

UFRRJ
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
AMBIENTAIS E FLORESTAIS

DISSERTAÇÃO

**Interações entre Forídeos Parasitóides (Diptera:
Phoridae) e *Acromyrmex niger* Smith (Hymenoptera:
Formicidae) em uma Paisagem Fragmentada da Mata
Atlântica, RJ**

Corina Anahí Barrera

2016



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS**

**INTERAÇÕES ENTRE FORÍDEOS PARASITÓIDES (DIPTERA:
PHORIDAE) E *Acromyrmex niger* Smith (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE) EM UMA PAISAGEM FRAGMENTADA DA MATA
ATLÂNTICA, RJ**

CORINA ANAHÍ BARRERA

Sob a orientação do professor
Jarbas Marçal de Queiroz

e Co-orientação da doutora
Luciana Elizalde

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Conservação da Natureza

Seropédica, RJ
2016

577.0981

B272i

T

Barrera, Corina Anahí, 1985-

Interações entre forídeos parasitóides (Diptera: Phoridae) e *Acromyrmex niger* Smith (Hymenoptera: Formicidae) em uma paisagem fragmentada da Mata Atlântica, RJ / Corina Anahí Barrera. - 2016.

57 f.: il.

Orientador: Jarbas Marçal de Queiroz.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, 2016.

Bibliografia: f. 44-57.

1. Paisagens fragmentadas - Mata Atlântica - Teses. 2. Formiga-cortadeira - Parasito - Teses. 3. Formiga-cortadeira - Controle biológico - Teses. 4. Relação hospedeiro-parasito - Teses. 5. Ecossistemas - Mata Atlântica - Teses. 6. Díptero - Teses. I. Queiroz, Jarbas Marçal de, 1968- II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais. III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E FLORESTAIS**

CORINA ANAHÍ BARRERA

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, área de concentração em Conservação da Natureza.

DISERTAÇÃO APROVADA EM 24/02/2016

Jarbas Marçal de Queiroz. Prof. Dr. UFRRJ
(Orientador)

Alexandra Pires Fernandez. Prof^a. Dr^a. UFRRJ

Omar Eduardo Bailez. Prof. Dr. UENF

Dedicatória

"Dedico este trabalho a minha
família, especialmente a minha
sobrinha Aimé"

Agradecimentos

A meu pai e minha mãe pelo apoio incondicional e cada um dos ensinamentos que me permitiram ter chegado até aqui.

A meu irmão e minha cunhada por ter me dado o presente mais lindo, minha sobrinha Aimé, que me deu a força necessária e por estar comigo sempre.

Ao resto da minha família, avô, tios e primos por todo o carinho e apoio.

A meu avô, que desde onde estiver me protege sempre.

Ao Prof. Jarbas Marçal de Queiroz pela oportunidade, orientação e toda a ajuda durante essa fase da minha profissão.

A Dra. Luciana Elizalde pela co-orientação e auxílio desde o início deste caminho e durante todo o processo.

A minha amiga e parceira de trabalho Erin Becker, pelos acompanhamentos, trabalho em equipe e toda a ajuda imprescindível para o desenvolvimento desse projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, pelo aceite e à CNPq (programa PEC-PG, processo n° 190306/2013-0), pela bolsa concedida.

À CAPES (processo n° 23038.001221/2014-87) e FAPERJ (processo n.º 111.245/2014), pelo apoio financeiro.

Ao pessoal da Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA), especialmente Raquel, Nicholas, Tom, Cleia e Jorge, pela autorização de coleta, o carinho e o auxílio em cada dia de amostragem.

Ao meu amigo e colega, Thalles Lavinsky pelo auxílio na identificação dos forídeos parasitóides e toda a ajuda oferecida.

A todos os professores do Departamento de Ciências Ambientais e do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais pelos ensinamentos.

Aos meus amigos e colegas, Iris, Mayara P., Rodrigo, Débora, Karla, Guilherme, Kelly, Daniel, Drica, Rodolfo, Janete, Pedro, Carlos Magno, Mayara M., Luciene, Ana, Jucilene, Raquel, por me receber tão bem, se tornar minha família no Brasil e me acompanhar durante toda essa etapa.

Aos meus amigos e colegas do laboratório, Eder, Raquel, Marina, Amanda, Danila, pela ajuda no trabalho experimental, a boa convivência, todos os momentos compartilhados e por fazer do nosso trabalho uma atividade mais prazerosa.

Aos todos meus amigos da Argentina pelo apoio e acompanhamento de sempre.

Biografia

Corina Anahí Barrera nasceu 18 de Outubro de 1985, na cidade Oncativo da província de Córdoba em Argentina. Seu pai Héctor Jesus Barrera, sua mãe Silvia Noemí Lupino e seu único irmão Marcos Facundo Barrera. Iniciou a graduação em 2004 na Universidad Nacional de Córdoba, cursou Licenciatura em Ciências Biológicas formando em 2010 e defendeu seu trabalho de monografia em 2012 adquirindo o título de Bióloga. Sua carreira como mirmecóloga começou com esse primeiro trabalho, pesquisando sobre formigas cortadeiras em um ambiente fragmentado do centro da Argentina. Em 2011 participou pela primeira vez do Simpósio de Mirmecologia, importante evento internacional realizado no Brasil a cada dois anos. Em 2014 tornou-se bolsista do programa PEC-PG e ingressou no curso de Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais na Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro no Brasil, formando como mestra em fevereiro de 2016. Sua linha de pesquisa mais recente envolve ecologia, interações entre forídeos parasitóides e formigas cortadeiras e também fragmentação de habitats.

RESUMO

BARRERA, Corina Anahí. **Interações entre Forídeos Parasitóides (Diptera: Phoridae) e *Acromyrmex niger* Smith (Hymenoptera: Formicidae) em uma Paisagem Fragmentada da Mata Atlântica, RJ.** 2016. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais, Conservação da Natureza). Instituto de Florestas, Departamento de Ciências Ambientais, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2016.

A perda de habitats é uma das principais ameaças para a biodiversidade global. Em ambientes fragmentados as espécies ficam com menor capacidade de dispersão e suas interações são mais propensas à extinção. Todavia, as espécies são afetadas de maneira diferente por este tipo de perturbação. Desta forma, a estrutura da comunidade, as interações interespecíficas e as funções ecológicas são alteradas e a magnitude e direção das mudanças são imprevisíveis. As interações parasitóide-hospedeiro são um exemplo das que podem ser muito afetadas. Dentre elas, as interações entre parasitóides e formigas estão entre as mais relevantes. Certos grupos de formigas, como as cortadeiras, podem se tornar pragas agrícolas, portanto seu controle biológico é de suma importância. Essas formigas possuem um papel chave nos ecossistemas, pois são consideradas os herbívoros dominantes da região Neotropical. Um grupo importante de inimigos naturais de formigas cortadeiras são os dípteros parasitóides da família Phoridae. Interações entre forídeos parasitóides e formigas cortadeiras em uma região fragmentada da Mata Atlântica compõem um modelo bastante promissor para sua investigação como indicador dos impactos causados pela fragmentação de habitats, pois os forídeos são os parasitóides mais importantes dessas formigas e possuem uma forte especialização nas mesmas. O objetivo geral deste trabalho foi estudar os efeitos da perda da superfície florestal sobre os forídeos parasitóides da formiga cortadeira *Acromyrmex niger*, uma espécie comum na Mata Atlântica. Este trabalho foi realizado na Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) e arredores no Estado do Rio de Janeiro. Foram amostrados dez fragmentos florestais de diferentes tamanhos (cinco grandes >80 ha e cinco pequenos <20 ha) e três regiões de floresta contínua (>1000 ha). Uma a cinco colônias de *A. niger* foram marcadas no interior de cada fragmento e local de mata contínua. Sobre cada ninho, durante 15 minutos, todos os forídeos em interação com as operárias foram coletados e depois identificados. Também, em cada colônia amostrada, foram coletadas aproximadamente 200 operárias e mantidas para criação dos parasitóides. Para a análise de dados foram feitas análises de variância e regressões simples. Foram identificados três gêneros de forídeos: *Myrmosicarius*, *Apocephalus* e *Neodohrniphora*, tanto observados no campo em interações com as operárias quanto criados em laboratório a partir de operárias coletadas no campo. A abundância total, a porcentagem de parasitoidismo total, a riqueza de gêneros de forídeos adultos observados no campo e a riqueza de gêneros de forídeos imaturos, foram significativamente maiores nos locais de floresta contínua sem diferenças significativas entre fragmentos grandes e pequenos. A abundância de *Apocephalus* e a porcentagem de parasitoidismo de *Myrmosicarius* também foram maiores em locais de mata contínua, mas com diferenças significativas só em relação aos fragmentos pequenos. Os resultados ofereceram a primeira evidência dos efeitos do tamanho do habitat sobre o sistema forídeo-*Acromyrmex* em floresta tropical úmida, avaliando em conjunto a presença de forídeos adultos no campo e a porcentagem de parasitoidismo determinada através de métodos experimentais no campo e no laboratório.

