



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

TALITA CÂMARA DOS SANTOS BEZERRA

**REDUÇÃO NAS INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA DEVIDO À
FRAGMENTAÇÃO: o caso de plantas com nectários extraflorais na floresta Atlântica
Nordestina**

Recife
2012

TALITA CÂMARA DOS SANTOS BEZERRA

**REDUÇÃO NAS INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA DEVIDO À
FRAGMENTAÇÃO: o caso de plantas com nectários extraflorais na floresta Atlântica
Nordestina**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia Vegetal

Orientadora: Profa. Dr^a Inara Roberta Leal

Recife

2012

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Bezerra, Talita Câmara dos Santos

Redução nas interações planta-formiga devido à fragmentação: o caso de plantas com nectários extraflorais na floresta Atlântica nordestina / Talita Câmara dos Santos Bezerra - 2012.

51 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2012.

Inclui referências.

1. Defesa biótica 2. Estratégia de regeneração 3. Efeito de borda
I. Leal, Roberta Leal (orient.) II. Título

577.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-318

TALITA CÂMARA DOS SANTOS BEZERRA

REDUÇÃO NAS INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA DEVIDO À FRAGMENTAÇÃO: o
caso de plantas com nectários extraflorais na floresta Atlântica Nordeste

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco,
como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em
Biologia Vegetal.

Aprovada em: 17/02/2012

BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dr^a Inara Roberta Leal (Orientadora)

Departamento de Botânica- UFPE

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto (Titular Externo)

Departamento de Ciências Biológicas – UEFS

Profa. Dr^a. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes

Departamento de Botânica – UFPE (Titular Interno)

Dr^a. Walkira Rejane de Almeida (Suplente Externo)

Departamento de Botânica – UFPE

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli (Suplente Interno)

Departamento de Botânica – UFPE

AGRADECIMENTOS

Mesmo quando o trabalho é dito como ‘meu’, com certeza, ele não existiria se não fosse agraciado por várias pessoas, que de diferentes maneiras fizeram com que ele se realizasse de modo feliz. Por isso, gostaria de expressar a minha gratidão:

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa durante os meus dois anos de estudos.

A minha orientadora, Inara Leal, por fazer parte da minha história de formação desde a minha graduação. A sua confiança e seus incentivos foram importantes durante a realização do meu estudo. Ao meu co-orientador, Marcelo Tabarelli, também, pela sua confiança e motivação.

Ao Rainer Wirth, pela ajuda e incentivo durante a realização do meu trabalho.

A minha família, em especial, aos meus pais, Marise e Nivan, e aos meus irmãos, Gabriel e Matheus, pelo amor e apoio, que mesmo distantes, estão sempre presentes na minha vida. A minha avó, Berenice, e a minha tia, Mércia, pelo apoio e pelas preocupações constantes com a minha vida de bióloga.

Aos meus amigos sergipanos, Débora, Gabriela, Laino, Liberby e Luciana, pela amizade e palavras de conforto quando eu mais precisei.

À minha companheira de aventura, Walkiria Rejane. Agradeço pelas nossas conversas, sua ajuda em campo e pela leitura crítica da minha dissertação. Ao Manuel (Mané), pela disposição em querer ajudar e transformar os maus momentos do meu trabalho de campo em momentos de muitas gargalhadas.

A todos os integrantes do laboratório Interação Planta-Animal (LIPA), pelas conversas científicas, pelas brincadeiras e boas risadas. Mas, gostaria de agradecer em especial, a Gabriela, Kátia e Laura pelas palavras sinceras e por transmitirem uma alegria “contagante”. Além disso, agradeço a todos os meus companheiros de Serra Grande, Christoph, Danielle, Dione, Edgar, Gabriel, Joana, Liliane, Patrícia, Paulo e Rodrigo. As nossas conversas na cozinha foram inesquecíveis. Gostaria de agradecer em especial ao Edgar, por tirar as minhas dúvidas recorrentes, pela ajuda em campo e por todos os momentos de conversas. Também, agradeço a Joana, por ter compartilhado comigo momentos de alegria e tristeza, estando sempre ao meu lado.

A Marinalva, pelo grande apoio e por me ensinar a descascar macaxeira.

Ao Oswaldo (homem dos ingás), pelas boas conversas e pela ajuda em campo.

Ao Antônio Aguiar (Patriota), pela motivação e pela ajuda psicológica e científica.

RESUMO

A perda e fragmentação de habitats são filtros não aleatórios que selecionam espécies vencedoras e perdedoras. Porém seus efeitos em interações bióticas ainda são pouco conhecidos. Esse trabalho investigou se o processo de fragmentação influencia a ocorrência de espécies com nectários extraflorais (NEFs), glândulas produtoras de néctar que atraem formigas para protegê-las contra herbívoros. Plantas com NEFs são muitas vezes associadas a habitats abertos e ocorrem em várias espécies. Foram previstos: (1) maior riqueza e abundância de árvores com NEFs, (2) maior similaridade em bordas e pequenos fragmentos, (3) maior frequência dos NEFs em árvores pioneiras e (4) maior ocorrência em táxons correlacionados. Esse estudo foi desenvolvido em uma paisagem hiperfragmentada de floresta Atlântica nordestina de 670 km². Foram identificadas todas as espécies de árvores com NEFs (DAP $\geq$ 10 cm) que ocorreram em parcelas de 0.1 ha em três tipos de habitats: (1) pequenos fragmentos (n=18), bordas florestais (n=10) e interior de florestas (n=20). Foram registradas 19 espécies com NEFs. As áreas de bordas florestais e pequenos fragmentos apresentaram (1) uma redução na proporção de espécies como de indivíduos de árvores com NEFs e (2) uma maior similaridade entre áreas, tanto no número de espécies quanto no número de indivíduos com NEFs quando comparadas com o interior de floresta. A redução dessas espécies é independente da estratégia de regeneração, mas dependente taxonomicamente. Os resultados indicam que na paisagem hiperfragmentada da floresta Atlântica nordestina, ambientes dominados por bordas florestais estão perdendo relações mutualísticas, levando a um empobrecimento nas interações bióticas.

Palavras-chave: Defesa biótica. Estratégia de regeneração. Efeito de borda. Sinal filogenético.

ABSTRACT

Habitat loss and fragmentation are non-random filters that select winner and loser species. However, their effects on biotic interactions are still poorly understood. This work investigated whether the fragmentation process influences the occurrence of species with extrafloral nectaries (EFNs), nectar glands that attract ants to protect them against herbivores. Plants with EFNs are often associated with open habitats and occur in various species. It was predicted: (1) higher richness and abundance of trees with EFNs, (2) greater similarity in edges and small fragments, (3) higher frequency of EFNs in pioneer trees and (4) higher occurrence in correlated taxa. This study was developed in a hyperfragmented landscape of northeastern Atlantic forest of 670 km². All tree species with NEFs (DBH $\geq$ 10 cm) were identified in 0.1 ha plots in three habitat types: (1) small fragments (n = 18), forest edges (n = 10) and forest interior (n = 20). Nineteen species with NEFs were recorded. Areas of forest edges and small fragments showed (1) a reduction in the proportion of species as well as individuals with EFNs and (2) a greater similarity between areas, both in the number of species and in the number of individuals with EFNs when compared to areas of forest interior. The reduction of these species is independent of the regeneration strategy, but taxonomically dependent. The results indicate that in the hyperfragmented landscape of the northeastern Atlantic forest, environments dominated by forest edges are losing mutualistic relations, leading to an impoverishment of biotic interactions.

Keywords: Biotic defense. Regeneration strategy. Edge effect. Phylogenetic signal.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	8
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	10
2.1	MODIFICAÇÕES DE PAISAGEM E SUA INFLUÊNCIA NAS INTERAÇÕES BIOLÓGICAS.....	10
2.2	FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA.....	12
2.3	BIOLOGIA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS.....	13
2.4	A DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DAS PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS.....	16
3	REDUÇÕES NAS INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA DEVIDO À FRAGMENTAÇÃO: O CASO DE PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA.....	19
4	CONCLUSÕES.....	43
	REFERÊNCIAS.....	44

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais úmidas estão entre os biomas mais ameaçados pela perturbação antrópica, onde a perda e a fragmentação de habitat consistem em um dos processos mais bem documentados na literatura (ver revisão FAHRIG, 2003; LALIBERTE et al., 2009). As novas paisagens, originadas pela fragmentação florestal, são influenciadas por uma série de fatores extrínsecos (i.e., perda de área, isolamento dos remanescentes, criação de borda, efeito de matriz) que conduzem a alterações na composição da comunidade (LAURANCE et al., 2002). Neste contexto, a maioria das florestas tropicais tende a ser reduzida a arquipélagos de pequenos fragmentos florestais, os quais tenderão a permanecer imersos em matrizes hostis, para a biodiversidade e para os processos ecológicos, como culturas, pastagens e áreas urbanas (TABARELLI; SILVA; GASCON, 2004). Os pequenos fragmentos e áreas de borda, por exemplo, geralmente apresentam uma baixa riqueza de espécies arbóreas emergentes (OLIVEIRA; SANTOS; TABARELLI, 2008), de sub-bosques (TABARELLI; MANTOVANI; PERES, 1999), tolerantes à sombra (SANTOS et al., 2008), polinizadas (GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009) e dispersas (MELO; DIRZO; TABARELLI, 2007) por vertebrados. Consequentemente, a ausência dessas espécies pode acarretar em mudanças, ou até perdas, nas interações mutualísticas, tróficas (predação, parasitismo e herbivoria) e de competição (AGUILAR et al., 2006; CAGNOLO et al., 2009).

Esta dissertação tem como principal motivação investigar as alterações na assembleia de árvores com nectários extraflorais (NEFs) decorrentes da perda e fragmentação em um sector hiperfragmentado da floresta Atlântica brasileira – a floresta Atlântica nordestina. Estas plantas representam um tipo de interação mutualística facultativa, cuja função primária é atrair as formigas como agente de defesa biológica contra herbívoros (HEIL; MCKEY, 2003; ROSUMEK et al. 2009). Ainda que a associação seja facultativa, sabe-se que quando as plantas estão ausentes dos seus parceiros mutualísticos, elas apresentam maiores danos foliares, resultando em menor biomassa e menor sucesso reprodutivo (RUDGERS 2004; KERSH; FONSECA, 2005; LEAL et al. 2006). Assim, entender como as árvores com NEFs estão distribuídas em uma paisagem fragmentada é uma evidência de como esta interação pode estar sendo beneficiada ou prejudicada frente às novas fisionomias criadas pela fragmentação florestal.

Esta dissertação foi dividida em duas partes: (1) a fundamentação teórica e (2) o manuscrito. A primeira é composta por quatro tópicos que discorrem sobre os principais temas para o desenvolvimento da pesquisa. E a segunda é o manuscrito a ser enviado para a revista *Biodiversity and Conservation*, intitulado: Reduções nas interações planta-formiga devido à fragmentação: o caso de plantas com nectários extraflorais na floresta Atlântica nordestina.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 MODIFICAÇÕES DE PAISAGEM E SUA INFLUÊNCIA NAS INTERAÇÕES BIOLÓGICAS

Os ambientes naturais vêm sofrendo intensa modificação ocasionada pela atividade humana que afeta não apenas a paisagem local como, também, a paisagem global. Muitos dos processos envolvidos diretamente nas mudanças ambientais são as alterações dos ciclos biogeoquímicos e a dispersão geográfica de populações humanas (CHAPIN et al., 2000). Tais processos são conseqüências da destruição dos ambientes florestais, através da perda, da fragmentação e da degradação de habitats que vem ocasionando uma retração nas florestas em todo o mundo, bem como, ameaçando a biodiversidade (SALA et al., 2000). Por conseguinte, o cenário atual de muitas florestas tropicais é a transformação de florestas contínuas em “arquipélagos” de fragmentos florestais, imersos em uma paisagem dominada por pastagens, plantações e áreas urbanas (TABARELLI; LOPES; PERES, 2008).

