 |
| | <i>V. gardneri</i> | 68.18% | 78.26% | 62.50% | $\chi^2=0.57$; p=0.75 |
| Crescimento | <i>S. amara</i> | 10.02 (1.65)a | 11.47 (1.97)b | 10.93 (2.96)ab | F=2.40; g.l.=2 e 99; p=0.09# |
| | <i>B. guianense</i> | 11.66 (4.07) | 13.84 (2.38) | 13.29 (3.42) | F=2.06; g.l.=2 e 61; p=0.14 |
| | <i>C. viride</i> | 9.37 (2.46) | 11.00 (0) | 10.44 (0.94) | F=0.77; g.l.=2 e 10; p=0.49 |
| | <i>E. ovata</i> | 12.76 (4.89) | 14.5 (4.49) | 14.33 (4.24) | F=2.25; g.l.=2 e 171; p=0.11 |
| | <i>V. gardneri</i> (até 9 meses) | 10.67 (5.10)a | 13.39 (3.27)ab | 15.05 (3.97)b | F=5.76; g.l.=2 e 60; p<0.01* |
| | <i>V. gardneri</i> (até 6 meses) | 9.81 (3.99)a | 11.45 (4.12)a | 13.83 (2.88)b | F=7.41; g.l.=2 e 66; p<0.005* |

VI. Conclusões

- 1) O acompanhamento das densidades de plantas não-adultas em ninhos inativos, recentes e antigos, de *A. cephalotes* e em áreas controle indica que ninhos após abandonados são colonizados por plantas, contudo essa colonização acontece de uma forma mais lenta do que se esperaria de áreas com perturbações, como clareiras.
- 2) A comparação das áreas controle e ninhos inativos quanto à composição de espécies vegetais revela que ninhos não estariam favorecendo um grupo distinto de espécies.
- 3) Em termos abióticos, ninhos inativos e áreas controle apresentam apenas diferenças quanto à resistência do solo à penetração, a qual é maior nos ninhos. Embora não testado, a menor presença de folhiço em ninhos inativos novos é evidente e deve ter implicação direta no recrutamento das plântulas.
- 4) A maior ‘aridez’ (solos muito resistentes à penetração e menor camada de folhiço) justificaria o menor crescimento de plântulas de *Virola gardneri* em ninhos inativos recentes. É provável que, com maior tempo de acompanhamento, encontremos um desempenho semelhante para as outras espécies estudadas.
- 5) Assim, mesmo após inativos, ninhos de *A. cephalotes* não apresentam condições favoráveis ao estabelecimento de plantas. Estes resultados não devem ser estendidos para todos os ninhos inativos de *Atta* spp., em florestas tropicais úmidas, pois muitas espécies diferem quanto à arquitetura do ninho e descarte do ‘lixo’ da colônia.

VII. Resumo

De modo geral, formigas (Hymenoptera, Formicidae) que nidificam no solo concentram nutrientes e aumentam a penetrabilidade do local onde constroem seu ninho, aumentando a riqueza e abundância de plantas diretamente em cima do ninho. Por outro lado, como as formigas cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex*, são os herbívoros mais conspícuos em florestas neotropicais, durante o tempo de vida de uma colônia (10 a 20 anos para *Atta* spp.), as plantas não se beneficiam das qualidades do solo sobre o ninho. Entretanto, muitos trabalhos têm sugerido que os grandes ninhos das formigas cortadeiras, após se tornarem inativos, poderiam vir a ser locais propícios para o estabelecimento de espécies de árvores, ou pelo menos de um grupo delas. Neste trabalho, desenvolvido em um fragmento de floresta Atlântica no norte de Alagoas, verificamos se ninhos de formigas cortadeiras seriam sítios mais favoráveis para a colonização de plantas que áreas do sub-bosque sem ninhos. Dezoito ninhos inativos de *Atta cephalotes* foram escolhidos e classificados em duas categorias de idade (inativos recentes, NIRs, e inativos antigos, NIAs) e em seu entorno foram demarcadas parcelas controles de mesma área. Todos os indivíduos não-adultos (plântulas, jovens e imaturos) de espécies lenhosas encontrados crescendo sobre os ninhos inativos e áreas controle foram contados e separados em três categorias de tamanho. Durante um ano, as mudanças na densidade destes indivíduos foram acompanhadas trimestralmente nas áreas dos ninhos inativos (NIRs e NIAs) e dos controles. A riqueza destes três locais foi estimada para cada categoria de tamanho. Também investigamos como seria o recrutamento de plântulas nestas áreas, testando se parâmetros como irradiação solar, resistência à penetração e nutrição do solo ajudariam a explicar os resultados encontrados. Sementes de seis espécies (*Bowdichia virgilioides*, *Brosimum guianense*, *Chrysophyllum viride*, *Eschweilera ovata*, *Simarouba amara* e *Virola gardneri*) foram plantadas e seu desenvolvimento acompanhado a cada mês. NIRs apresentaram uma baixa densidade de plântulas, e NIAs, mesmo estando inativos há 15 anos, não haviam recuperado a densidade de imaturos; sugerindo que a sucessão em ninhos inativos não é tão eficiente quanto imaginado. Dos parâmetros abióticos, apenas a resistência à penetração foi diferente entre as áreas, sendo maior nos ninhos inativos. O crescimento de indivíduos de *V. gardneri* foi 30% menor em NIRs do que em áreas controle. Quanto às outras espécies, ainda não foram detectadas diferenças significativas, porém esperamos detectá-las com uma maior duração do acompanhamento. A maior resistência juntamente com a menor quantidade de folhiço em ninhos recentes, sugerem que estes locais apresentem obstáculos ao estabelecimento de espécies. Com base nestes resultados, a idéia geral de que ninhos inativos de *Atta* spp. seriam propícios para o estabelecimento de plantas em florestas tropicais úmidas não foi corroborada.