Palavras-Chaves: Controle biológico, Fragmentação florestal, Formigas cortadeiras.

ABSTRACT

BARRERA, Corina Anahí. **Interactions between phorid parasitoids (Diptera: Phoridae) and *Acromyrmex niger* Smith (Hymenoptera: Formicidae) in a fragmented landscape of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro.** 2016. Dissertation (Masters in Environmental Science, Rural Federal University of Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2016).

Habitat loss is one of the main threats to global biodiversity. In fragmented habitats, species have more limited capacity for dispersal and as a result are at higher risk of extinction. However, different species respond differently to this kind of disturbance. Therefore, community structure, interspecific interactions, and ecological functions become altered, and the magnitude and direction of the changes are unpredictable. Host-parasitoid interactions are an example of interactions that can be highly impacted, and in the tropics, interactions between parasitoids and ants are among the most relevant. In the Neotropics, leaf-cutting ants are considered dominant herbivores and play a key role in ecosystem functioning. These ants can also become agricultural pests, and therefore their biological control is of high economic importance. An important group of natural enemies of leaf-cutting ants are the dipteran parasitoids of the family Phoridae. Interactions between phorid parasitoids and leaf-cutting ants in a fragmented region of the Atlantic Forest of Southeastern Brazil comprise a promising model system to study the impacts of habitat fragmentation, since phorids are the most important parasitoids of these ants and show a high degree of specialization for host ant species. The overall goal of this work was to study the effects of reduction in forest cover, one of the most important negative impacts of fragmentation, upon phorid parasitoids of the leaf-cutting ant *Acromyrmex niger*, a common species in the Southeastern Atlantic Forest. This work was conducted at the Guapiaçu Ecological Reserve (REGUA) and surrounding areas in the State of Rio de Janeiro. Ten forest fragments of different sizes (five large >80 ha and five small <20 ha) were sampled, as well as three regions of continuous forest (>1000 ha). One to five colonies of *A. niger* were marked in the interior of each fragment and continuous forest location. At each nest, all of the phorids in interaction with the worker ants were collected for a period of 15 minutes and later identified in the laboratory. Additionally, approximately 200 worker ants were collected from each colony and maintained in the laboratory for the rearing of parasitoids. For the data analysis were made analysis of variance and simple regression. Were identified three genus of phorids: *Myrmosicarius*, *Apocephalus* and *Neodohrniphora* both observed in the field in interactions with the workers as reared in the laboratory from workers collected in the field. The total phorid abundance, total parasitism percentage, and genus richness of immature phorids were significantly greater in continuous forest sites than forest fragments, while there were no significant differences between large and small fragments. The abundance of *Apocephalus* and the parasitism percentage of *Myrmosicarius* were also greater in the continuous forest sites, but the difference was only significant in comparison to small forest fragments. These results have provided the first evidence about the effects of habitat size on the phorid-*Acromyrmex* system in tropical rain forest, through an evaluation of the abundance and richness of parasitoids as adults in the field and the reared of immature phorids in the laboratory.

Keywords: Biological control, forest fragmentation, leaf-cutting ants

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Lista de espécies de forídeos parasitóides observados em associação com *Acromyrmex niger* em diferentes Estados do Brasil..... 10
- Tabela 2.** Número, latitude, longitude, tamanho dos locais e presença ou não de colônias de *A. niger* na Reserva Ecologia de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil. (Continua)24
- Tabela 3.** Número de forídeos parasitóides adultos coletados no campo e imaturos criados no laboratório, por gênero, obtidos de ninhos de *Acromyrmex niger* de mata contínua e de mata fragmentada (fragmentos grandes e pequenos) da Reserva Ecológica de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil.28
- Tabela 4.** Medidas de tendência central, dispersão (D.P.) e coeficiente de variação (desvio padrão/média*100) para a abundância de adultos, a % de parasitoidismo e a riqueza de forídeos parasitóides de *Acromyrmex niger* em cada um dos habitats avaliados na Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil.29

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa da área de distribuição de *Acromyrmex niger* no Brasil. Abreviaturas de nomes dos estados brasileiros: CE= Ceará, ES= Espírito Santo, MG= Minas Gerais, RJ= Rio de Janeiro, RS= Rio Grande do Sul, SC= Santa Catarina, SP= São Paulo..... 11
- Figura 2.** Mapa da área de contraste entre a cobertura original da Mata Atlântica e os remanescentes florestais atuais no Brasil. Abreviaturas de nomes dos estados brasileiros: AL= Alagoas, BA= Bahia, CE= Ceará, ES= Espírito Santo, GO= Goiás, MA= Maranhão, MG= Minas Gerais, MS= Mato Grosso do Sul, PE= Pernambuco, PB= Paraíba, PI= Piauí, PR= Paraná, RN= Rio Grande do Norte, RS= Rio Grande do Sul, SC= Santa Catarina, SE= Sergipe, SP= São Paulo, TO= Tocantins..... 13
- Figura 3.** Região de estudo, município de Cachoeiras de Macacu no estado de Rio de Janeiro, Brasil (no quadro esquerdo). No quadro direito, floresta contínua da Reserva Ecológica de Guapiaçu. Em preto as áreas com cobertura florestal. 16
- Figura 4.** Operárias de *Acromyrmex niger*, da Mata Atlântica do sudeste do Brasil (Rio de Janeiro). 17
- Figura 5.** Locais selecionados na Reserva Ecológica de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil. Marca preta= sede da REGUA, marca azul= local de mata contínua, marca amarela= fragmento grande, marca verde= fragmento pequeno..... 18
- Figura 6.** Entrada ao ninho de *Acromyrmex niger* localizado em um fragmento grande da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. 19
- Figura 7.** Amostras de operárias de *Acromyrmex niger* da Reserva Ecológica de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil. (A) Vivas, separadas por colônia; (B) e (C) Mortas, separadas por colônia e data; (D) Mortas, contendo pupas de forídeos parasitoides e isoladas individualmente por colônia e data. 21
- Figura 8.** (A) Abundância total de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo total de cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha de cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores. 26
- Figura 9.** Forídeos parasitoides identificados no nível de gênero. (A) Adulto de *Apocephalus*; (B) Pupa de *Apocephalus* no tórax do hospedeiro; (C) Adulto de *Myrmosicarius*; (D) Pupa de *Myrmosicarius* no fundo da cabeça do hospedeiro; (E) Adulto de *Neodohrniphora*; (F) Pupa de *Neodohrniphora* aparecendo pela boca do hospedeiro... 27
- Figura 10.** (A) Riqueza de gêneros de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) riqueza de gêneros de forídeos imaturos obtidos na criação para cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha de cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores. 30
- Figura 11.** (A) Abundância de forídeos adultos do gênero *Apocephalus* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo de cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha de cima (1-51) correspondem

- aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores.31
- Figura 12.** (A) Abundância de forídeos adultos do gênero *Myrmosicarius* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo de cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores.32
- Figura 13.** (A) Abundância média total de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo média total das colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.33
- Figura 14.** (A) Riqueza de gêneros média de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) riqueza de gêneros média de forídeos imaturos para as colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.34
- Figura 15.** (A) Abundância média de forídeos adultos do gênero *Apocephalus* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo média das colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.35
- Figura 16.** (A) Abundância média de forídeos adultos do gênero *Myrmosicarius* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo média das colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.35

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	1
2 REVISÃO DA LITERATURA	2
2.1 Perda e Fragmentação de Habitats.....	2
2.2 Interação Consumidor-Recurso	4
2.3 Interação Parasitóide-Hospedeiro.....	6
2.4 Forídeos Parasitóides (Diptera: Phoridae) de Formigas Cortadeiras.....	7
2.5 Formigas Cortadeiras como Hospedeiros e o caso de <i>Acromyrmex niger</i> Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae)	9
2.6 Ecossistema Mata Atlântica.....	12
3 SÍNTESE, OBJETIVOS E HIPÓTESE	15
4 METODOLOGIA	16
4.1 Área de Estudo.....	16
4.2 Coleta de Dados.....	17
4.3 Análises de Dados	22
5 RESULTADOS	24
5.1 Efeitos da Perda da Superfície Florestal sobre a Interação Forídeo Parasitóide- <i>Acromyrmex niger</i>	24
6 DISCUSSÃO	37
7 CONCLUSÃO	43
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44

1 INTRODUÇÃO GERAL

Atualmente, é amplamente reconhecido que as áreas protegidas não são suficientes para frear a devastação da biodiversidade devido à fragmentação de habitats. Há uma necessidade crescente de avaliar a função dos ecossistemas em habitats fragmentados, chamando atenção para as práticas que têm a utilidade de manejar as terras para sua conservação (NOVACEK & CLELAND, 2001; ELMQVIST *et al.*, 2003; TSCHARNTKE *et al.*, 2005). Além do grande valor para a conservação dos grandes fragmentos florestais, há necessidade de manejar pequenos fragmentos para manter a funcionalidade do mosaico da paisagem, bem como interferir na matriz que vincula os fragmentos para minimizar os efeitos de borda e aumentar a conectividade (RIBEIRO *et al.*, 2009). Para alcançar esses objetivos é de suma importância conhecer como a riqueza de espécies, a abundância de organismos e as interações entre as espécies são afetadas pela fragmentação de habitats.