Já é bem descrito na literatura os efeitos do processo de fragmentação florestal sobre a biota. Fragmentos florestais apresentam uma maior quantia de borda por área de habitat, uma redução da quantidade de habitat e um aumento de isolamento (ver revisão LAURANCE et al., 2002; FAHRIG, 2003). Adicionalmente, o contato da área florestada remanescente com a área não florestada provoca mudanças microclimáticas em habitats de borda (i.e. redução de umidade, maior temperatura e incidência luminosa) que afetam negativamente espécies adaptadas a maior umidade e ao interior de florestas (BENITEZ-MALVIDO, 1998). Conseqüentemente, espécies não adaptadas a essas novas condições ambientais excedem a sua tolerância fisiológica, ocasionando sua mortalidade (LAURANCE et al., 2002). Esse acontecimento já foi observado para árvores emergentes, de dossel e de sub-bosques, explicando, desta maneira, o porquê da menor biomassa da vegetação destes ambientes resultantes da fragmentação, como pequenos fragmentos florestais e áreas de borda mesmo de grandes remanescentes (TABARELLI; MANTOVANI; PERES, 1999; LAURANCE et al. 2000; LAURANCE, 2001). Outro fator adicional que contribui para o desaparecimento das espécies nos pequenos fragmentos é o efeito do ambiente não florestado onde os remanescentes estão imersos, a matriz, a qual muitas vezes é bastante hostil (LAURANCE et al., 2002). A matriz funciona, muito frequentemente, como barreira geográfica que impede o deslocamento

das populações entre os fragmentos, interferindo, dessa maneira, na colonização dessas manchas de florestas (KUPFER; MALANSON; FRANKLIN, 2006). O resultado da criação dessa nova fisionomia é a ruptura de interações biológicas, a subdivisão de populações de plantas e animais e a propagação de espécies invasoras (SILVA; TABARELLI, 2000).

A perda da diversidade de espécies tem severas conseqüências funcionais nos ambientes naturais, uma vez que a abundância, a composição de espécies e a riqueza presentes em uma área determinam características do sistema que influenciam nos processos ecológicos e ecossistêmicos (CHAPIN et al., 2000). Contudo, a fragmentação não leva apenas a perda da diversidade de espécies, mas também a perda de interações bióticas que são as responsáveis pela manutenção da estrutura e funcionamento dos ecossistemas (ver JORDANO et al., 2006). Uma das implicações obtidas com essas perdas é a mudança da interação entre recurso e consumidor. Wirth et al. (2008) verificaram que, para a maioria das interações entre herbívoros e plantas, a perda e fragmentação florestal, somada a criação de bordas, causa um relaxamento dos controles populacionais base-topo e topo-base dos herbívoros. Estes consumidores de plantas seriam beneficiados pela fragmentação devido ao aumento na quantidade e na qualidade de recurso nos habitats de borda e em fragmentos pequenos, ou seja, devido à hiper proliferação de espécies pioneiras (OLIVEIRA; SANTOS; TABARELLI, 2008), mais palatáveis. Além do aumento nos recursos, a fragmentação também causa redução de seus inimigos naturais, como moscas parasitas forídeas (ALMEIDA; WIRTH, LEAL, 2008) e predadores como taus (WIRTH et al., 2008). As formigas cortadeiras estão entre os herbívoros que mais proliferam em zonas de borda de floresta, chegando a uma densidade de colônias 6 vezes mais alta em áreas de floresta Atlântica (WIRTH et al., 2007) e de até mais de 20 vezes na floresta Amazônica (DOHM et al., 2011).

Interações mutualísticas como polinização e dispersão também mostraram ser susceptível a fragmentação de habitat (AGUILAR et al. 2006; JORDANO et al., 2006; GIRÃO et al. 2007; MELO; DIRZO; TABARELLI, 2007; LOPES et al., 2009). Plantas com flores grandes e especializadas, polinizadas por vertebrados (GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009), assim como árvores com sementes grandes dispersas por aves com goela grandes (SILVA; TABARELLI, 2000; MELO; DIZRO; TABARELLI, 2007) são perdidas em pequenos fragmentos e em áreas de borda quando comparadas com áreas nucleares de grandes fragmentos. Essas mudanças na estrutura trófica das comunidades podem ocasionar em distorções nas interações ecológicas, levando ao empobrecimento e à homogeneização

taxonômica e funcional das paisagens fragmentadas (TERBORGH et al., 2001, LÔBO et al., 2011).

2.2 FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA

A floresta Atlântica é uma das unidades biogeográficas mais amplas e diversificadas das florestas tropicais das Américas (MITTERMEIER et al., 1999). Esta unidade apresentava cerca de 150 milhões ha, dos quais, atualmente, restam apenas 12% de cobertura vegetal original (RIBEIRO et al., 2009). Devido a sua ampla expansão latitudinal combinada com a variação da altitude, a floresta Atlântica apresenta fisionomias geográficas distintas que permitem uma alta diversidade e endemismo (MITTERMEIER ET AL., 1999; SILVA; CASTELETI, 2003). A floresta Atlântica nordestina é uma das sub-regiões da floresta Atlântica (SANTOS et al., 2007). Localizada ao norte do rio São Francisco, é conhecida também como Centro de Endemismo Pernambuco, e inclui toda a área de floresta costeira entre os estados de Alagoas e Rio Grande do Norte (SANTOS et al., 2007). Esta região compreende um bloco de floresta bem delimitado que se estende por terras baixas da Formação Barreiras e planaltos de baixas altitudes (< 500 m acima do mar; IBGE, 1985). Atualmente, a floresta Atlântica nordestina apresenta 12,1% da sua extensão original (RIBEIRO et al., 2009), e os remanescentes florestais são representados por uma miríade de fragmentos pequenos inseridos em uma matriz urbana e de agricultura, especialmente cana-de-açúcar (RANTA et al., 1998, RIBEIRO et al., 2009).

A atual paisagem da floresta Atlântica nordestina é resultado de uma intensa utilização de recursos naturais e da terra que teve início do século XVI, persistindo até os dias atuais. A degradação da floresta iniciou com extração de pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam), mas intensificou-se com a aplicação da cultura de cana-de-açúcar (COIMBRA-FILHO; CÂMARA, 1996). O estabelecimento de grandes engenhos de cana-de-açúcar substituiu floresta de várzea e dos fundos de vale pelo produto agrícola, permanecendo apenas fragmentos pequenos em encostas e topos de morros (DEAN, 1995). Não obstante, na década de 70, o incentivo do governo federal ao aumento da produção de álcool através Programa Pró-Álcool resultou em maiores perdas de florestas nativas, onde remanescentes florestais foram reduzidos pela expansão da lavoura de cana-de-açúcar (COIMBRA-FILHO; CÂMARA 1996). Como resultado, fragmentos tornaram-se menores e mais isolados no meio de uma matriz hostil e homogênea.

Todas estas degradações da floresta Atlântica nordestina estão levando a mudanças na composição estrutura deste ecossistema. Ambientes dominados por bordas florestais e fragmentos pequenos apresentam filtros não-aleatórios que determinam quais espécies irão persistir e quais serão perdidas (LAURANCE, 2001). Estes filtros, assim como descrito para a fragmentação de habitats em geral, provocam na assembleia de árvores, por exemplo, a proliferação de plantas pioneiras em detrimento de grupos mais especializados, como as plantas emergentes, espécies tolerantes à sombra, e grupos polinizados e dispersos por vertebrados (GIRÃO ET AL., 2007; MELO; DIRZO; TABARELLI, 2007; OLIVEIRA; SANTOS, TABARELLI, 2008; SANTOS ET AL. 2008; LOPES ET AL. 2009). Devido o colapso desses grupos, é previsto um empobrecimento da flora futura da floresta Atlântica nordestina (SILVA; TABARELLI, 2000). E com o passar do tempo, ao invés da floresta secundária torna-se, novamente, uma floresta madura, há a persistência do empobrecimento da assembleia de árvores em termos de composição de espécies, atributos de história de vida e diversidade funcional em áreas de bordas florestais e fragmentos pequenos (GIRÃO et al., 2007; SANTOS et al 2008, TABARELLI et al. 2010). A convergência dessas características é uma evidência que a fragmentação está ocasionando a ‘secundarização’ das florestas (TABARELLI; LOPES; PERES, 2008), tornando-as cada vez mais homogênea (LÔBO et al. 2011). Embora as informações sobre comunidades vegetais sejam mais numerosas, também foi observado que espécies generalistas de animais substituem grupos mais especializados (FILGUEIRAS; IANNUZZI; LEAL, 2011; LEAL et al., no prelo).

2.3 BIOLOGIA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS

Os nectários são glândulas e/ou tecidos especializados produtores de néctar, que estão envolvidos com as funções vitais das angiospermas, como a polinização (ELIAS, 1983). O néctar é uma solução composta por água, açúcar (mono e dissacarídeos) e proteínas (aminoácidos), responsável pela atração dos animais, que podem variar de insetos a vertebrados (BACKER; BACKER, 1973). Dependendo do papel que exerce para a planta, os nectários podem ser distinguidos em dois tipos: nectários florais e nectários extraflorais (NEFs; ELIAS, 1983). Os nectários florais estão localizados nas flores e estão envolvidos diretamente com a polinização das plantas, enquanto os NEFs se encontram em órgãos reprodutivos e/ou vegetativos, mas sempre desempenhando outras funções não relacionadas com a polinização, especialmente a proteção das plantas contra herbívoro (ELIAS, 1983). Como não são

relacionados com a reprodução das plantas, os nectários extraflorais são também conhecidos como extrareprodutivos ou extranupciais (ver revisão em SCHMID, 1988).

Os NEFs estão presentes em mais de 300 gêneros e 90 famílias de angiospermas com diferentes formas de crescimentos: lianas, herbáceas, arbustos, cactos e árvores (KOPTUR, 1992; BLÜTHGEN; REIFENRATH, 2003). Como diferencial, as plantas com NEFs são associadas com as formigas, em que os NEFs são recursos alimentícios atrativos para estes insetos (ver revisões HEIL; MECKEY, 2003; ROSUMÉK et al., 2009). Contudo, o papel destas glândulas ainda é um tema bastante discutido na literatura, e três hipóteses são propostas: (1) distrair as formigas dos nectários florais, (2) aumentar o número de nutrientes para planta e (3) atuar como defesa indireta contra herbívoros (WAGNER, 1997; GALEN, 2005; HOLLAND; CHAMBERLAIN; HORN, 2009; HOLLAND; CHAMBERLAIN; MILLER, 2011). Por exemplo, algumas espécies de formigas visitam regularmente as flores, onde consomem néctar e pólen, sem que ocorra a polinização efetiva (GALEN; BUTCHART, 2003; GALEN; GEIB, 2007). Neste caso, a primeira hipótese sustenta a ideia de que os NEFs são fontes alimentares que saciam as formigas, diminuindo os seus impactos nos atributos florais e na integridade da flor (WAGNER; KAY, 2002). Já a segunda relata que as formigas contribuem com maiores disponibilidades de nutrientes para as plantas possuidoras de NEFs. Um estudo com *Acacia constricta* (Fabaceae) verificou que o estabelecimento de ninhos de formigas próximo as plantas, provavelmente, as beneficiam com maiores concentrações de nutrientes no solo, aumentando a produção de sementes (WAGNER, 1997; WAGNER; NICKLEN, 2010). E a última hipótese postula que os NEFs são recursos alimentícios que atraem as formigas, que, em troca, protegem as plantas contra seus inimigos naturais (revisões em HEIL; MCKEY, 2003, ROSUMÉK et al., 2009). Apesar das diversas funções dos NEFs para as plantas, este trabalho tem como foco principal a interação mutualística de proteção entre plantas com NEFs e suas formigas associadas.

O mutualismo de proteção estabelecido entre plantas com NEFs e formigas é uma associação facultativa e generalista (BRONSTEIN, 1998). Contudo, inúmeros experimentos de exclusão das formigas nas plantas com NEFs demonstraram haver um aumento de danos foliares ocasionados pelos herbívoros (BENTLEY, 1976; AGRAWAL, 1998; RUDGERS, 2004). Estes danos incluem redução na área foliar, produção de folhas novas e biomassa da planta (LABEYRIE et al., 2001; DE LA FUENTE; MARQUIS, 1999; RUDGERS, 2004; KERSCH; FONSECA, 2005). Também existem evidências de que a eficiência das formigas como defesa anti-herbivoria pode influenciar o sucesso reprodutivo das espécies vegetais, ainda

que em menor número. Estes mostraram que quando as plantas com NEFs são visitadas pelas formigas há um aumento na produção de flores, frutos e sementes (OLIVEIRA, 1997; LEAL et al., 2006; NASCIMENTO; DEL-CLARO, 2010). Embora vários estudos tenham demonstrado os benefícios das formigas como defensoras bióticas às plantas com NEFs, a magnitude dessa associação muitas vezes pode variar de mutualismo, para comensalismo, podendo, em algumas vezes, tornar-se até uma relação de parasitismo (BRONSTEIN, 1998; FONSECA, 1993).