Palavras-Chave: *Atta cephalotes*, Floresta Atlântica, ninhos inativos, germinação, recrutamento.

VIII. Abstract

In a general view, ground-nesting ants (Hymenoptera, Formicidae) benefit the soil as they concentrate nutrients in the relatively small area of the nest and excavate the soil for the construction of chambers and tunnels. Thus, an increase in the abundance and diversity of plants directly around ant nests has been observed. But as leaf cutting ants, *Atta* and *Acromyrmex*, are one of the most conspicuous herbivores in the Neotropical forests, they cut the vegetation growing above and in the vicinities of their nest. So, plants may colonize these areas just after the colony dies or moves to another area. Many authors have been suggesting that the large nests of leaf cutting ants may become a suitable site for the establishment of plant species or a subset of species. This study was developed in an Atlantic forest remnant, in the north of Alagoas state, Brazil. Here, we verified if abandoned nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* are sites more suitable for plant establishment than control areas without nests. We selected 18 abandoned nests and classified them into two different age categories: recently abandoned and old nests. Control plots were marked in the neighboring areas of each nest. All the non-mature woody individuals in these areas were marked, counted, and classified into one of tree categories (seedlings, saplings and poles). Changes in plant densities were accompanied trimonthly for one year. We also accompanied germination, mortality and growth of six tree species, and investigated if there are differences in soil physical and chemical conditions as well as solar radiation of the nest areas when compared to control areas. Seeds of six species (*Bowdichia virgilioides*, *Brosimum guianense*, *Chrysophyllum viride*, *Eschweilera ovata*, *Simarouba amara* e *Virola gardneri*) were planted and accompanied monthly. The density of seedlings in recent nests after one year continued very small and, in old nests sites, density of poles was half of the observed in control areas. Both facts suggest that succession in abandoned nests may occur, but more slowly than expected for a site quite free of competition. Abiotic differences between nest and control areas were almost inexistent, except for soil penetrability that was higher in control areas. Regarding the species planted, just *V. gardneri* showed a significantly increase in growth in control areas when compared to recently abandoned nests. As we accompanied *V. gardneri* for a longer period, we strongly believe that differences in growth of the other species may also appear. The higher resistance of the soil together with an apparently reduced litter cover in recently abandoned nests of *A. cephalotes* indicates that plants that colonize these nests must handle with some difficulties. Therefore, the general idea that abandoned nests of *Atta* spp. would be advantageous sites to colonizing plants in tropical moist forests was not corroborated.

Key-words: *Atta cephalotes*, Atlantic Forest, abandoned nests, germination, plant recruitment.

ANEXO 1 – INSTRUÇÕES PARA OS AUTORES: 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, giving 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)

ANEXO 2 – INSTRUÇÕES PARA OS AUTORES: BIOTROPICA

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.com/bit>).

I. General Instructions

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

q 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)

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

literature cited.

q 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.

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

q Indent all but the first paragraph of each section.

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

post-hoc, and *sensu*.

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

q 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.

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

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

q Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern

Oscillation (ENSO) . . ."

q 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/m² ; 21°C

(no

spaces)

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

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

q 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.

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

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

q Literature citations in the text are as follows:

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

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

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

q 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.

q 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).

q 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)

q 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)

q 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).

q Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript

number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multiauthored

papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the author responsible for correspondence and email

address. Refer to a current issue.

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

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

III. Abstract Page

(Page 2)

q 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.

q Do not use abbreviations in the abstract.

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

q Provide up to ten key words after the abstracts -- primary concepts and species, alphabetical. Also include region

and site description. See style below.

q 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).

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

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

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

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

q Please avoid footnotes in this section.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

q 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.

q Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in

languages other than English.

q 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.

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

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

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

q Authors Names: use Small Caps or plain text.

q Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.

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

q 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)

q 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.

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

q Do not use vertical lines in tables.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

q Double-space legends. All legends on one page.

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

q 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>

q 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.

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

q 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

q 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.

q 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.

q 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.

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

references.

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

IX. Short Communications (1200-3000 words)

q No section headings.

q Author(s) address follows literature cited.

q 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.