As formigas cortadeiras são um grupo de organismos muito importante, já que representam os herbívoros dominantes na região Neotropical (HÖLLDOBLER & WILSON 1990) e graças à grande capacidade de modificar o seu próprio ambiente e/ou o de outras espécies são consideradas "engenheiras de ecossistemas" (JONES *et al.*, 1994; LEAL *et al.*, 2014). Este papel ecológico é potencializado em ambientes onde as condições para a proliferação destas formigas são favoráveis, principalmente pela diminuição do custo de localização de recursos palatáveis (WIRTH *et al.*, 2007). Além da relevância da conservação por si, essas formigas podem ser importantes pragas agrícolas nos Neotrópicos, especialmente, no Brasil (DELLA LUCIA, 2003). As populações de formigas cortadeiras podem ser favorecidas por alterações ambientais provocadas pelo homem; grande parte da evidência conhecida tem documentado que a densidade de ninhos dessas formigas aumenta em condições de desmatamento, uso agrícola da terra e fragmentação de habitats (FOWLER *et al.*, 1986; FORTI *et al.*, 2006; WIRTH *et al.*, 2007). Os antecedentes propõem que os efeitos da fragmentação favorece as formigas cortadeiras principalmente nas bordas dos fragmentos, como consequência do aumento das espécies pioneiras de plantas (URBAS, 2007; WIRTH *et al.*, 2007; LOZANO-ZAMBRANO *et al.*, 2009), a diminuição na abundância de predadores (URBAS, 2007; ALMEIDA *et al.*, 2008) e as condições microclimáticas particulares (JAFFE & VILELA, 1989) que esse ambiente possui.

Por outro lado, as formigas cortadeiras podem ser atacadas por parasitóides que oferecem um importante serviço ecossistêmico, este é associado com as interações que possuem com as formigas e o controle biológico que exercem sobre as mesmas (COSTANZA *et al.*, 1997; KRUESS & TSCHARNTKE, 1994). Assim, para sistemas com perda da área florestal, a importância de compreender como essas interações são afetadas pela fragmentação de habitats se torna de grande relevância.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 Perda e Fragmentação de Habitats

A perda de habitats é uma das principais ameaças para a biodiversidade global (KRUESS & TSCHARNTKE, 1994; FOLEY *et al.*, 2005). A forte degradação por causa da fragmentação de habitats tem provocado retração das florestas no mundo inteiro (SALA *et al.*, 2000). Inclusive há evidências empíricas que sugerem que as mudanças qualitativas nos habitats remanescentes causam alterações nas comunidades biológicas (KELLMAN *et al.*, 1996; HUNTER, 2002; CERQUEIRA *et al.*, 2003). O conceito de fragmentação pode se atribuir às alterações de um ambiente original no qual um habitat contínuo é dividido em fragmentos ou remanescentes mais ou menos isolados (SHAFER, 1990). O resultado desta fragmentação, causada principalmente por atividades antropogênicas, é uma paisagem semelhante a um mosaico, composto por manchas isoladas de habitat original e envolto por ambientes mais ou menos hostis de pastagens e terras agrícolas: a matriz. O processo de fragmentação de habitats traz consigo uma série de consequências que afetam direta ou indiretamente os fragmentos resultantes, tais como grau de isolamento, distância entre os fragmentos, efeito de borda, tamanho e forma dos fragmentos e o tipo de matriz circundante (HARRIS, 1984; CERQUEIRA *et al.*, 2003).

O tamanho do fragmento florestal é uma variável muito importante para considerar (BARBOSA & MARQUET, 2002; FAHRIG, 2003; EWERS & DIDHAM, 2006), principalmente para a conservação das espécies (SAUNDERS *et al.*, 1991). O padrão demonstrado pela relação espécies-área estabelece que habitats maiores suportam uma biota mais diversa (CONNOR & MCCOY, 1979; FAHRIG, 2003; DRAKARE *et al.*, 2006). Portanto, fragmentos menores podem ter heterogeneidade de habitat reduzida e afetar negativamente a abundância das populações (KRUESS & TSCHARNTKE, 2000), a biodiversidade em geral (WATLING & DONNELLY, 2006) assim como o número de interações presente (SABATINO & MACEIRA, 2010; KAARTINEN & ROSLIN, 2011). Espécies de maior tamanho são consideradas mais sensíveis à perda da área do habitat devido às necessidades de maior espaço e recursos, ao menor tamanho da população e que se reproduzem mais lentamente (GREENLEAF *et al.*, 2007; WHITE *et al.*, 2007). Não obstante, organismos pequenos, como por exemplo alguns insetos, possuem esperança de vida curta e capacidade de dispersão limitada que se tornam mais importantes e os deixa mais vulneráveis no momento de enfrentar um ambiente fragmentado (DAVIES *et al.*, 2000; TSCHARNTKE *et al.*, 2002). De outra forma, alguns estudos sugerem que tanto as características demográficas das populações quanto a estrutura da rede de interações, têm relação direta com a vulnerabilidade delas à extinção (ALLESINA & BODINI, 2004; JONSSON *et al.*, 2006).

O efeito de borda também tem um importante papel na dinâmica de ambientes fragmentados. Esse efeito pode provocar alterações tanto abióticas quanto bióticas, como na densidade das espécies e também nos processos ecológicos dos quais elas fazem parte (LAURANCE *et al.*, 2002). Por outro lado, espécies consideradas vulneráveis à fragmentação de habitat respondem negativamente à criação das bordas, pois, em geral, precisam de áreas mais extensas e/ou são menos tolerantes ao ambiente matriz. Entretanto, aquelas espécies que são resilientes ao processo de fragmentação possuem características opostas (LAURANCE & VASCONCELOS, 2009).

Em ambientes fragmentados, as populações também podem ser menores porque se a matriz é hostil o suficiente para impedir a dispersão dos organismos, a possibilidade de recuperação através de populações vizinhas é reduzida (JOHNSON, 1998). Desse modo, as espécies ficam com menor capacidade de dispersão e suas interações mais propensas à extinção (CAGNOLO *et al.*, 2009). Todavia, as espécies são afetadas de maneira diferente pela fragmentação de habitat, com algumas sendo muito sensíveis enquanto outras podem até mesmo aumentar suas populações (FAHRIG, 2003). Desta forma, a estrutura da comunidade, as interações interespecíficas e as funções ecológicas são também afetadas e a magnitude e a direção das mudanças, muitas vezes, são imprevisíveis (TSCHARNTKE *et al.*, 2002). Apesar disso, várias das respostas que as espécies manifestam frente aos efeitos da fragmentação de habitat já foram obtidas e revisadas (EWERS & DIDHAM, 2006). Por exemplo, há trabalhos que revelam que o efeito da fragmentação de habitat é mais severo para organismos que ocupam os níveis tróficos superiores (KRUESS & TSCHARNTKE, 2000; MONTOYA *et al.*, 2006) e para aqueles com nicho ecológico estreito ou muito especializado (HENLE *et al.*, 2004; CAGNOLO *et al.*, 2009). Essa última característica é vinculada ao conceito de especialização ecológica, onde tanto o grau de especialização quanto a assimetria das interações com outros organismos explicariam as respostas das espécies à perturbação (VAZQUEZ & SIMBERLOFF, 2002).

Essas respostas variáveis que as populações e comunidades de organismos apresentam frente aos efeitos da fragmentação de habitat, já foram demonstradas em diferentes tipos de ambientes. A perda de área florestal pode afetar negativamente a abundância e a riqueza de uma grande variedade de grupos taxonômicos, por exemplo: árvores de grande porte (LAURANCE *et al.*, 1998), grandes e pequenos mamíferos (PRIST *et al.*, 2012; GOMES *et al.*, 2011; KOSYDAR *et al.*, 2014), pássaros (CORDEIRO *et al.*, 2015), anfíbios e répteis (CABRERA-GUZMÁN & REYNOSO, 2012), borboletas (BROWN & HUTCHINGS, 1997), besouros (GOLDEN & CRIST, 2000) e formigas (VASCONCELOS *et al.*, 2006). Por outro lado, a fragmentação pode aumentar a riqueza e a abundância de certos organismos, especialmente pela extensão das bordas, que provocam mudanças microclimáticas (alteração nos fluxos de radiação solar, vento, água e nutrientes, dentre outros processos) (LAURANCE *et al.*, 2007). Exemplos desses últimos são: plantas pioneiras (OLIVEIRA *et al.*, 2004), formigas cortadeiras (WIRTH *et al.*, 2007; BARRERA *et al.*, 2015) e outros invertebrados (DIDHAM, 1997).