O mutualismo ocorre quando a associação de duas espécies distintas resulta, para ambas, um maior benefício nos seus desempenhos, do que quando estas ocorrem separadamente (BRONSTEIN, 1998). No entanto, para que ocorra uma interação mutualística, há uma demanda energética em pelo menos um dos parceiros envolvidos (FONSECA, 1993). Um estudo realizado com *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae) mostrou que a produção de néctar nos NEFs é um custo para as plantas quando estas estão sob influência dos herbívoros (RUTTER; RUSHER, 2004). Neste mesmo estudo, a planta, além de diminuir a área foliar disponível para fotossíntese, estimula a produção de NEFs nas folhas quando consumida pelos herbívoros. Quando as plantas estão sendo visitadas pelas formigas, o benefício da proteção contra os herbívoros compensa o custo da produção de néctar (RUTTER; RUSHER, 2004). Ainda que os NEFs sejam benefícios para as plantas quando as formigas estão presentes, a frequência de suas visitas e suas abundâncias são alteradas pela qualidade e quantidade de néctar produzido (BIXENMANN; COLEY; KUSAR, 2011).

Açúcares e aminoácidos são compostos responsáveis pela atratividade das formigas nos NEFs. A preferência pelo tipo açúcar (frutose, glucose e sacarose) e aminoácidos pode variar de acordo com a espécie da formiga e sua necessidade nutricional (GONZALEZ-TEUBER; HEIL, 2009). As formigas generalistas visitantes dos NEFs de *Acacia farnesiana* e *Prosopis juliflora* (Fabaceae) mostraram uma maior preferência de néctar composto pelos três tipos açúcar (sacrose, glucose e frutose) combinados com os aminoácidos, independente da sua quantidade e concentração, do que a solução composta só por açúcar (GONZÁLEZ-TEUBER; HEIL, 2009). Outro atributo importante para a atratividade dos NEFs é a produção de néctar. Estudo com *Gossypium thurberi* (Malvaceae) mostrou que os benefícios da proteção das formigas foram reduzidos quando a produção de néctar diminui (RUDGERS, 2004). Adicionalmente, plantas com baixa produção de néctar (NEFs menores) foram menos visitadas pelas formigas. Como os caracteres dos NEFs são transmitidos entre gerações, as formigas mostraram ser um importante filtro seletivo dos atributos dos NEFs (RUDGERS, 2004). Com

isso dependendo da qualidade e quantidade do néctar, a magnitude desses benefícios pode apresentar uma grande variação intra-específica como interespecífica (HOSSAERT-MCKEY et al., 2001; RUDGERS, 2004; WOOLEY et al., 2007; BRENES-ARGUEDA; COLEY; KURSAR, 2008;), mas também, variando em uma escala de espaço e de tempo (RICO-GRAY et al., 1998; HEIL et al., 2000; WIRTH; LEAL, 2001;).

Fatores abióticos e bióticos são responsáveis pela modificação dos atributos do néctar (RUDGERS, 2004). Dentro dos fatores abióticos, a disponibilidade e qualidade de luz são um grande estímulo para a produção de néctar nos NEFs (BIXENMANN; COLEY; KURSAR, 2011). O ácido jasmônico, principal sinalizador molecular dos NEFs, é ativado quando expostos a luminosidade e/ou a qualidade de luz de vermelho extremo (RADHIKA et al., 2010). Adicionalmente, já foi observado que as formigas atuam mais intensamente como parceiros mutualísticos nesses ambientes com alta incidência luminosa, defendendo as plântulas contra os herbívoros (KERSH; FONSECA, 2005). Entre os fatores bióticos, tanto as formigas como os herbívoros estimulam a produção de néctar através de diferentes mecanismos. As formigas estimulam a produção de néctar nos NEFs através do mecanismo fonte-poço (BIXENMANN; COLEY; KURSAR, 2011). Neste caso, os NEFs atuam como poços e os fotossintatos derivados do floema como fonte. Quando as formigas consomem o néctar, os nectários são estimulados a serem preenchidos novamente pelo floema (BIXENMANN; COLEY; KURSAR, 2011). No caso dos herbívoros, quando estes consomem as plantas há uma indução na produção de néctar nos NEFs (NESS, 2003; LACH; HOBBS; MAJER, 2009). Em um experimento de herbivoria simulada com *Prunus avium* (Rosaceae) foi verificado que, quando as plantas perdem mais de 50% de área foliar, aumentam o número de NEFs por folha (PULICE; PACKER, 2008). A compreensão de quais mecanismos e como eles estimulam a produção de néctar, e, por conseguinte, o comportamento das formigas, é importante para o entendimento da distribuição geográfica destas plantas.

2.4 A DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS

As espécies vegetais estão sob influência de fatores bióticos e abióticos que determinam a sua distribuição espacial (MASCHINSKI; WHITHAM, 1989; VORMISTOS et al., 2000). Como as plantas apresentam uma diversidade de mecanismos anti-herbivoria, as limitações ambientais impostas nestes táxons selecionam, também, qual dessas estratégias permanecem

em uma determinada região (PEMBERTON, 1998). Quando a planta apresenta uma defesa anti-herbivoria biótica, o seu estabelecimento passa a depender de como ela interage com o seu parceiro mutualístico (ROSUMÉK et al., 2009). A depender da magnitude desta interação, a distribuição destas plantas pode variar em diferentes regiões.

Plantas com NEFs apresentam uma ampla distribuição geográfica que varia das regiões temperadas às regiões tropicais (PEMBERTON, 1998). Todavia, estas plantas mostraram-se mais comuns nos trópicos (OLIVEIRA; LEITÃO-FILHO, 1987; MORELATTO; OLIVEIRA, 1991; FIALA; LIENMAIR, 1995), onde 21% de espécies de plantas apresentam NEFs contra apenas 2% na região temperada (PEMBERTON, 1998). Este padrão persiste mesmo considerando apenas espécies de plantas lenhosas com NEFs. Os ambientes tropicais tem uma amplitude de 12-53% de espécies lenhosas com NEFs (OLIVEIRA; LEITÃO-FILHO, 1987; MORELATTO; OLIVEIRA, 1991; BLÜTHGEN; REIFENRATH, 2003), enquanto na zona temperada esta variação diminui para 0-3% (PEMBERTON, 1998). Tudo indica que, nas regiões tropicais, as formigas atuam como verdadeiros parceiros mutualísticos, enquanto nas regiões mais frias, elas só utilizam o recurso sem oferecer nenhum benefício às plantas (ROSUMÉK et al., 2009). Este fato foi, também, relatado para escalas espaciais menores, onde a magnitude da interação entre plantas com NEFs e formigas varia com as características dos ambientes e com os diferentes regimes de perturbação que estes locais sofreram (BENTLEY, 1976; RICO-GRAY et al., 1998).

A frequência de espécies de plantas com NEFs também varia em ambientes com diferentes fisionomias vegetacionais. Estudo realizado no México mostrou que, em ambientes heterogêneos, há uma maior abundância de plantas com NEFs, assim como um maior número de interações com as formigas (RICO-GRAY et al., 1998). Na região Amazônica, os habitats com fisionomia de savana apresentam 53% de sua flora com NEFs, enquanto na floresta de terra firme esta porcentagem cai para 17,6% (MORELLATO; OLIVEIRA, 1991). De modo geral, ambientes abertos como savana e clareira, apresentam um maior número de espécies com NEFs. Este fato pode estar relacionado com maior abundância de formigas em borda de floresta e clareiras, como, também, maior proteção conferida por estas (BENTLEY, 1976).

Neste estudo, nós nos propusemos a investigar se o processo de fragmentação florestal afeta a assembleia de árvores com NEFs. Estudamos uma paisagem hiperfragmentada e antiga da floresta Atlântica nordestina, situação ideal para avaliar efeitos ao longo prazo da fragmentação sobre a biota e sobre as interações ecológicas. A variação da distribuição das plantas com NEFs nessa paisagem pode nos ajudar a entender como as interações entre as

plantas e formigas estão sendo modificadas pela fragmentação. Modificações na distribuição destas plantas em escala local podem alterar o processo de co-evolução com os seus parceiros mutualísticos e a intensidade da interação de ambos (THOMPSON, 2005).

3 REDUÇÃO NAS INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA DEVIDO À FRAGMENTAÇÃO: O CASO DE PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA

_____ *Manuscrito a ser enviada a revista Biodiversity and Conservation*

Redução nas interações planta-formiga devido à fragmentação: o caso de plantas com nectários extraflorais na floresta Atlântica nordestina

Talita Câmara¹, Marcelo Tabarelli², Inara Roberta Leal^{2,*}

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

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Prof. Moraes Rego, s/n. Cidade Universitária 50670-901, Recife, PE – Brasil

*Autor de correspondência: irleal@ufpe.br

Abstract

Habitat loss and fragmentation are non-random filters that select winner and loser species. However, their effect on biological interactions is still poorly known. Here, we investigated if the fragmentation process influences the distribution pattern of extrafloral nectaries (EFNs) bearing plant species, which are specialized nectar-secreting glands evolved to attract ants that protect plants against herbivores. As EFNs plants are commonly described as more frequent in open habitats, we hypothesized (1) an increase in richness and abundance of EFNs trees at forest edge and small fragments, (2) greater similarity between forest edge and small fragments as compared to forest interior, (3) higher frequency of EFNs on pioneer trees and (4) higher incidence of EFNs on non correlated taxa. This study was carried out in a severely fragmented 670 km² forest landscape of the Atlantic forest of north-eastern Brazil. EFNs-bearing trees (DBH $\geq$ 10 cm) were identified in 48 0.1-ha plots located in three types of habitats: (1) small fragments (n=18), (2) forest edges (n=10) and (3) interior forest (n=20). A total of 19 species were recorded with EFNs. Forest edges and small fragments showed (1) a species-poor assemblage and a reduced proportion of EFNs-bearing trees and (2) a greater similarity between these areas when analyzed with presence/absence of species and the abundance of EFNs-bearing trees. The species loss was independent of the regeneration strategy, but was taxonomically dependent. Our results showed that in a hyper-fragmented Atlantic forest landscape, habitat dominated by edge-effect are losing mutualistic association that leads to an impoverishment of biotic interactions.

Keywords: Biotic defense, Edge effect, Phylogenetic signal, Regeneration strategy

Resumo

A perda e fragmentação de habitats são filtros não aleatórios que selecionam espécies vencedoras e perdedoras. Porém seus efeitos em interações bióticas ainda são pouco conhecidos. Nesse trabalho investigamos se o processo de fragmentação influencia a ocorrência de espécies com nectários extraflorais (NEFs), glândulas produtoras de néctar que atraem formigas para protegê-las contra herbívoros. Plantas com NEFs são muitas vezes associadas a habitats abertos e ocorrem em várias espécies. Nós previmos: (1) maior riqueza e abundância de árvores com NEFs, (2) maior similaridade em bordas e pequenos fragmentos, (3) maior frequência dos NEFs em árvores pioneiras e (4) maior ocorrência em táxons não correlacionados. Esse estudo foi desenvolvido em uma paisagem hiperfragmentada de floresta Atlântica nordestina de 670 km². Foram identificadas todas as espécies de árvores com NEFs (DAP $\geq$ 10 cm) que ocorreram em parcelas de 0.1 ha em três tipos de habitats: (1) pequenos fragmentos (n=18), bordas florestais (n=10) e interior de florestas (n=20). Foram registradas 19 espécies com NEFs. As áreas de bordas florestais e pequenos fragmentos apresentaram (1) uma redução na proporção de espécies como de indivíduos de árvores com NEFs e (2) uma maior similaridade entre áreas, tanto no número de espécies quanto no número de indivíduos com NEFs quando comparadas com o interior de floresta. A redução dessas espécies é independente da estratégia de regeneração, mas dependente taxonomicamente. Nossos resultados indicam que na paisagem hiperfragmentada da floresta Atlântica nordestina, ambientes dominados por bordas florestais estão perdendo relações mutualísticas, levando a um empobrecimento nas interações bióticas.

Palavras chaves: Defesa biótica, Estratégia de regeneração, Efeito de borda, Sinal filogenético

Introdução

A perda e fragmentação de habitats atuam como filtros não aleatórios de perda de espécies que promovem mudanças na composição de espécies e na estrutura da assembleia de árvores (Laurance 2001). Pequenos fragmentos apresentam um aumento de árvores pioneiras (Laurance et al. 2006) e uma redução em vários outros grupos ecológicos como árvores emergentes (Laurance et al. 2000, Oliveira et al. 2008), tolerantes à sombra (Santos et al. 2008), de sub-bosques (Tabarelli et al. 1999), de crescimento-lento (Michalski et al. 2007), polinizadas (Girão et al. 2007, Lopes et al. 2009) e dispersas (Melo et al. 2007) por vertebrados de médio a grande porte. Com a perda destas espécies de estágios mais tardios, muitos atributos reprodutivos e fenológicos são também perdidos, o que diminui a diversidade funcional da comunidade (Girão et al. 2007, Tabarelli et al. 2010). Por outro lado, o aumento na abundância de árvores pioneiras em pequenos fragmentos e bordas florestais leva a predominância de atributos reprodutivos mais simples, (i.e flores inconspícuas), onde os seus principais polinizadores e dispersores de sementes são vetores generalistas (Melo 2006; Girão et al. 2007; Lopes et al. 2009). Esse padrão encontrado para florestas fragmentadas pode modificar as interações bióticas, principalmente as associações mutualísticas, como a polinização e a dispersão (ver revisão Aguilar et al. 2006; Jordano et al. 2006).

A interação mutualística entre formigas e plantas é uma das associações mais conspícuas nas florestas tropicais (Morelato e Oliveira 1991). As plantas oferecem recursos e/ou abrigo às formigas que, em troca, as protegem contra seus inimigos naturais (revisão Heil e MacKey 2003; Rosumek et al. 2009). As associações planta-formiga podem variar de facultativas e generalistas à obrigatórias e especialistas (Bronstein 2006). Plantas com nectários extraflorais (NEFs) representam um tipo de interação facultativa, cuja função primária é atrair formigas como agente de defesa biológica contra herbivoria (Bronstein 1998). Os NEFs estão presentes em 300 gêneros e mais de 90 famílias de plantas (Elias 1983; Koptur 1992; Díaz-Castelazo et al. 2010), com hábitos variados, desde herbáceas, trepadeiras, arbustos até árvores (Blüthgen e Reichenrath 2003). Adicionalmente, as plantas com NEFs apresentam uma ampla amplitude geográfica, ocorrendo desde regiões temperadas até regiões tropicais, onde são mais abundantes (Pemberton 1998; Oliveira e Leitão-Filho 1987).

A distribuição de plantas com NEFs, além de variar em diferentes ecossistemas (Pemberton 1998), varia também em habitats com fisionomias distintas (Bentley 1976; Oliveira e Leitão-Filho 1987; Morelato e Oliveira 1991; Rico-Gray et al. 1998; Blüthgen e Reichenrath 2003). Geralmente, essas plantas são mais comuns em áreas abertas, (Bentley 1976; Blüthgen

e Reifenrath 2003), como clareiras (Bentley 1976) e florestas sucessionais (Morellato e Oliveira 1991). Tal fato pode estar relacionado com os mecanismos de defesa anti-herbivoria induzida proporcionados pela atividade dos NEFs, que varia em decorrência das condições bióticas ou abióticas do habitat (Bixenmann et al. 2011). Os NEFs aumentam a produção de néctar quando expostas a uma maior luminosidade (Radhika et al 2010), consequentemente, atraindo um maior número de formigas, que, por sua vez, também estimulam a produção do néctar, contribuindo, dessa forma, para um melhor desempenho vegetativo e reprodutivo da planta (Kersch e Fonseca 2005, Oliveira 1997). Por último, já foi demonstrado que há uma maior atividade dos NEFs quando as plantas estão sob maior influência dos herbívoros (Heil et al. 2000). Dessa forma, esses mecanismos parecem contribuir para que espécies com NEFs sejam mais comuns e abundantes em áreas abertas.

O objetivo deste estudo foi investigar alterações na assembleia de árvores com NEFs decorrentes da perda e fragmentação em um sector hiperfragmentada da floresta Atlântica brasileira. Especificamente, estamos particularmente interessados em responder as seguintes questões. (1) O número de espécies e a proporção de árvores com NEFs diferem entre os habitats de interior e bordas florestais e pequenos fragmentos? (2) A composição de árvores com NEFs difere entre diferentes estes habitats? (3) A presença dos NEFs é independente da estratégia de regeneração das espécies? (4) A presença dos NEFs está distribuída em táxons relacionados filogeneticamente? Diante do exposto, nós prevíamos que (1) haja um maior número de espécies e uma maior densidade de árvores com NEFs em ambientes de bordas florestais e pequenos fragmentos, (2) bordas florestais e pequenos fragmentos sejam mais similares quanto à composição das espécies com NEFs do que o interior de floresta, (3) os NEFs sejam mais comuns em árvores pioneiras e (4) os NEFs ocorram em um maior número de táxons não correlacionados.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em áreas de floresta da Usina Serra Grande (8°30'S–35°50'O), uma propriedade particular de monocultura de cana-de-açúcar localizada no estado de Alagoas, nordeste do Brasil. Esta área está incluída no Centro de Endemismo de Pernambuco (Santos et al. 2007), a unidade biogeográfica mais ameaçada da Floresta Atlântica Brasileira (Myers et al. 2000). A área é caracterizada por ser uma paisagem hiperfragmentada, com 9.000 ha de floresta distribuído em dezenas de fragmentados (tamanho variando de 1,67 a 3.500 ha) inseridos em

uma matriz antiga (~ 60 anos), uniforme, estável e inóspita de cana de açúcar (Santos et al. 2008; Figura 1). Os resultados obtidos nessas áreas isoladas há tanto anos nos permitem acessar quais são os efeitos da fragmentação realmente persistentes e que podem afetar de forma permanente a dinâmica biológica das paisagens alteradas, um aspecto-chave dentro dos estudos sobre fragmentação florestal (ver Jordano *et al.* 2006). Por estas razões, esta paisagem provê uma oportunidade para estudos ligados aos efeitos da fragmentação florestal em longo prazo, como é o caso das interações bióticas.

A formação florestal é ombrófila aberta baixo-montana (Velooso et al. 1991) com três estratos arbóreos bem definido (4-6 m, 15-20 m, 25-30 m; IBGE 1985), na qual as famílias Fabaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae e Lecythidaceae apresentam maior número de espécies de árvores (Grillo et al. 2006). A região apresenta dois tipos de solos distróficos: latossolo vermelho amarelo e podzólico vermelho amarelo. A pluviosidade anual é aproximadamente 2.000 mm e a estação seca compreende os meses de outubro a janeiro (< 60 mm/mês; IBGE 1985).

Levantamento florístico e classificação dos habitats

Para verificar quais espécies de árvores com nectários extraflorais (NEFs) ocorrem nas áreas de floresta da Usina Serra Grande, utilizou-se um inventário florístico já existente realizado por Oliveira et al. (2004), Grillo et al. (2005) e Santos et al. (2008). No inventário da flora de Serra Grande foram incluídas apenas as árvores que apresentavam diâmetro acima do peito (DAP) $\geq$ 10 cm. Estas árvores foram amostradas em 48 parcelas de 0,1 ha (10 m x 100 m) distribuídas em três tipos de habitats: (1) interior de floresta = área localizada a distâncias maiores que 200 m da borda de Coimbra, o maior e mais preservado fragmento da região com 3.500 h (n = 20 parcelas), (2) borda florestal = área periférica localizada até 100 m da borda ao longo dos 40 km do perímetro de Coimbra (n = 10 parcelas) e (3) pequenos fragmentos = fragmentos com tamanho variando de 3,6 ha a 79,6 ha (n = 18 parcelas). Tanto Coimbra quanto os pequenos fragmentos são totalmente circundados por uma matriz de cana-de-açúcar. As parcelas de borda iniciavam-se na borda adentrando perpendicularmente até 100 m em direção ao interior da floresta. As parcelas dos fragmentos foram sempre estabelecidas no centro geométrico de cada fragmento. Os *vouchers* das árvores coletadas foram depositados no herbário UFP da Universidade Federal de Pernambuco (voucher Nos. 34.445 – 36.120). Para cada parcela, foram calculadas a proporção do número de espécies arbóreas com NEFs e a proporção de indivíduos arbóreos com NEFs.

O delineamento do estudo tem como restrição a configuração da paisagem, onde a floresta de Coimbra é única, irreplicável, e não representa uma “floresta contínua”. Sabe-se que a pouca cobertura florestal limita o forço amostral, como o tamanho e o número de parcelas situadas nos pequenos fragmentos (Oliveira et al. 2008). Apesar das restrições da área de estudo, esta ainda permite realização de estudos que avaliem os efeitos da fragmentação de habitats na floresta Atlântica nordestina como mostrado nas inúmeras publicações (e.g. Oliveira et al. 2004, Girão et al. 2007, Wirth et al. 2007, Santos et al. 2008, Lopes et al. 2009, Meyer et al. 2009).

Estratégia de regeneração das árvores com NEFs

Todas as espécies de árvores inventariadas foram classificadas quanto à presença de NEFs, utilizando como material revisão de literatura, artigos, livros, dissertações e teses (i.e. Koptur 1992, Melo 2007, Rico-Gray e Oliveira 2007). Para classificar as árvores identificadas como possuidoras de NEFs conforme sua estratégias de regeneração seguiu-se os critérios de Santos et al. (2008): (1) espécies tolerantes à sombra – árvores capazes de regenerar em áreas sombreadas de sub-bosque dentro da floresta madura e (2) espécies pioneiras – aquelas que requerem luz provinda de clareias de quedas de árvores e bordas florestais como possíveis áreas viáveis de regeneração. Aquelas espécies que apresentaram estratégia de regeneração indefinida foram excluídas da análise.

Sinal filogenético da presença dos NEFs

Para medir a força do sinal filogenético da presença dos NEFs, foi utilizada a flora de árvore inventariada a priori. Primeiramente, a lista de espécies de árvores, já classificadas quanto à presença de NEFs, foi embasada de acordo com o APG III (2009). As espécies foram classificadas em nível de gênero e família, utilizando, posteriormente, a função PHYLOMATIC do Phylocom 4.1 (Webb et al. 2008) para transformar a lista de espécies em filogenia. Para construção da árvore filogenética, foram utilizados dados de árvores de Davies et al. (2004), disponíveis no site Phylomatic, cujo tamanho dos ramos, a partir dos terminais (nome de família), representa a idade máxima dos clados. A força do sinal filogenético da presença de NEFs foi mensurada somando as diferenças dos clados irmãos a partir da filogenia estabelecida (Fritz e Purvis 2010). Por exemplo, em cada nó interno da árvore filogenética foram estimados valores nodais para a presença de NEFs e a diferença entre cada par de clados irmãos foi somada dentro de toda árvore, originando a soma das diferenças de clados irmãos ($\sum d_{obs}$). Quanto menor a soma das diferenças entre os clados irmãos, maior é o agrupamento do atributo dentro da

árvore filogenética. O sinal filogenético, D (dispersão do atributo dentro da filogenia), foi calculado pela ordenação da soma das diferenças dos clados irmãos observadas, através da média de valores de duas distribuições esperada: (1) a soma das diferenças de clados irmãos para o padrão filogenético aleatório ($\sum d_r$) e (2) soma das diferenças de clados irmãos para movimento Browniano ($\sum d_b$). Dessa forma, o D foi calculado segundo a equação: $D = \frac{[\sum d_{obs} - \text{média}(\sum d_b)]}{[\text{média}(\sum d_r) - \text{média}(\sum d_b)]}$. Quando o D estatístico é igual a 1, o atributo avaliado apresenta uma distribuição filogenética aleatória ao longo dos terminais filogenéticos e 0 quando o atributo observado é agrupado como se estivesse evoluído a partir do movimento Browniano (maiores informações, ler Fritz e Purvis 2010).