A interação entre as populações dentro da comunidade também pode sofrer o impacto. Os resultados de alguns estudos sugerem que interações tritróficas (planta-herbívoro-parasitóide) podem ser alteradas com a perda de área segundo a amplitude trófica e o nível trófico na cadeia alimentar, sendo os principalmente afetados os predadores (parasitóides) de hábito alimentar especialista (CAGNOLO *et al.*, 2009), até inclusive mais que as populações de herbívoros (KRUESS & TSCHARNTKE, 1994).

Em síntese, o processo de fragmentação pode produzir alterações tanto na riqueza quanto na abundância relativa das espécies, provocando, dessa forma, mudanças na estrutura trófica das comunidades, especialmente naquelas consideradas mais vulneráveis a esse tipo de perturbação (RANTA *et al.*, 1998).

2.2 Interação Consumidor-Recurso

A estrutura dos ecossistemas se encontra regulada pela energia que flui através de cada um dos seus componentes e depende da quantidade que chega a cada um dos níveis tróficos: herbívoros, predadores e decompositores (BEGON *et al.*, 2007). Há demonstrações de que essa regulação é influenciada pelas forças "top-down" e "bottom-up". O ponto de vista "top-down" sugere que cada nível de uma rede alimentar depende dos efeitos que os consumidores (predadores, parasitas e parasitóides) exercem sobre eles. No entanto, na direção oposta, do ponto de vista "bottom-up", estabelece-se que cada nível na rede é limitado pelos recursos disponíveis no nível inferior, como presas, nutrientes, etc. (MATSON & HUNTER, 1992).

As alterações no tamanho, dinâmica e composição de populações e comunidades podem ter repercussões nos diferentes processos ecossistêmicos (RANTA *et al.*, 1998). Por exemplo, os efeitos que a fragmentação florestal causam sobre as relações tróficas podem afetar o controle "top-down" (RAO, 2000). A teoria ecológica de HOLT (2002) sugere que são os predadores os mais suscetíveis à situações de perturbação e assim, espera-se que a proporção de espécies nos diferentes níveis tróficos seja alterada com a fragmentação do habitat. Essa maior pressão da fragmentação sobre os organismos de níveis superiores, pode ser causada por efeitos diretos sobre suas próprias populações ou indiretamente quando as afetadas são as populações de presas (BASCOMPTE & SOLÉ, 1998). Apesar disso, nem sempre predadores são os mais vulneráveis à extinção nas paisagens fragmentadas, por exemplo, no estudo de MIKKELSON (1993), não foi encontrada nenhuma evidência que mostrasse que alguma das categorias tróficas tivesse tendência a se extinguir mais rapidamente que outra.

A criação das bordas, como consequência da fragmentação, gera um tipo de ambiente com microclima específico que também pode influenciar negativamente os processos "bottom-up" e "top-down" (WIRTH *et al.*, 2008). Porém, não está completamente claro como as mudanças

causadas pela fragmentação de habitat afetam tanto às interações entre herbívoros e as plantas que eles consomem, quanto às estabelecidas entre os herbívoros e seus inimigos naturais. Há estudos que sugerem que as populações de herbívoros são alteradas por mudanças na quantidade e qualidade dos recursos vegetais que eles consomem e acontecem por variações na incidência de luz (YAMASAKI & KIKUZAWA, 2003), um fator muito variável em ambientes fragmentados (LAURANCE *et al.*, 2007). Por outro lado, as populações de herbívoros podem ser reguladas pela abundância de predadores e parasitóides que, como mencionado anteriormente, é muito afetada como consequência da fragmentação (KRUESS & TSCHARNTKE, 1994). Como exemplo desse último tipo de controle, foi demonstrado que em áreas perturbadas e bordas de floresta, uma redução na abundância e eficiência de parasitóides (ALMEIDA *et al.*, 2008) e outros predadores (WHITH *et al.*, 2008), favorece o aumento da densidade de colônias de formigas cortadeiras.

Há vários outros estudos que demonstraram os diferentes efeitos que o tamanho do fragmento florestal pode ter sobre as interações consumidor-recurso. KALKO (1998) observou que os fragmentos florestais menores que dez hectares tiveram menor abundância e riqueza de morcegos insetívoros, enquanto que a abundância e riqueza das espécies frugívoras foram maiores. Comunidades de microartrópodes apresentaram menor abundância e riqueza em fragmentos menores e mais perturbados, sendo que a velocidade dessa diminuição também dependeu da conectividade com o ambiente circundante; apesar disso neste caso não houve diferenças entre os níveis tróficos (STARZOMSKI & SRIVASTAVA 2007). No caso do trabalho de VON ZEIPEL *et al.* (2006), eles avaliaram mudanças em interações tróficas entre uma planta perene, uma mariposa predadora de sementes e seus parasitóides associados, segundo o tamanho populacional das plantas, equivalente a fragmentos de floresta. Aqui, os resultados revelaram que pequenas populações de plantas tiveram maior predação de sementes como consequência de menor abundância dos parasitóides, enquanto nas grandes populações de plantas os parasitóides foram abundantes e o nível de predação das sementes foi reduzida.

Os padrões observados para outros grupos de insetos são complexos e nem todos apóiam a hipótese de que fragmentos menores têm uma maior proporção de populações de níveis tróficos inferiores (LAURANCE & VASCONCELOS, 2009). Por exemplo, a composição de diferentes grupos funcionais de cupins muda com a fragmentação, havendo uma diminuição geral na biodiversidade das comunidades (SOUZA & BROWN, 1994). DIDHAM *et al.* (1998) encontraram que espécies de besouros de grupos tróficos diferentes mudaram significativamente sua proporção de ocorrência na comunidade, com a distância a partir do ambiente de borda, sendo as espécies predadoras as menos afetadas. Outro estudo mostrou que o parasitoidismo de uma vespa parasitóide de aranhas não variou com o tamanho do habitat nem com o isolamento do mesmo; a dinâmica populacional desses carnívoros secundários poderia ser regulada por outros fatores como a dispersão e a preferência no tipo de habitat (COUDRAIN *et al.*, 2013).

2.3 Interação Parasitóide-Hospedeiro

As interações parasitóide-hospedeiro estão entre as mais diversas no planeta (GODFRAY, 1994). Os parasitóides são insetos que depositam seus ovos sobre ou no interior de hospedeiros, suas larvas se alimentam dos corpos desses hospedeiros e no final do estágio larval causam sua morte. Os parasitóides precisam superar um conjunto de barreiras para ovipositar e sobreviver no hospedeiro: localizá-lo, evitar as defesas no momento da oviposição e resistir às defesas do sistema imune desses hospedeiros (GODFRAY, 1994). Os parasitóides ocupam níveis tróficos superiores e, no geral, estão adaptados para atacar poucas espécies de hospedeiros (GODFRAY, 1994). O número de hospedeiros que um parasitóide usa é uma medida adequada para avaliar a especialização ecológica, pois o parasitóide depende deles para reprodução e desenvolvimento (GODFRAY, 1994).

A especialização ecológica, por outro lado, é uma característica chave para ser considerada em paisagens fragmentadas (VAZQUEZ & SIMBERLOFF, 2002). Como mencionado anteriormente, tem sido demonstrado que parasitóides especialistas são mais vulneráveis à extinção (KRUESS & TSCHARNTKE, 1994; CAGNOLO *et al.*, 2009); mesmo se o hospedeiro não é extinto devido a perturbação, mas se sua população diminuir, isso pode causar a extinção dos parasitóides especialistas. De outro ponto de vista, os parasitóides generalistas seriam menos afetados, pois poderiam mudar de hospedeiros (JONSEN & FAHRIG, 1997). Além disso, parasitóides especialistas podem ter populações menores do que os generalistas (STRAUB *et al.*, 2011), porque têm menor amplitude do nicho ecológico (CAGNOLO *et al.*, 2009) e utilizam uma menor diversidade de habitats. Desta forma, eles mantêm sua população reduzida e limitada ao recurso alimentar e aos micro-habitats especializados (ZIMMERMAN & BIERREGAARD, 1986).

Uma propriedade importante do sistema parasitóide-hospedeiro é a porcentagem de hospedeiros que estão parasitados em um dado momento (TYLIANAKIS *et al.*, 2006). Esta propriedade mede o impacto que os parasitóides exercem sobre seus hospedeiros, além de estabelecer uma estimativa sobre a dinâmica das populações de parasitóides. Através do exame do efeito da diversidade de parasitóides nas porcentagens de parasitoidismo, TYLIANAKIS *et al.* (2006) encontraram que uma maior diversidade leva a maiores porcentagens de parasitoidismo, excedendo os efeitos das abundâncias de parasitóides ou hospedeiros. Eles também encontraram que a alta diversidade de parasitóides foi em menor variabilidade das porcentagens de parasitoidismo ao longo do tempo (alta estabilidade). Através do mecanismo pelo qual uma grande diversidade de espécies permite uma compensação da variação na abundância de uma espécie pela outra, em áreas com maior riqueza se espera uma maior e mais estável porcentagem de parasitoidismo que em áreas com menor riqueza.

Assim como a fragmentação de habitat pode reduzir a riqueza de espécies de parasitóides, também poderia diminuir a estabilidade das porcentagens de parasitoidismo. Além disso, espera-

se que as flutuações populacionais dos parasitóides, sobretudo dos especialistas, funcionem como um indicador dos efeitos negativos da fragmentação de habitat (HENLE *et al.*, 2004; CAGNOLO *et al.*, 2009).

2.4 Forídeos Parasitóides (Diptera: Phoridae) de Formigas Cortadeiras

Há vários grupos de organismos que são considerados inimigos de formigas, como predadores (aves, répteis, aracnídeos, plantas "carnívoras", insetos, inclusive formigas), microorganismos patógenos, parasitas e parasitóides (CHOE, 1999). Dentre esses últimos e para o caso de formigas cortadeiras, são conhecidas espécies da família Diapriidae (Hymenoptera) e da família Phoridae (Diptera) (DISNEY, 1994; BRAGANÇA, 2011). Os forídeos parasitóides são considerados organismos importantes para o controle biológico de formigas (MORRISON & POTER, 2005). Nas últimas duas décadas, os forídeos parasitóides e suas interações com formigas cortadeiras foram objetos de estudo de grande interesse para muitas equipes de pesquisa (FEENER & BROWN, 1997; BRAGANÇA, 2011; FOLGARAIT, 2013; GOMES *et al.*, 2013).

Forídeos que atacam formigas cortadeiras se distribuem desde o sul dos Estados Unidos até a Argentina. Em 1922, Thomaz Borgmeier obteve o primeiro registro sobre forídeos parasitóides que utilizam formigas cortadeiras como hospedeiros (BORGMEIER, 1928; 1931). Atualmente se conhecem 11 gêneros da família Phoridae que parasitam esse grupo de formigas (BRAGANÇA, 2011), dentre os quatro gêneros mais importantes incluem-se *Apocephalus* Coquillet, 1901, *Neodohniphora* Malloch, 1914, *Myrmosicarius* Borgmeier, 1928 e *Eibesfeldtphora* Disney, 2009 (FOLGARAIT, 2013). As primeiras espécies descritas foram *Neodohniphora declinata* Borgmeier, 1925, *Neodohniphora acromyrmencis* Borgmeier, 1925 e *Procliniella hostilis* Borgmeier, 1925 (BORGMEIER, 1928; 1931). Hoje em dia, existem aproximadamente 66 espécies descritas, sendo o Brasil o país de maior riqueza com 30 espécies conhecidas (BRAGANÇA, 2011).

Os parasitóides atacam as operárias adultas quando elas estão fora do ninho. Os ataques podem ocorrer no olheiro, nas trilhas de forrageamento, enquanto estão no sitio onde cortam o material vegetal (TONHASCA, 1996; BRAGANÇA & MEDEIROS, 2006; ELIZALDE & FOLGARAIT, 2012) ou depositando o lixo em montículos externos (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2012). As fêmeas adultas procuram ninhos de formigas com o propósito de atacar as operárias e introduzir o ovo, o qual, geralmente, ficará alojado no hospedeiro e se desenvolverá até a emergência do novo adulto. Os forídeos possuem diferentes comportamentos e estratégias de ataque que podem variar segundo a espécie (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2012). As espécies de parasitóides podem ovipositar um ou múltiplos ovos em diferentes partes do corpo do hospedeiro, mas a maioria oviposita na cabeça ou no abdômen. As larvas completam o desenvolvimento no tórax ou na cápsula cefálica, alimentado-se dos tecidos internos do

hospedeiro o que, finalmente, provocará a morte do mesmo (BRAGANÇA & MEDEIROS, 2006). As pupas podem se estabelecer no interior da cabeça do hospedeiro (no fundo ou aparecendo entre as mandíbulas), no tórax ou ficar fora do hospedeiro (pupa livre). O tipo de pupa é uma característica típica que permite identificar os gêneros de forídeos parasitóides (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011).

Segundo BRAGANÇA (2011), o sistema forídeo parasitóide-formiga cortadeira pode ser: espécie-específico, gênero-específico ou uma espécie de forídeo parasitar hospedeiros de gêneros diferentes. Ainda ele propõe que é possível que uma espécie de formiga seja atacada por mais de uma espécie de parasitóide. Apesar disso, ELIZALDE & FOLGARAIT (2010; 2011) argumentam que trata-se, particularmente, de um sistema muito específico e que as espécies de forídeos parasitóides que atacam um gênero de formigas cortadeiras não atacam outro. Inclusive, as espécies de forídeos que atacam às formigas cortadeiras são, até o que se sabe, exclusivos delas (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011).

Embora o parasitoidismo seja considerado uma fraca ameaça para as colônias de formigas devido à baixa taxa de mortalidade das operárias (<3%) (MORRISON *et al.*, 1997; ERTHAL & TONHASCA 2000; BRAGANÇA & MEDEIROS, 2006; ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011), há casos em que as porcentagens de parasitoidismo foram altas (*e.g.* ~30%, ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). Além do efeito da mortalidade do hospedeiro, o impacto pode ser importante pelos efeitos indiretos que a presença dos parasitóides provoca, como por exemplo a redução da atividade de forrageamento (ORR, 1992; PORTER *et al.*, 1995; BRAGANÇA *et al.*, 1998). Pelo fato dos forídeos serem ativos principalmente no período diurno (ORR, 1992; BRAGANÇA *et al.*, 2008), há casos registrados em que as operárias alteram o horário de forrageamento, de diurno para noturno, para evitar os ataques dos parasitóides (ORR, 1992).

Em relação às alterações do ambiente, as evidências sugerem que forídeos parasitóides podem ser negativamente mais afetados pela fragmentação de habitats do que as formigas cortadeiras que são seus hospedeiros (ALMEIDA *et al.*, 2008 ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Uma das razões é que esses forídeos têm um tamanho de corpo menor do que as formigas (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011); devido ao fato de que há uma correlação positiva entre tamanho de corpo e habilidade de dispersão (WOODWARD *et al.*, 2005), é possível que para esses parasitóides seja mais difícil a dispersão entre fragmentos no caso de uma matriz hostil. Por outro lado, esses forídeos são mais especializados ecologicamente do que seus hospedeiros (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011) e, portanto, potencialmente mais susceptíveis aos efeitos negativos da fragmentação de habitats.

Esse tipo de interação compõe um modelo bastante promissor para investigar as questões levantadas acima, pois os forídeos e as formigas cortadeiras formam um sistema muito especializado (DISNEY, 1994; ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). Devido a esta forte especialização, é possível que os efeitos que a fragmentação possa causar sobre os parasitóides

terminem, indiretamente, afetando seus hospedeiros e assim o equilíbrio da comunidade (ALMEIDA *et al.*, 2008).

2.5 Formigas Cortadeiras como Hospedeiros e o caso de *Acromyrmex niger* Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae)

As operárias adultas de formigas cortadeiras são importantes hospedeiros de forídeos parasitóides. Esse grupo de formigas, formado pelos gêneros *Acromyrmex* Mayr, 1865 e *Atta* Fabricius, 1804, é endêmico do continente americano e funciona como um grupo importante de herbívoros indiretos nos ecossistemas. Elas cortam as plantas no entorno do ninho e carregam o material para o interior dele; uma vez ali os fragmentos vegetais são usados como substratos para o cultivo do fungo simbionte, o qual se estabelece nas câmeras internas do ninho como a principal fonte de alimentação da colônia (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). O crescimento desse fungo depende da quantidade e qualidade de fragmentos foliares coletados pelas formigas (CAMARGO *et al.*, 2008). As formigas colhem grandes quantidades de material de diferentes espécies de plantas e são consideradas generalistas (FRANZEL & FARJI-BRENER, 2000).