Análise de dados

Para avaliar se o número de espécies e a proporção de árvores com NEFs são alterados nos diferentes habitats (interior de floresta, borda florestal e pequenos fragmentos) foi realizado o teste ANOVA um fator, quando os resíduos obedeceram a distribuição normal e a homogeneidade e, em seguida, o teste a posterior de Tukey (Sokal e Rohlf 1995). As variáveis respostas foram porcentagem do número de indivíduos e do número de espécies que possuem NEFs em relação ao número total de indivíduos e de espécies amostrados, enquanto a variável explanatória foi o tipo de habitat. A hipótese de que as árvores com NEFs (tanto em termos de presença/ausência, quanto em termos de número de abundância) são taxonomicamente mais similares em bordas florestais e pequenos fragmentos foi analisada através de um escalonamento multidimensional não métrica (NMDS, PRIMER 6.1) em todas as 48 parcelas, utilizando a matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. A abundância de árvores com NEFs foi transformada (raiz quadrado) e padronizada para evitar qualquer tendência a partir de espécies bastante abundantes. O tipo de habitat foi determinado como um fator, para avaliar a similaridade de espécies arbóreas com NEFs entre as parcelas. Para isso, utilizou-se o teste ANOSIM (Clarke e Gorley 2001). Para verificar se a presença de NEFs é dependente da estratégia de regeneração, foram comparadas as proporções de plantas pioneiras e plantas tolerantes à sombra quanto a presença dos NEFs, utilizando o teste Qui-quadrado (X^2). Por fim, para avaliar a significância do D estatístico do sinal filogenético foi gerado 1000 permutações, utilizando o programa R (v. 2.2.0.).

Resultados

Foram registradas 802 árvores com NEFs, pertencentes a 10 gêneros e 19 espécies, nas 48 parcelas inventariadas (Tabela 1). A proporção de indivíduos com NEFs diferiu entre o interior de floresta, pequenos fragmentos e borda florestal (Fig. 2a). Pequenos fragmentos e borda florestal apresentaram 16% e 23% menos indivíduos do que interior de floresta, respectivamente ($F_{(2, 45)} = 14,06$, $P < 0,0001$). Da mesma forma, a proporção de espécies com NEFs diferiu entre os diferentes habitats (Fig. 2b). Parcelas localizadas no interior de floresta e em pequenos fragmentos apresentaram proporções similares de espécies de árvores com NEFs, enquanto as áreas de bordas florestais apresentaram aproximadamente metade dessas espécies arbóreas com NEFs em relação ao interior de floresta ($F_{(2,45)} = 4,89$, $P < 0,05$; Fig. 2b).

A ordenação NMDS de espécies e número de indivíduos de árvores com NEFs resultou em duas segregações consistentes: uma formada pelas 20 parcelas localizadas no interior de floresta e outra formada pelos pequenos fragmentos e borda florestal (Fig. 3a, b). A ordenação das parcelas foi bem sustentada pelo baixo nível de stress de 0,15. O tipo de habitat mostrou um forte efeito na abundância de espécies de árvores com NEFs (ANOSIM; $R = 0,53$, $P = 0,001$). No interior de floresta, a abundância de espécies de árvores com NEFs foi diferente daquelas encontradas nos pequenos fragmentos ($R = 0,53$; $P = 0,001$) e na borda florestal ($R = 0,92$, $P = 0,001$). Resultados semelhantes também foram encontrados para presença e ausência de espécies com NEFs. O tipo de habitat mostrou uma forte influência na composição das espécies arbóreas com NEFs (ANOSIM; $R = 0,43$; $P = 0,001$). Novamente, a composição florística de árvores com NEFs em interior de floresta foi bastante diferente daquelas encontradas nos pequenos fragmentos ($R = 0,41$; $P = 0,001$) e na borda florestal ($R = 0,80$; $P = 0,001$).

A presença de NEFs em árvores é independente da estratégia de regeneração ($\chi^2 = 1,373$, $gl = 1$, $P = 0,241$). A frequência de NEFs em árvores pioneiras (14% de 91 espécies de árvores) foi bastante similar a frequência de NEFs em espécies tolerantes à sombra (7% de 52 espécies de árvores). Adicionalmente, pôde-se observar que a presença dos NEFs mostrou um alto grau de agrupamento filogenético dentro da assembleia de árvores na flora estudada. O D estimado (-0,09) teve 0% de chance de ter sido resultado de uma estrutura filogenética aleatória e 63% de ter sido resultado de uma estrutura filogenética Browniana.

Discussão

Os resultados encontrados nesse trabalho mostram que a assembleia de árvores com NEFs foi alterada nos diferentes habitats das paisagens fragmentadas, sendo, ao contrário do esperado,

reduzida nos pequenos fragmentos e nas áreas de borda. De um modo geral, pequenos fragmentos e áreas de borda apresentam um menor número de indivíduos e de espécies de árvores com NEFs quando comparados a áreas de interior de fragmento. Além disso, a composição de espécies de pequenos fragmentos e bordas de floresta são mais similares do que a composição de interior de floresta. Esses resultados indicam que nessas áreas resultantes da fragmentação, está ocorrendo um empobrecimento da comunidade de árvores com NEFs e, o mais preocupante, uma perda de história evolutiva, uma vez que a presença dos NEFs é mais freqüente em espécies relacionadas filogeneticamente. Apesar dos vários trabalhos realizados com assembleia de plantas com NEFs (Oliveira e Leitão-Filho 1987; Pemberton 1998; Rico-Gray et al. 1998; Blütghen e Reifenrath 2003), esse é o primeiro estudo a avaliar o efeito da perda e fragmentação de habitat na comunidade de árvores com NEFs.

As paisagens modificadas pela perda e fragmentação florestal retêm um conjunto de espécies com determinadas características de história de vida (Laurance et al. 2006). A perda não aleatória de espécies de árvores tolerantes a sombra em pequenos fragmentos e em bordas florestais ocasiona uma erosão de atributos funcionais (Santos et al. 2008). Na paisagem de Serra Grande, já foi observado que uma das razões para a perda dos atributos reprodutivos (i.e. flores e sementes grandes, Girão et al 2007, Lopes et al 2009) e fenológicos (i.e. árvores supra- anuais e sempre verdes) é devido ao desaparecimento de árvores com estratégia de regeneração tardia (Tabarelli et al 2010). No entanto, os resultados encontrados neste estudo indicam que o desaparecimento de espécies com NEFs ocorre independentemente da estratégia de regeneração da árvore. A perda e a fragmentação florestal estão ocasionando a diminuição de espécies de árvores com NEFs tanto tolerantes a sombra quanto pioneiras.

O padrão geral encontrado, sobre os efeitos da perda e fragmentação florestal em comunidades de árvores, é o desaparecimento e a rápida substituição de árvores emergentes, de crescimento lento e de tolerantes a sombra pelo aumento intensivo de árvores pioneiras (Laurance et al 2006). Dentro da comunidade de árvores com NEFs, as árvores de hábitos pioneiros tiveram maior número de espécies em todos os três habitats, apesar de também terem sido reduzidas em número de indivíduos e de espécies nas bordas florestais e nos pequenos fragmentos. Por exemplo, algumas espécies pioneiras como *Mabea occidentalis*, *Inga edulis* e *Chamecrista ensiformes* foram completamente perdidas nas bordas florestais e foram encontrados em baixa abundância nos pequenos fragmentos. Já para as árvores tolerantes a sombra com NEFs, todas as espécies reduziram suas abundâncias nas bordas florestais e nos pequenos fragmentos. No entanto, a proporção de árvores tolerantes a sombra em relação às

outras árvores da mesma estratégia de regeneração foi bastante similar nos três tipos de habitats estudados. Dessa forma, o desaparecimento de árvores tolerantes a sombra com NEFs nas bordas florestais e nos pequenos fragmentos parece estar mais relacionado com intolerância fisiológica às novas condições ambientais (Benitez-Malivido et al 2005, Laurance et al 2002) do que pela presença dos NEFs em si.

Apesar deste estudo não ter avaliado diretamente a interação mutualística entre plantas com NEFs e suas formigas associadas, existe uma forte evidência de que essa associação é responsável pelo sucesso de árvores pioneiras com NEFs no interior de florestas. A proporção de árvores pioneiras com NEFs quando comparadas com as outras pioneiras foi de 10% nas bordas florestais, 17% nos pequenos fragmentos e 50% no interior de florestas. Possivelmente, a perda de árvores pioneiras com NEFs nas bordas florestais e nos pequenos fragmentos está ocorrendo pela perda da defesa anti-herbivoria, e não pelas mudanças abióticas causadas pela fragmentação. Estes habitats são mais abertos e as plantas com NEFs, de forma geral, ocorrem preferencialmente em habitats abertos. Bordas florestais e pequenos fragmentos são ambientes com condições ambientais severas que podem reduzir e modificar as espécies de formigas, inclusive as mutualísticas (Crist 2009, Gomes et al. 2009, Silva et al. 2011). Nesse sentido, a ausência dos parceiros mutualísticos efetivos nesses habitats pode aumentar o consumo foliar pelos herbívoros (Ness et al 2006) o que prejudicaria a manutenção e a persistência das populações de árvores pioneiras com NEFs. Contudo, no interior de florestas, a presença dos NEFs provavelmente é um atributo adicional que, juntamente com os parceiros mutualísticos efetivos, garante uma menor predação pelos seus inimigos naturais (Heil e McKey 2003, Rosumek et al 2009), aumentando a probabilidade de persistência de suas populações em relação às demais árvores pioneiras sem NEFs.

Na paisagem de Serra Grande, foi observado que árvores com NEFs não conseguem persistir em bordas florestais e fragmentos isolados a pelo menos 60 anos. Isso devido a dois aspectos importantes: (1) a intolerância fisiológica de árvores tardias às condições abióticas e (2) a perda da defesa anti-herbivoria conferido pelos NEFs nas árvores pioneiras nestes dois ambientes. Além da polinização e dispersão de sementes, a defesa anti-herbivoria parece também ser essencial para a manutenção demográfica das árvores com NEFs (Bruna et al. 2005; Aguilar et al. 2006; Jordano et al. 2006), principalmente aquelas de hábito pioneiro. Em ambientes conservados, as árvores pioneiras com NEFs podem exercer um papel importante para o aumento de interações bióticas, uma vez que elas apresentam uma capacidade competitiva baixa em relação às árvores tardias (Santos et al 2008, Oliveira et al 2008), mas

alta quando comparadas com outras pioneiras. A compreensão do padrão de resposta de plantas aos processos de fragmentação florestal a partir de um atributo auxilia a detectar não somente as espécies, mas, também, o mecanismo susceptível a modificação dos habitats (Aguilar et al. 2006). Esse trabalho mostra outras possíveis interações susceptíveis à fragmentação florestal ao longo prazo, informação importante para estratégia de manejo e conservação da biodiversidade e funcionamento do ecossistema.

Agradecimentos

Nós agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento do projeto (PNPD-CAPES 02488/09-4) e pela bolsa concedida à aluna de mestrado TC; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividades a MT e IRL e a Bráulio Santos pela ajuda nas análises.

Referências

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9:968-980.
- Benítez-Malvido J, Martínez-Ramos M, Camargo JLC, Ferraz IDK (2005) Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *J Trop Ecol* 21:397-406.
- Bentley BL (1976) Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivory damage. *Ecology* 57:815-820.
- Bixenmann RJ, Coley PD, Kursar TA (2011) Is extrafloral néctar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism? *Oecologia* 165:417-425.
- Blüthgen N, Reifenrath K (2003) Extrafloral nectaries in na Australian rainforest: structure and distribution. *Aust J Bot* 51:515-527.
- Bronstein JL (1998) The contribution of ant-plant protection studies to our understanding mutualism. *Biotropica* 30(2):150-161.
- Bronstein JL, Alarcón R, Geber M (2006) The evolution of plant-insect mutualism. *New Phytol* 172:412-428.
- Bruna EM, Vasconcelos HL, Heredia S (2005) The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biol Conserv* 124:209-216.
- Clarke KR, Gorley RN (2001) *PRIMER v5: User manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Crist TO (2009) Biodiversity, species interactions, and functions roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecol News* 12:3-13.
- Davies TJ, Barraclough TG, Chase MW, Soltis PS, Soltis DE, et al. (2004) Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. *Proc Natl Aca Sci USA* 101:1904-909.
- Díaz-Castelazo C, Guimarães Jr PR, Jordano P et al. (2010) Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology* 91(3):793-801.
- Elias TS (1983) Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: Bentley B, Elias TS (ed). *The biology of nectaries*, Columbia University Press, Nova York, pp 174-203.
- Filardi FLR, Garcia FCP, Okano RMC (2009) *Caesalpinioideae* (Leguminosae) lenhosas na estação ambiental de Volta Grande, Minas Gerais, Brasil. *Árvore* 33(6):1071-1084.
- Fritz SA, Purvis, A (2010) Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conserv Biol* 4:1042-1051.

- Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M, Bruna EM (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Plos One* 2(9):e908.
- Gomes, JP, Iannuzzi L, Leal IR (2009) Resposta da comunidade de formigas (Hymenoptera; Formicidae) aos atributos dos fragmentos e da vegetação em uma paisagem da floresta Atlântica nordestina, Brasil. *Neotrop Entomol* 39:898-905.
- Grillo AAS, Oliveira MA, Tabarelli M (2006) Árvores. In: Pôrto KL, Tabarelli M, Almeida-Cortez J (Eds) *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco*. Editora Universitária de Pernambuco.
- Grillo AS (2005) As implicações da fragmentação e da perda de habitats sobre a assembleia de árvores na floresta Atlântica ao norte do São Francisco. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco.
- Heil M, Fiala B, Baumann B, Linsenmair KE (2000) Temporal, special and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Funct Ecol* 14:749-757.
- Heil M, McKey D (2003) Protective ant-plant interactions as model system in ecological and evolutionary research. *Annu Rev Ecol Syst* 34:425-453.
- IBGE (1985). *Atlas Nacional do Brasil: região Nordeste*. Editora da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Jordano P, Galetti M, Pizo MA, Silva WR (2006) Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia de conservação. In: Duarte CF, Bergallo HG, Dos Santos MA, V, AE (eds). *Biologia da conservação: essências*. Editora Rima, São Paulo, Brasil, pp 411-436.
- Kersch MF, Fonseca CR (2005) Abiotic factor and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86:2117-2126.
- Koptur S (1992) Plants with extrafloral nectaries and ants in everglades habitats. *Insect Behav Ecol* 75(1)39-50.
- Kursar TA, Dexter KG, Lokvam J et al. (2009) The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *PNAS* 106(43):18073-18078.
- Laurance LF, Nascimento HEM, Laurance SG et al (2006) Rain Forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469-482.
- Laurance WF (2001) Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. In: Bierregaard RO, Gascon Jr C, Lovejoy TE, Mesquita RCG (eds). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, pp 158-168.

- Laurance WF, Delamonica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL et al. (2002) Ecosystem decay of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* 16:605-618.
- Lopes AV, Girão LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M (2009) Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic Forest fragments. *Biol Conserv* 142:1154-1165.
- Melo FPL, Dirzo R, Tabarelli M (2006) Biased seed rain in Forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 132:50-60.
- Melo FPL, Lemire D, Tabarelli M (2007) Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic Forest fragment. *Ecoscience* 14(1):124-129.
- Melo Y, Machado SR, Alves M (2010) Anatomy of extrafloral nectaries in fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. *Bot J Linn Soc* 163:87-98.
- Meyer ST, Leal IR, Wirth R (2009) Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (spp.) at the edge of an old Atlantic forest fragment. *Biotropica* 41:711-716.
- Michalski F, Nishi I, Peres CA (2007) Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39:691-701.
- Morelato LPC, Oliveira OS (1991) Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora* 185:33-38.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nat.* 403:853-858.
- Nascimento EA, Del-Claro K (2010) Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Floral* 205:754-756.
- Ness JH, Morris WF, Bronstein JL (2006) Integrating quality and quantity of mutualism service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. *Ecology* 87:921-921.
- Oliveira MA, Grillo AS, Tabarelli M (2004) Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic change in tree species assemblages. *Oryx* 8(4):389-394.
- Oliveira MA, Santos AMM, Tabarelli M (2008) Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic Forest *Ecol Manag* 256:1910-1917.
- Oliveira PS (1997) The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense*. *Funct Ecol* 11:323-330.

- Oliveira PS, Leitão-Filho HF (1987) Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the Woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140-148.
- Pemberton RW (1998) The occurrence and abundance of plants with extrafloral nectarines, the basis for antiherbivore defensive mutualisms, along a latitudinal gradient in east Asia. *J Biogeogr* 25:661-668.
- Radhika V, Kost C, Mithöfer A, Boland W (2010) Regulation of extrafloral néctar secretion by jasmonates in lima bean is light dependent. *PNAS* 107:17228-17233.
- Rico-Gray V, Garcia-Franco JG, Palacios-Rios M et al. (1998). Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190-200.
- Rico-Gray, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. The University of Chicago, Chicago, pp 99-141.
- Rosumek FB, Silveira FAO, Neves FS et al. (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160:537-549.
- Santos AMM, Cavalcanti DR, Silva JMC, Tabarelli M (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in northeastern Brazil. *J Biogeogr* 34(3):437-446.
- Santos BA, Peres CA, Oliveira MA et al. (2008). Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic Forest fragments of northeastern Brazil. *Biol Conserv* 141:249-260.
- Scalon VR (2007) Revisão taxonômica do gênero *Strychnodendron* Mart. (Leguminosae – Mimosoideae). Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Schupp EW, Feener DH (1991) Phylogeny, lifeform and habitat dependence of ant-defended plants in Panamanian forest. In: Huxley CR, Cutler DF (ed) *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp 175-197.
- Silva JS (2009) O gênero *Croton* L. (Euphorbiaceae) em Pernambuco, com ênfases nas espécies da microrregiões do vale do Ipanema. Dissertação, Universidade Federal Rural de Pernambuco.
- Silva PSD, Bieber AGD, Corrêa MM, Leal IR (2011) Do leaf-litter attributes affect richness of leaf-litter ants? *Neotrop Entomol* 45:542-547.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry*. Freeman and Company, Nova York.
- Souza-Conceição A, Queiroz LP, Lewis GP et al. (2009) Phylogeny of *Chamaecrista* Moench (Leguminosae-Caesalpinioideae) based on nuclear and chloroplast DNA regions. *Taxon* 58(4):1168-1180.

- Tabarelli M, Aguiar AV, Girão LC et al. (2010) Effects of Pioneer tree species hyperabundance on Forest fragments in northeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 6:1654-1663.
- Tabarelli M, Mantovani W, Peres CA (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Biol Conserv* 91:119-127.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J Linn Soc* 161:105-121.
- Veloso HP, Rangel-Filho ALRR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Editora da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Webb Co, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. *Bioinformatics* 24:2098-2100.
- Wirth R, Almeida WR, Araújo MV et al. (2007) Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J Trop Ecol* 23:501.

Tabela 1. Espécies de árvores com nectários extraflorais localizadas em uma paisagem fragmentada de floresta Atlântica nordestina, Serra Grande, Alagoas, Brasil. O levantamento florístico foi realizado em árvores com DAP ≥ 10 cm, localizadas em 48 parcelas de 0.1 ha em três tipos de habitats: bordas florestais (BF, n=10), pequenos fragmentos (PF, n=18) e interior de florestas (IF, n=20). As referências bibliográficas referem-se aos estudos que publicaram a espécie como possuidora de nectários extraflorais.

Família/Espécie	Localidade	Referências Bibliográficas
Burseraceae		
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.)	BF, PF, IF	Morelatto e Oliveira (1991)
Marchand		
Euphorbiaceae		
<i>Croton floribundus</i> Spreng	BF, PF, IF	Silva (2009)
<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	PF, IF	Schupp e Feener (1991)
Fabaceae		
<i>Chamaecrista apocouita</i> (Aubl.)	PF, IF	Souza-Conceição et al (2009)
H.S. Irwin & Barneby		
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.)	IF	Filardi et al (2009)
H.S. Irwin & Barneby		
<i>Chamaecrista</i> sp. Moench	PF	Nascimento e Del-Claro (2007)
<i>Inga blanchetiana</i> Benth.	PF, IF	Kursar et al (2009)
<i>Inga capitata</i> var. <i>tenuior</i> Benth.	PF	Kursar et al (2009)
<i>Inga disantha</i> Benth.	BF, PF, IF	Kursar et al (2009)
<i>Inga edulis</i> Mart.	PF, IF	Kursar et al (2009)
<i>Inga</i> sp. 1 Mill.	BF, PF	Kursar et al (2009)
<i>Inga</i> sp. 3 Mill.	IF	Kursar et al (2009)
<i>Inga</i> sp. 4 Mill.	IF	Kursar et al (2009)
<i>Hymenaea coubaril</i> L.	PF, IF	Melo et al (2010)
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.)Hochr.	BF, PF, IF	Scalon (2007)
Malvaceae		
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A.	PF, IF	Oliveira e Leitão-Filho (1987)
Robyns		
Ochnaceae		

<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC. Engl.)	IF	Morellato e Oliveira (1991), Oliveira e Leitão-Filho (1987)
Simabouraceae		
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	BF, PF, IF	Schupp e Feener (1991)

Legenda das figuras

Figura. 1 Paisagem da área de estudo. (A) Remanescentes de floresta Atlântica localizados na região biogeográfica do Centro de Endemismo Pernambuco, nordeste do Brasil. (B) Área da Usina de Serra Grande, Alagoas, Brasil. Os fragmentos estudados estão destacados em cinza escuro, enquanto os demais fragmentos e a matriz estão destacados com as cores cinza claro e branco, respectivamente.

Figura. 2 Porcentagem (média $\pm$ DP) de indivíduos (A) e de espécies (B) de árvores com nectários extraflorais, inventariadas em 48 parcelas localizadas em interior de floresta, borda floresta e pequenos fragmentos na Usina de Serra Grande, Alagoas, Brasil. O teste *a posteriori* de Tukey está representado pela letra minúscula acima das barras.

Figura. 3 Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) de 48 parcelas onde as árvores com nectários extraflorais foram inventariadas, onde (A) é o número de indivíduos e (B) o número de espécies. Os círculos representam interior de floresta (n=20), os losangos pretos, as bordas florestais (n=10) e os triângulos cinzas representam os pequenos fragmentos (n=18).