Segundo FOLGARAIT (2013) se conhecem aproximadamente 15 espécies de forídeos associadas a operárias de *Acromyrmex* e 25 de *Atta*, considerando apenas aquelas das que se tem registro de forídeos atacando as operárias, assim como emergindo do corpo das mesmas. Além disso, é importante frisar que os forídeos que atacam as espécies de *Atta* são diferentes daqueles que atacam as espécies de *Acromyrmex* (ELIZALDE & FOGLARAIT, 2010; 2011) e, portanto, o conhecimento do sistema forídeo-*Atta* não pode ser extrapolado completamente para o sistema forídeo-*Acromyrmex*. O conhecimento dos forídeos que atacam espécies de formigas do gênero *Atta* no Brasil é bem desenvolvido (TONHASCA, 1996; ERTHAL & TONHASCA, 2000; TONHASCA *et al.*, 2001; BRAGANÇA *et al.*, 2002; 2003; 2009; BRAGANÇA & MEDEIROS, 2006). No entanto, parasitóides atacando *Acromyrmex* são pouco conhecidos e a maioria dos trabalhos realizados remontam aos estudos pioneiros do Borgmeier, por volta dos anos 30 do século XX (BORGMEIER, 1928; 1929; também ver ELIZALDE & QUEIROZ, 2013).

Em relação a atuação das formigas cortadeiras em ambientes fragmentados, algumas espécies são mais abundantes nas bordas dos fragmentos florestais (URBAS *et al.*, 2007; WIRTH *et al.*, 2007; MEYER *et al.*, 2009; BARRERA *et al.*, 2015). Esse padrão parece ser resultado da maior qualidade dos recursos usados pelas espécies, já que plantas que crescem nas bordas das florestas e em florestas secundárias teriam baixas concentrações de defesas químicas (FARJI-BRENER, 2001). Todavia, este padrão também pode ser causado por uma menor pressão dos inimigos naturais que se conhecem como mais susceptíveis a fragmentação de habitats (RAO, 2000; ALMEIDA *et al.*, 2008). Contudo, nem todas as espécies de formigas cortadeiras apresentam a mesma resposta à fragmentação; BARRERA *et al.* (2015) encontraram que para o caso de *Acromyrmex crassispinus* Forel, 1909 a resposta é específica e diferente, sendo essa

espécie menos abundante nas bordas e nos habitats reduzidos; sugerindo que esta espécie possa ser um indicador da qualidade da floresta no sistema estudado.

Na Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro, há três espécies de *Atta* registradas, *A. laevigata* Smith, 1858, *A. sexdens* Linnaeus, 1758 e *A. robusta* Borgmeier, 1939 (endêmica das restingas) (GONÇALVES, 1942; BORGMEIER 1959; GOMES *et al.*, 2013); e seis espécies de *Acromyrmex* (GONÇALVES, 1961). Uma recente pesquisa feita em duas regiões do Estado mostrou que *A. niger* é a espécie mais abundante e foram identificadas cinco espécies de forídeos atacando essa formiga (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Três dessas espécies de forídeos já tinham sido associadas a *A. niger* no Rio de Janeiro (BORGMEIER, 1931; BRAGANÇA, 2011) (Tabela 1). Devido a sua grande abundância e por ser considerada uma espécie muito prejudicial economicamente para as culturas da região (GONÇALVES, 1961), *A. niger* foi escolhida nesse trabalho como espécie hospedeira para avaliar suas interações com os forídeos parasitóides presentes na floresta atlântica no sudeste do Brasil.

Tabela 1. Lista de espécies de forídeos parasitóides observados em associação com *Acromyrmex niger* em diferentes Estados do Brasil.

Hospedeiro	Forídeos parasitóides	Local	Ref. *
<i>Acromyrmex niger</i>	<i>Allochaeta longiciliata</i> Borgmeier, 1926	Rio de Janeiro (Brasil)	1;2
	<i>Apocephalus lamellatus</i> Borgmeier, 1926	Rio de Janeiro (Brasil)	1;2
	<i>Apocephalus luteihalteratus</i> Borgmeier, 1923	Rio de Janeiro, Santa Catarina (Brasil)	1;2;3
	<i>Myrmosicarius catharinensis</i> Borgmeier, 1928	Rio de Janeiro (Brasil)	2;3
	<i>Myrmosicarius cuspidatus</i> Borgmeier, 1928	Rio de Janeiro, Paraná (Brasil)	1
	<i>Myrmosicarius simplex</i> Borgmeier & Prado, 1975	Rio de Janeiro (Brasil)	3
	<i>Myrmosicarius tarsipennis</i> Borgmeier, 1928	Rio de Janeiro (Brasil)	1;2;3
	<i>Neodorniphora similis</i> Prado 1976	Rio de Janeiro (Brasil)	3
	<i>Procliniella hostilis</i> Borgmeier, 1925	Rio de Janeiro (Brasil)	1;2
	<i>Stenoneurellys laticeps</i> Borgmeier, 1927	Rio de Janeiro (Brasil)	1;2

*Referências: 1- BORGMEIER, 1928, 1931; 2- BRAGANÇA, 2011; 3- ELIZALDE & QUEIROZ, 2013

A informação que se tem até o momento sobre *A. niger* é pouca e a maioria antiga. *Acromyrmex niger* foi colocado como sinônimo de *Acromyrmex muticinodus* Forel, 1901 por GONÇALVES (1967). Esta espécie constrói ninhos de difícil localização, com panela subterrânea e galerias longas de saída imperceptível (aberturas simples no solo). Uma característica que pode ser usada para localizar os ninhos é identificar as operárias de duas cores (marrons e pretas) nas trilhas de forrageamento, característica bem particular da espécie. Além disso, elas têm um comportamento muito particular, pois ficam quietas e se fingem de mortas quando percebem algum movimento que pode ser relacionado ao possível ataque de um predador (GONÇALVES, 1961).

Acromyrmex niger é uma espécie amplamente distribuída nas regiões, sul e sudeste do Brasil (DELABIE *et al.*, 2011), frequentemente encontrada nas serras dos Estados do Rio de

Janeiro, São Paulo e Espírito Santo (GONÇALVES, 1961) (Figura 1). Em ambientes de Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro, a densidade de ninhos encontrada apresentou pouca variação entre floresta fragmentada (média= $0,7 \times 10^{-3} \pm 0,2 \times 10^{-3}$ ninhos/m²) e mata contínua (média= de $0,6 \times 10^{-3} \pm 0,1 \times 10^{-3}$ ninhos/m²) (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013).

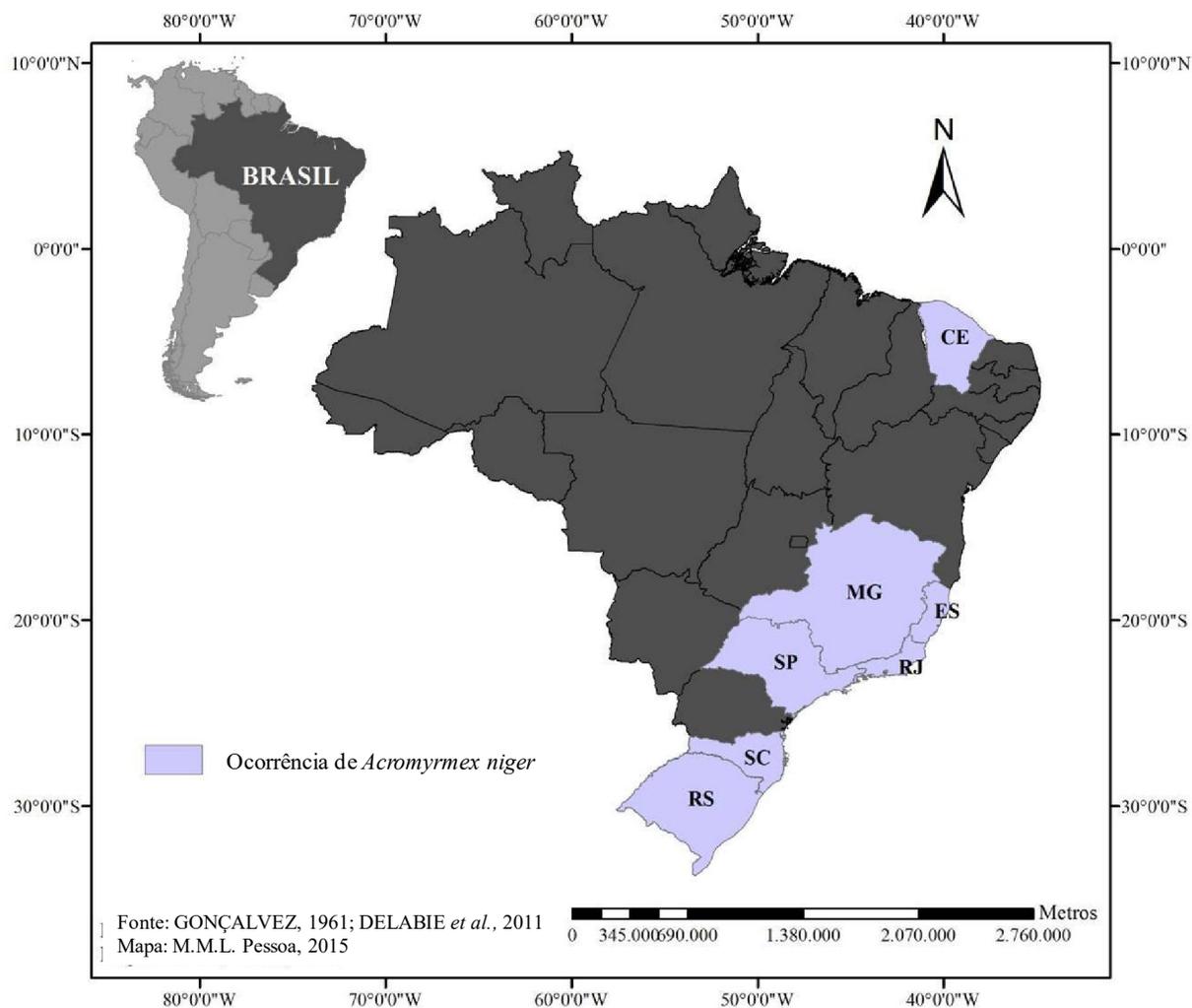


Figura 1. Mapa da área de distribuição de *Acromyrmex niger* no Brasil. Abreviaturas de nomes dos estados brasileiros: CE= Ceará, ES= Espírito Santo, MG= Minas Gerais, RJ= Rio de Janeiro, RS= Rio Grande do Sul, SC= Santa Catarina, SP= São Paulo.

2.6 Ecossistema Mata Atlântica

Conhece-se que ambientes altamente perturbados são um padrão muito comum na maioria dos ecossistemas tropicais (WRIGHT, 2005). O bioma Mata Atlântica é um deles e torna-se um bom cenário para estudar várias das questões levantadas anteriormente. A Mata Atlântica, devido a sua alta representatividade da biodiversidade global, é considerada uma área prioritária para conservação da diversidade biológica mundial (*e.g.* MYERS *et al.*, 2000).

A Mata Atlântica, que já foi a maior floresta nas Américas com um total de 150 milhões de hectares, é um ecossistema severamente afetado pela fragmentação de habitats. A maior parte do que resta da Mata Atlântica existe como pequenos fragmentos (<100 ha; RANTA *et al.*, 1998), cobertos por florestas secundárias em estágios iniciais ou intermediários de sucessão (METZGER, 2000; METZGER *et al.*, 2009); e os poucos grandes fragmentos estão localizados em terrenos muito íngremes de difícil ocupação humana (SILVA *et al.*, 2007). A cobertura original foi altamente fragmentada: 83,4% dos fragmentos têm <50 ha e, junto com as florestas secundárias em estágio intermediário (aproximadamente 32-40% do que resta), correspondem a 11,4-16% da floresta original (Figura 2). Além disso, grande parte da área florestal restante está localizada perto das bordas, com aproximadamente 45% a menos de 100 m da mesma (RIBEIRO *et al.*, 2009).

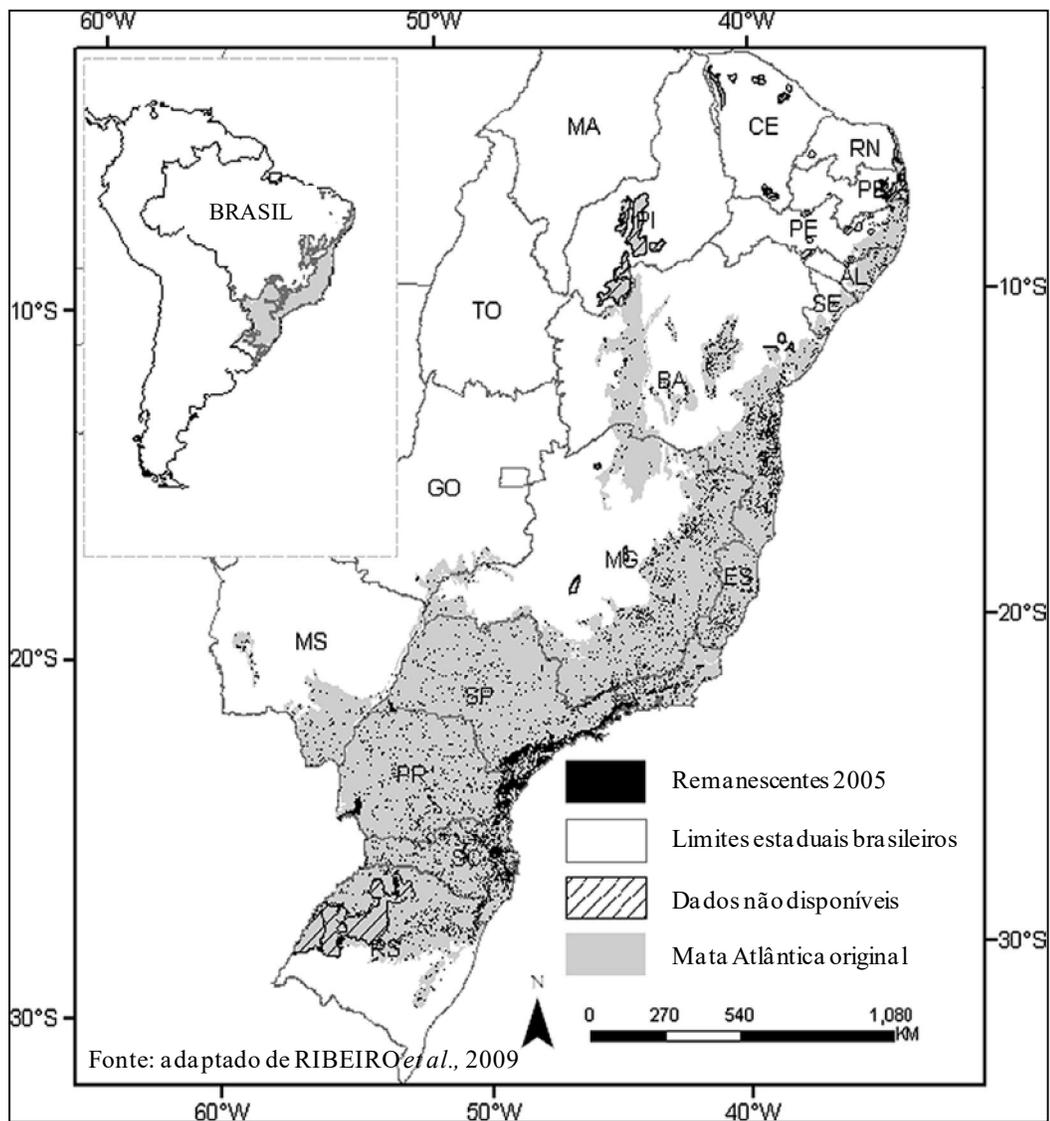


Figura 2. Mapa da área de contraste entre a cobertura original da Mata Atlântica e os remanescentes florestais atuais no Brasil. Abreviaturas de nomes dos estados brasileiros: AL= Alagoas, BA= Bahia, CE= Ceará, ES= Espírito Santo, GO= Goiás, MA= Maranhão, MG= Minas Gerais, MS= Mato Grosso do Sul, PE= Pernambuco, PB= Paraíba, PI= Piauí, PR= Paraná, RN= Rio Grande do Norte, RS= Rio Grande do Sul, SC= Santa Catarina, SE= Sergipe, SP= São Paulo, TO= Tocantins.

A composição da Mata Atlântica depende da combinação de faixas altitudinais e latitudinais. Em relação a esta última, uma das razões que causam a variação é a diminuição das precipitações nas maiores distâncias da costa. As zonas costeiras possuem altas precipitações durante a maior parte do ano, até mais de 4000 mm, enquanto as zonas que se encontram mais no interior recebem aproximadamente 1000 mm anuais (CÂMARA, 2003). Essa combinação de características tem definido uma floresta de alta diversidade e endemismo (MYERS *et al.*, 2000), com uma flora e fauna que abrange 1-8% do total de espécies do mundo (SILVA &

CASTELETI, 2003). Apesar disso, o alto nível de fragmentação que esta floresta tem sofrido durante as últimas décadas, deixou grande parte da sua biodiversidade muito comprometida e ameaçada de extinção, especialmente pela substituição de florestas maduras por aquelas em estado de sucessão secundária (METZGER *et al.*, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2009).

Essa situação crítica na qual se encontra a Mata Atlântica não é diferente da encontrada no Estado do Rio de Janeiro. O Estado passou ao longo de sua história por vários ciclos econômicos, como a extração massiva de pau-brasil, plantações de café e cana-de-açúcar que tiveram como resultado uma redução drástica da cobertura florestal original (DEAN, 2002). No Rio de Janeiro, os fragmentos de Mata Atlântica atuais correspondem principalmente a fragmentos de florestas secundárias regeneradas depois da remoção dos cafezais e estão inseridos numa matriz de pastagens plantadas (DEAN, 2002). Nestas áreas, a idade das florestas pode ser um fator importante que afeta a riqueza de espécies, a abundância e também as interações entre espécies, pois muitos dos fragmentos são áreas de florestas jovens (LINDNER & SATTTLER, 2012).