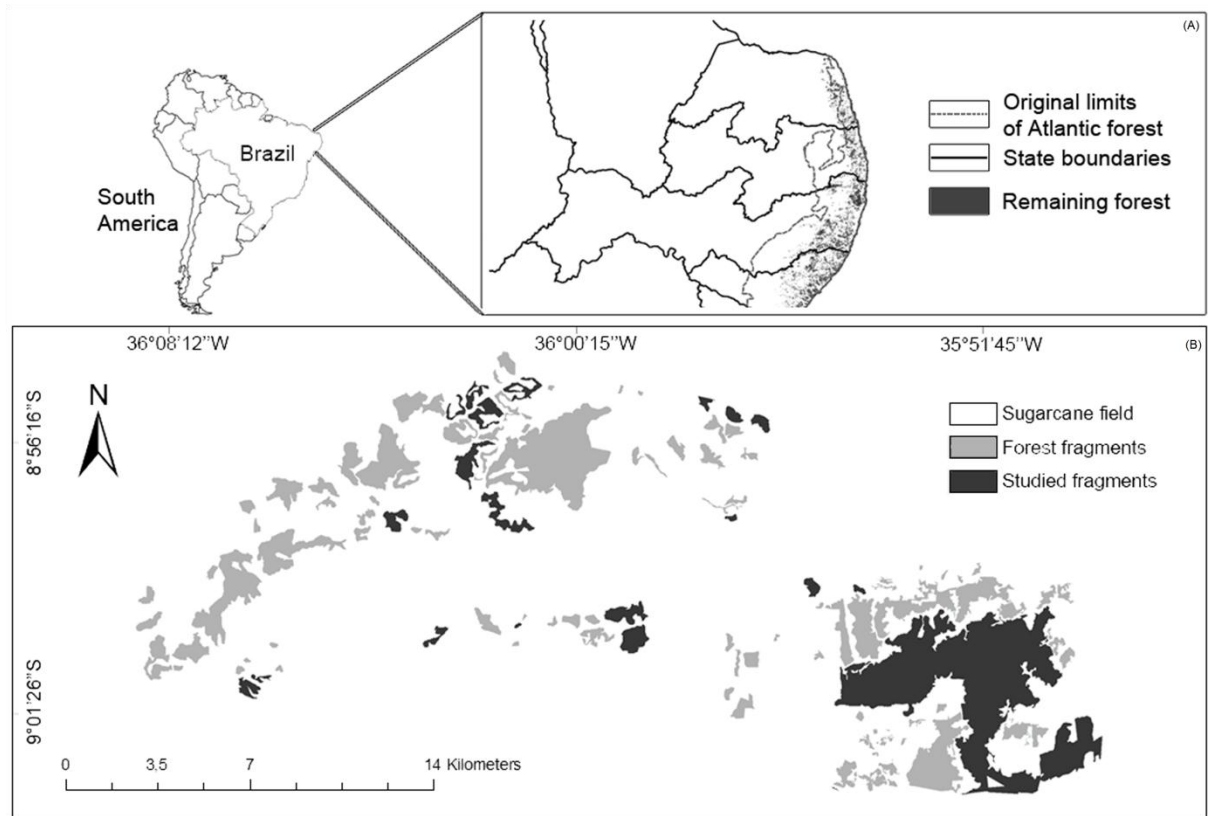


Figura. 1

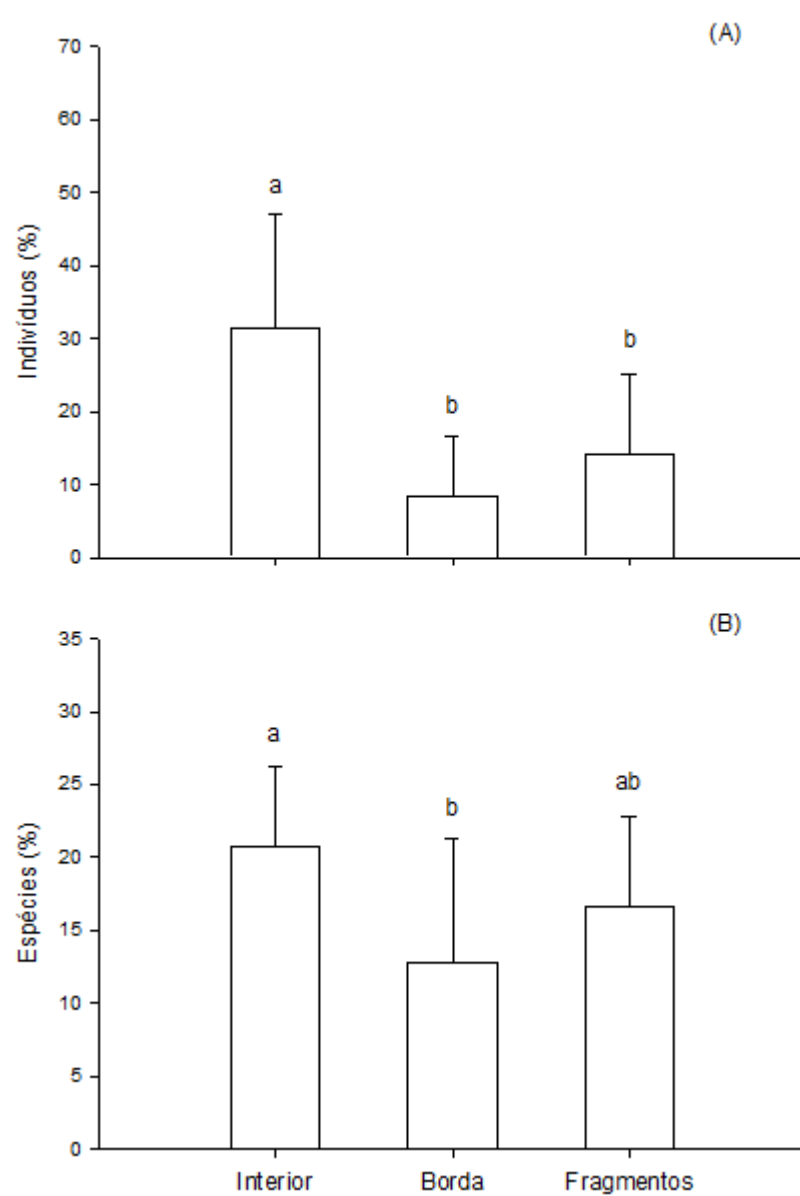


Figura. 2

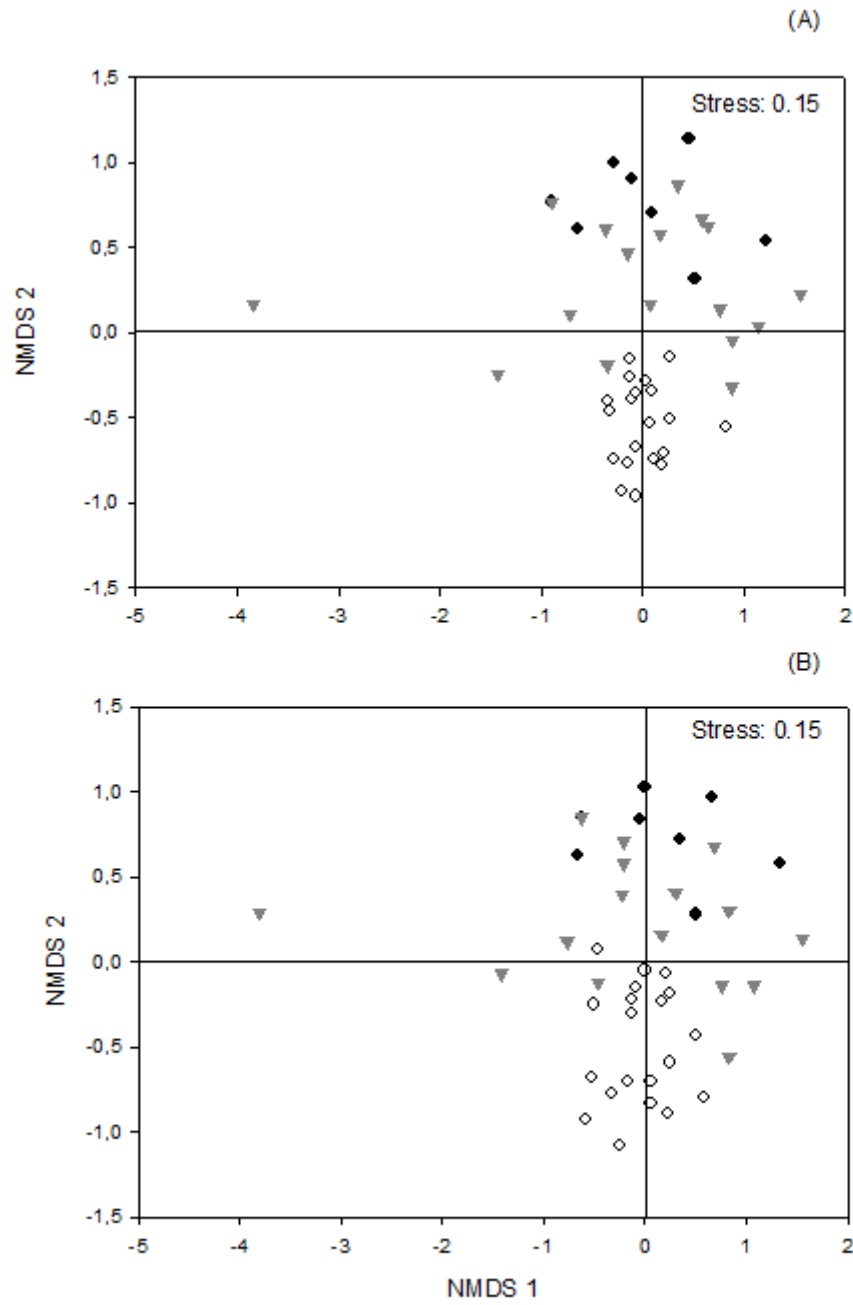


Figura. 3

4 CONCLUSÕES

Este estudo trouxe como contribuição o melhor entendimento sobre o efeito da fragmentação florestal sobre a plantas com nectários extraflorais. As plantas com nectários extraflorais são importantes por oferecer recursos alimentícios a vários animais invertebrados, principalmente, às formigas. Se estes atributos são perdidos pela perda de habitat, podemos esperar um efeito em cascata, em que animais que utilizem destes recursos também possam ser prejudicados. Este trabalho teve como resultados chaves:

- Fragmentos pequenos e bordas florestais apresentaram uma menor riqueza e abundância de plantas com nectários extraflorais;
- Pequenos fragmentos e bordas florestais apresentaram uma composição de árvores com nectários extraflorais mais similar do que em áreas de interior de floresta;
- Para esta paisagem, os nectários extraflorais mostraram ser um atributo mais conservado.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, Anurag. A. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a Neotropical ant-plant. **Ecology**, v.79, n.6, p.2100-2112, 1998.
- AGUILAR, Ramiro et al. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through meta-analysis. **Ecology Letters**, v.9, p.968-980, 2006.
- ALMEIDA, Walkiria R.; WIRTH, Rainer; LEAL, Inara R. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.128, p.551-557, 2008.
- BAKER, Herbert G.; BAKER, Irene. Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. **Nature**, v.251, p.543-545, 1973.
- BENÍTEZ-MALVIDO, Julieta et al. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v.21, p.397-406, 2005.
- BENITEZ-MALVIDO, Julieta. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology**, v.12, p.380-389, 1998.
- BENTLEY, Barbara. L. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in a reduction of herbivore damage. **Ecology**, v.57, p.815-820, 1976.
- BIXENMANN, Ryan. J.; COLEY, Phyllis D.; KURSAR, Thomas A. Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism. **Oecologia**, v.165, p.417-425, 2011.
- BLÜTHGEN, Nico; REIFENRATH, Kerstin. Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution. **Australian Journal of Botany**, v.51, p.515-527, 2003.
- BRENES-ARGUEDAS, Tania; COLEY, Phyllis D.; KURSAR, Thomas A. Divergence and diversity in the defensive ecology of *Inga* at two Neotropical sites. **Journal of Ecology**, v.96, p.127-135, 2008.
- BRONSTEIN, Judith L.; ALARCÓN, Ruben; GEBER, Monica. The evolution of plant-insect mutualism. **New Phytologist**, v.172, p.412-428, 2006.
- BRONSTEIN, Judith L. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding mutualism. **Biotropica**, v.30, p. 150-161, 1998.
- BRUNA, Emilio M; VASCONCELOS, Heraldo L; HEREDIA, Sylvia. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. **Biological Conservation**, v.124, p.209-216, 2005.
- CAGNOLO, Luciano. et al. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. **Conservation Biology**, v.23, p.1167-1175, 2009.

CHAPIN, Stuart F. III. et al. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v.405, p.234-242, 2000.

CLARKE, K Robert; GORLEY, Raymond N. **PRIMER v5: User manual/Tutorial**. PRIMER-E Ltd, Plymouth, 2001.

COIMBRA-FILHO, Ademar F.; CÂMARA, Ibsen G. **Os limites originais do Bioma Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil**. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para Conservação da Natureza (FBCN), 1996.

CRIST, Thomas O. Biodiversity, species interactions, and functions roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. **Myrmecological News**, v.12, p.3-13, 2009.

DAVIES T. Jonathan et al. Darwin's abominable mystery: Insights from a super tree of the angiosperms. **Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States of America**, v.101, p.1904-909, 2004.

DE LA FUENTE, Miguel A.; MARQUIS, Robert J. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of Neotropical rainforest tree. **Oecologia**, v.118, p.192-202, 1999.

DEAN, Warren. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1995.

DÍAZ-CASTELAZO, Ceclia et al. Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. **Ecology**, v.91, p.793-801. 2010

DOHM, Christoph. et al. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest fragmentation? **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, p. 645-649, 2011.

ELIAS, Thomas S. **The biology of nectaries: extrafloral nectaries their structure and distribution**. Nova York: Columbia University Press, 1983. p. 174-203.

FAHRIG, Lenore. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.

FIALA, Brigitte; LIENHART, Eduard. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. **Biodiversity and Conservation**, v.4, p.165-182, 1995.

FILARDI, Fabiana L. R.; GARCIA, Flávia Cristiana P.; OKANO, Rita Maria C. Caesalpinioideae (Leguminosae) lenhosas na estação ambiental de Volta Grande, Minas Gerais, Brasil. **Árvore**, v.33, p.1071-1084, 2009.

FILGUEIRAS, Bruno K.; IANNUZZI, Luciana; LEAL, Inara R. Habitat fragmentation alters the structure of dung beetles communities in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.144, p.362-369, 2011.

FONSECA, Carlos R. Nesting space limits colony size of the plant *Pseudomyrmex concolor*. **Oikos**, v.67, p.473-482, 1993.

FRITZ, Susanne A.; PURVIS, Andy. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. **Conservation Biology**, v.4, p.1042-1051, 2010.

GALEN, Candace. Catching ants with honey: an experimental test of distraction and satiation as alternative modes of escape from flower-damaging ants. **Oecologia**, v.144, p.80-87, 2005.

GALEN, Candace.; GEIB, Jennifer C. Density-dependent effects of ants on selection for bumble bee pollination in *Polemonium viscosum*. **Ecology**, v.88, p.1202-1209, 2007.

GALEN, Candace; BUTCHART, Brian. Ants in your plants: effects of nectar-thieves on pollen fertility and seed-siring capacity in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. **Oikos**, v.101, p. 521-528, 2003.

GIRÃO, Luciana C. et al. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest Landscape. **PLoS ONE**, v.2, n. 9, p.e908, 2007.

GOMES, Juliana P.; IANNUZZI Luciana; LEAL, Inara R. Resposta da comunidade de formigas (Hymenoptera; Formicidae) aos atributos dos fragmentos e da vegetação em uma paisagem da floresta Atlântica nordestina, Brasil. **Neotropical Entomology**, v.39, p.898-905, 2009.

GONZÁLEZ-TEUBER, Marcia; HEIL, Martin. The role of extrafloral nectar amino acids for the preferences of facultative and obligate ant mutualists. **Journal of Chemical Ecology**, v. 35, p. 459-468, 2009.

GRILLO, Alexandre S.; OLIVEIRA, MARCONDES, A.; TABARELLI, Marcelo **Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco: árvores**. Brasília: Editora Universitária de Pernambuco, 2006.

GRILLO, Alexandre S. As implicações da fragmentação e da perda de habitats sobre a assembleia de árvores na floresta Atlântica ao norte do São Francisco. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, 2005.

HEIL Martin et al. Temporal, special and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. **Functional Ecology**, v.14, p.749-757, 2000.

HEIL, Martin; MCKEY, Doyle. Protective ant-plant interactions as model system in ecological and evolutionary research. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.34, p.425-453, 2003.

HOLLAND, Julian N.; CHAMBERLAIN, Scott A.; HORN, Katherine C. Optimal defense theory predicts investment in extrafloral nectar resources in an ant-plant mutualism. **Journal of Ecology**, v.97, p.89-96, 2009.

HOLLAND, Julian N.; CHAMBERLAIN, Scott A.; MILLER, Tom E. X. Consequences of ants and extrafloral nectar for a pollination seed-consuming mutualism: ant satiation, floral distraction or plant defense? **Oikos**, v.0, p.001-008, 2011.

HOSSAERT-MCKEY, Martine et al. Differential associations with ants of three co-occurring species extrafloral nectary-bearing plants. **Écoscience**, v.8, p.325-335, 2001.

IBGE. **Atlas nacional do Brasil: região nordeste**. Rio de Janeiro: IBGE, 1985.

JORDANO, Pedro et al. **Biologia da Conservação: essências**. São Paulo: Editora Rima, 2006. p. 411-436.

KERSCH, Mônica F.; FONSECA, Carlos R. Abiotic factors and conditional outcome of an ant-plant mutualism. **Ecology**, v.86, p.2117-2126, 2005.

KOPTUR, Suzanne. Plants with extrafloral nectaries and ants in everglades habitats. **Florida Entomologist**, v.75, p.38-50, 1992.

KUPFER, Johan A.; MALANSON, George P.; FRANKLIN, Scott B. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentations effects. **Global Ecology and Biogeography**, v.15, p.8-20, 2006.

KURSAR, Thomas A. et al. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.106, p.18073-18078, 2009.

LABEYRIE, E. et al. Protection of *Passiflora glandulosa* (Passifloraceae) against herbivory: impact of ants exploiting extrafloral nectaries. **Sociobiology**, v.38, p.317-321, 2001.

LACH, Lori; HOBBS, Richard J.; MAJER, Jonathan D. Herbivory-induced extrafloral nectar increases native and invasive ant worker survival. **Population Ecology**, v.51, p.237-243, 2009.

LALIBERTE, Etienne et al. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, v.12, p.1-11, 2009.

LAURANCE, William F. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-Year investigation. **Conservation Biology**, v.16, p. 605-618, 2002.

LAURANCE, William F. et al. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, v.404, p.836-836, 2000.

LAURANCE, William F. **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. New Haven: Yale University Press, 2001. p. 158-168.

LAURANCE, William F. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology**, v.87, p. 469-482, 2006.

LEAL, Inara R. et al. Ant protection against herbivores and nectar thieves in *Passiflora coccinea* flowers. **Écoscience**, v.13, p.431-438, 2006.

LÔBO, Diêle et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distribution**, v.17, p.287-296, 2011.

LOPES, Ariadna V. et al. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v.142, p.1154-1165, 2009.

MASCHINSKI, Joyce; WHITHAM, Thomas G. The continuum plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. **American Naturalist**, v.134, p.1-19, 1989.

MELO, Felipe P. L.; LEMIRE, Danielle; TABARELLI, Marcelo. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic Forest fragment. **Ecoscience**, v.1, p.124-129, 2007.

MELO, Yanna; MACHADO, Silva R.; ALVES, Marccus. Anatomy of extrafloral nectaries in fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.163, p.87-98, 2010.

MELO; Felipe P. L.; DIRZO, Rodolfo; TABARELLI, Marcelo. Biased seed rain in Forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v.132, p. 50-60, 2006.

MEYER, Sebastian T.; LEAL, Inara R.; WIRTH, Rainer. Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (spp.) at the edge of an old Atlantic forest fragment. **Biotropica**, v.41, p.711-716, 2009.

MICHALSKI, Fernanda; NISHI, Ivone; PERES, Carlos A. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. **Biotropica**, v.39, p.691-701, 2007.

MITTERMEIER, Russel A. et al. **Hotspot: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Agrupacion Serra Madre: CEMEX, 1999. p. 430.

MORELLATO, Leonor P. C.; OLIVEIRA, Paulo S. Distribution of extrafloral nectaries in different types of Amazonian Brazil. **Flora**, v.185, p.33-38, 1991.

MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

NASCIMENTO, Elynton A.; DEL-CLARO, Kleber. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. **Flora**, v.205, p.754-756, 2010.

NESS, Josh H.; MORRIS, Willian F.; BRONSTEIN, Judith L. Integrating quality and quantity of mutualism service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. **Ecology**, v.87, p.921-921, 2006.

NESS, Josh H. *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. **Oecologia**, v.134, p.210-218, 2003.

OLIVEIRA, Marcondes A.; GRILLO, Alexandre s., TABARELLI, Marcelo. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic change in tree species assemblages. **Oryx**, v.38, p.389-394, 2004.

OLIVEIRA, Marcondes A.; SANTOS, André M, M.; TABARELLI, Marcelo. Profound impoverishment of large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v.256, n.11, p.1910-1917, 2008.

OLIVEIRA, Paulo S. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense*. **Functional Ecology**, v.11, p.323-330, 1997.

OLIVEIRA, Paulo S.; LEITÃO-FILHO, Hermogenes. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil. **Biotropica**, v.19, n.2, p.140-148, 1987.

PEMBERTON, Robert W. The occurrence and abundance of plant with extrafloral nectaries, the basis for antiherbivore defensive mutualisms, along a latitudinal gradient east Asia. **Journal of Biogeography**, v.25, p.661-668, 1998.

PULICE, Christine. E.; PACKER, Alissa A. Simulated herbivory induces extrafloral nectaries production in *Prunus avium*. **Functional Ecology**, v.22, p.801-807, 2008.

RADHIKA, Venkatesan. et al. Regulation of extrafloral nectar secretion by jasmonates in lima is light dependent. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.107, n.40, p.12228-12233, 2010.

RANTA, Pertti et al. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of Forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v.7, n.3, p.385-403, 1998.

RIBEIRO, Milton C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implication for conservation. **Biological Conservation**, v.142, p.1141-1153, 2009.

RICO-GRAY, Victor; OLIVEIRA, Paulo S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: The University of Chicago, 2007. p. 99-141.

RICO-GRAY, Victor et al. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. **Biotropica**, v. 30, n.2, p.190-200, 1998.

ROSUMÉK, Félix B. *et al.* Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. **Oecologia**, v.160, p.537-549, 2009.

RUDGERS, Jennifer A. Enemies of herbivores can shape the plant traits: selection in a facultative ant-plant mutualism. **Ecology**, v.85, n.1, p.192-205, 2004.

RUTTER, Matthew T.; RUSCHER, Mark D. Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: the costs and the benefits of a mutualism trait. **Evolution**, v.58, n.12, p.2657-2668, 2004.

SALA, Osvaldo E. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. 2000. **Science**, v. 287, p. 1770-1774, 2000.

SANTOS, André M. M. et al. Biogeographical relationships among tropical forests in northeastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v.34, n.3, p.437-446, 2007.

SANTOS, Bráulio A. et al. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v.141, p.249-260, 2008.

SCALON, Viviane R. Revisão taxonômica do gênero *Strychnodendron* Mart. (Leguminosae – Mimosoideae). Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, 2007.

SCHMID, Rudolf. Reproductive versus extra-reproductive – historical perspective and terminological recommendations. **The Botanical Review**, v.54, n.2, p.179-227, 1988.

SCHUPP, Eugene W.; FEENER Donald H. **Phylogeny, lifeform and habitat dependence of ant-defended plants in Panamanian forest**. Oxford: Oxford University Press, 1991. p.175-197.

SILVA, Juliana S. O gênero *Croton* L. (Euphorbiaceae) em Pernambuco, com ênfases nas espécies da microrregiões do vale do Ipanema. Dissertação, Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2009.

SILVA, Paulo S. D. et al. Do leaf-litter attributes affect richness of leaf-litter ants? **Neotropical Entomology**, v.45, p.542-547, 2011.

SILVA, José Maria C.; CASTELETTI, C. H. M. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. IN: GALINDO-LEAL, Carlos e CÂMARA, Ibsen G. (Ed.) **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook**. Washington DC: Center for Applied Biodiversity Science and Islands Press, 2003. p. 43-59.

SILVA, José Maria C.; TABARELLI, Marcelo. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, n. 6773, p. 72-74, 2000.

SOKAL RR; ROHLF FJ. **Biometry**. Nova York: Freeman and Company, 1995.

SOUZA-CONCEIÇÃO, Adilva, et al. Phylogeny of *Chamaecrista* Moench (Leguminosae-Caesalpinioideae) based on nuclear and chloroplast DNA regions. **Taxon**, v.58, p.1168-1180, 2009.

TABARELLI Marcelo et al. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v.24, n.6, p. 1654-1663, 2010.

TABARELLI, Marcelo; LOPES, Ariadna V.; PERES, Carlos A. Edge-effects drive tropical Forest fragments towards an early-successional system. **Biotropica**, v.40, n.6, p. 657-661, 2008.

TABARELLI, Marcelo; MANTOVANI, Waldir; PERES, Carlos A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v.91, p.119–127, 1999.

TABARELLI, Marcelo; SILVA, José Maria C.; GASCON, Claude. Forest fragmentation, synergism and the impoverishment of Neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v.13, p.1419-1425, 2004.

TERBORGH, John et al. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science**, v.294, n.5548, p.1923-1926, 2001.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.161, p.105-121, 2009.

THOMPSON, John N. **The geographic mosaic of coevolution**. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.

VELOSO, Henrique P.; RANGEL-FILHO, Antônio L. R.; LIMA, Jorge Carlos A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Editora da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 1991.

VORMISTO, Jaana et al. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. **Ecography**, v.23, p.349-359, 2000.

WAGNER, Diane. The influence of ant nests on *Acacia* seed production, herbivory and soil nutrients. **Journal of Ecology**, v.85, n.1, p.83-93, 1997.

WAGNER, Diane; NICKLEN, Fleur. Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? **Journal of Ecology**, v.98, p.614-624, 2010.

WAGNER, Diane; KAY, Adam. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. **Evolutionary Ecology Research**, v.4, p.293-305, 2002.

WEBB, Campbell O.; ACKERLY, David D; KEMBEL, Steven W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. **Bioinformatics**, v.24, p.2098-2100, 2008.

WIRTH, Rainer et al. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.23, p.501, 2007.

WIRTH, Rainer et al. Plant-herbivore interactions at the forest edge. **Progress in Botany**, v.68, p.423-448, 2008.

WIRTH, Rainer; LEAL, Inara R. Does rainfall affect temporal variability of ant protection in *Passiflora coccinea*? **Écoscience**, v.8, n.4, p.450-453, 2001.

WOOLEY, Stuart C. et al. Extrafloral nectarines in Aspen (*Populus tremuloides*): heritable genetic variation and herbivore-induced expression. **Annals of Botany**, v.100, p.1337-1346, 2007.