No Estado do Rio de Janeiro, a Bacia Hidrográfica do Rio Guapiaçu (BHRG) também possui áreas de Mata Atlântica que foram fortemente fragmentadas e, associadas a elas, outras que ainda se encontram preservadas, embora essas últimas referem-se a remanescentes de vegetação que se encontram restritos a áreas de difícil acesso (THOMPSON *et al.*, 2011). Ao longo da história e a medida que o local foi sendo ocupado pelo homem, o meio ambiente da região sofreu desmatamento devido às práticas de diversos processos, tais como urbanização, industrialização, extensão de culturas, criação animal, extração vegetal e mineral, armazéns, etc. (CABRAL & FISZON, 2004; CARNEIRO *et al.*, 2012).

Na BHRG, várias pesquisas que envolvem a avaliação de temas biológicos e ecológicos, importantes para a conservação da natureza, já foram feitas (*e.g.* CUNHA *et al.*, 2009; LINDNER & SATTTLER, 2012; ELIZALDE & QUEIROZ, 2013; ALENCAR *et al.*, 2015) e outras se encontram em andamento. Entretanto estudos adicionais na BHRG são fundamentais para estabelecer pautas que permitam o planejamento de métodos de conservação da biodiversidade, tanto a nível local quanto regional.

3 SÍNTESE, OBJETIVOS E HIPÓTESE

Os parasitóides são organismos que podem ajudar na regulação das populações de outros organismos, portanto, eles exercem uma função ecossistêmica importante. A compreensão das interações consumidor-recurso é fundamental para o manejo de organismos em agroecossistemas. Várias espécies de parasitóides são utilizadas em programas de controle biológico de pragas agrícolas (FOLGARAIT & GILBERT, 1999; MORRISON, 2000; VANDERMEER *et al.*, 2008; HSUN-YI & PERFECTO, 2012). As formigas cortadeiras, como herbívoros dominantes nas regiões neotropicais, podem invadir ambientes manejados pelo homem causando sérios prejuízos econômicos e sociais (DELLA LUCIA, 2003).

É interessante entender como o sistema de uma paisagem fragmentada pode afetar as interações entre parasitóides e formigas cortadeiras dominantes em áreas de floresta atlântica no sudeste do Brasil. Esse conhecimento é muito importante para o desenvolvimento de técnicas de manejo ambiental para o controle biológico conservacionista (nesse caso de formigas cortadeiras, as quais podem converter-se em populações pragas), ou seja, conseguir manter o controle das populações dessas formigas sem necessidade de introdução dos inimigos naturais no ecossistema.

O **objetivo geral** deste trabalho foi estudar os efeitos da perda da superfície florestal, um dos impactos negativos mais importantes da fragmentação, sobre os forídeos parasitóides da formiga cortadeira *Acromyrmex niger* em uma paisagem fragmentada da Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro.

Os **objetivos específicos** incluíram avaliar os efeitos do tamanho do habitat sobre a interação forídeo-*A. niger*, em ninhos de florestas de diferente tamanho, de duas formas:

- Variações na abundância e riqueza de forídeos adultos associados ao hospedeiro através de observações em campo.
- Variações na riqueza de parasitóides e na porcentagem de parasitoidismo através da manutenção no laboratório dos hospedeiros (operárias) coletados no campo.

Assim, nesse trabalho foi proposto testar a **hipótese** de que há uma redução na abundância, na riqueza e na porcentagem de parasitoidismo por forídeos de *A. niger* com a perda da área florestal.

4 METODOLOGIA

4.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) e áreas vizinhas. A REGUA está localizada a 100 km ao nordeste da Cidade do Rio de Janeiro (Figura 3), no município de Cachoeiras de Macacu (22° 22' 16'' S e 42° 44' 19'' W) e está inserida na bacia do rio Guapiaçu. O local apresenta remanescentes de Mata Atlântica em diferentes estágios de sucessão, a maioria situados sobre elevações topográficas e inseridos em uma matriz de uso agrícola, anterior e atual. Atualmente é possível encontrar áreas cobertas por pastagens, cultivos anuais e perenes. Na encosta, especialmente acima de 400 m, a floresta é primária, madura, relativamente grande e contínua. Nas terras mais baixas estende-se um mosaico de fragmentos de floresta secundária e as áreas agrícolas circundantes (CABRAL *et al.*, 2007).

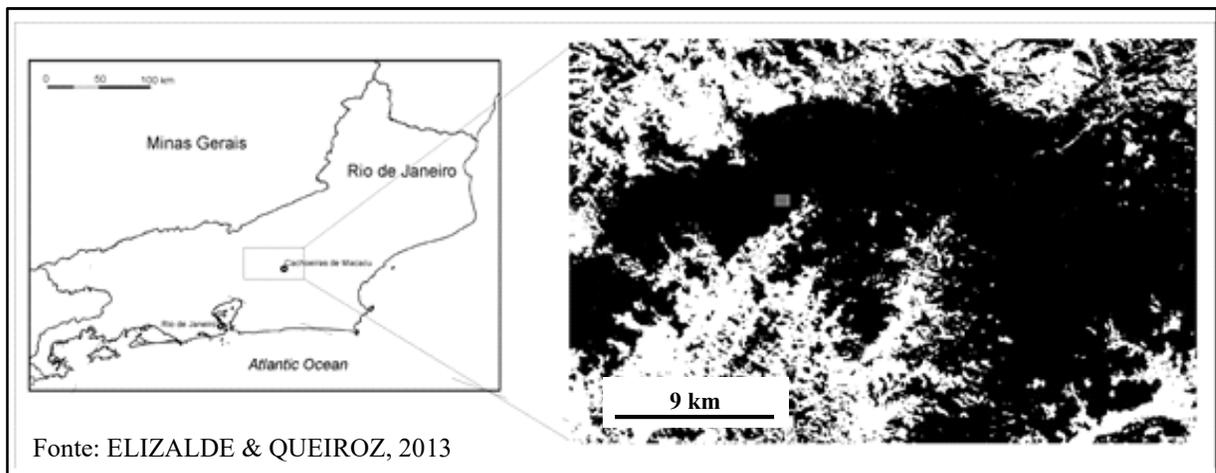


Figura 3. Região de estudo, município de Cachoeiras de Macacu no estado de Rio de Janeiro, Brasil (no quadro esquerdo). No quadro direito, floresta contínua da Reserva Ecológica de Guapiaçu. Em preto as áreas com cobertura florestal.

Na região de estudo o tipo de floresta pode ser caracterizado como floresta ombrófila de terras baixas, submontana e montana (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000); a temperatura média anual é 20°C e a precipitação anual de 2.010 mm (MASSERA DA HORA & GONÇALVES COSTA, 2010).

O único antecedente que se tem para a região, envolvendo forídeos parasitóides de formigas cortadeiras, teve como objetivo avaliar se a fragmentação de habitat tem efeito sobre a interação desses forídeos com formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex*, assim como também se as espécies de este gênero de formigas eram particularmente afetadas pela fragmentação (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). No entanto, nesse estudo só floresta contínua da mesma área (REGUA) foi utilizada; a floresta fragmentada avaliada pertenceu a outra área do Estado, Vassouras-Barra do Pirai (22° 24' S, 43° 40' W), com terras montanas de maior altitude (FRANCELINO *et al.*, 2012).

4.2 Coleta de Dados

Seleção dos locais experimentais. Em terras da REGUA e arredores foram selecionados dez fragmentos (cinco grandes >80 ha e cinco pequenos <20 ha) com presença de ninhos de *Acromyrmex niger* (Figura 4). Adicionalmente, foram escolhidos três locais de floresta contínua (>1000 ha), separadas por 16 km entre si. O total de locais selecionados abrangeu uma área de 300 km² e essa seleção foi feita entre os meses de agosto e dezembro de 2014.



Figura 4. Operárias de *Acromyrmex niger*, da Mata Atlântica do sudeste do Brasil (Rio de Janeiro).

Procura e marcação de ninhos de *A. niger*. Cada um dos locais selecionados (Figura 5) foi envolvido na avaliação do efeito do tamanho do fragmento florestal realizando amostragens no interior dos mesmos e a partir de uma distância mínima de 300 m da borda, sempre que foi possível. Foi marcado no mínimo um e no máximo cinco ninhos de *A. niger* por local. No total, foram marcados 51 ninhos: 15 em locais de mata contínua, 24 em fragmentos grandes e 12 em fragmentos pequenos.

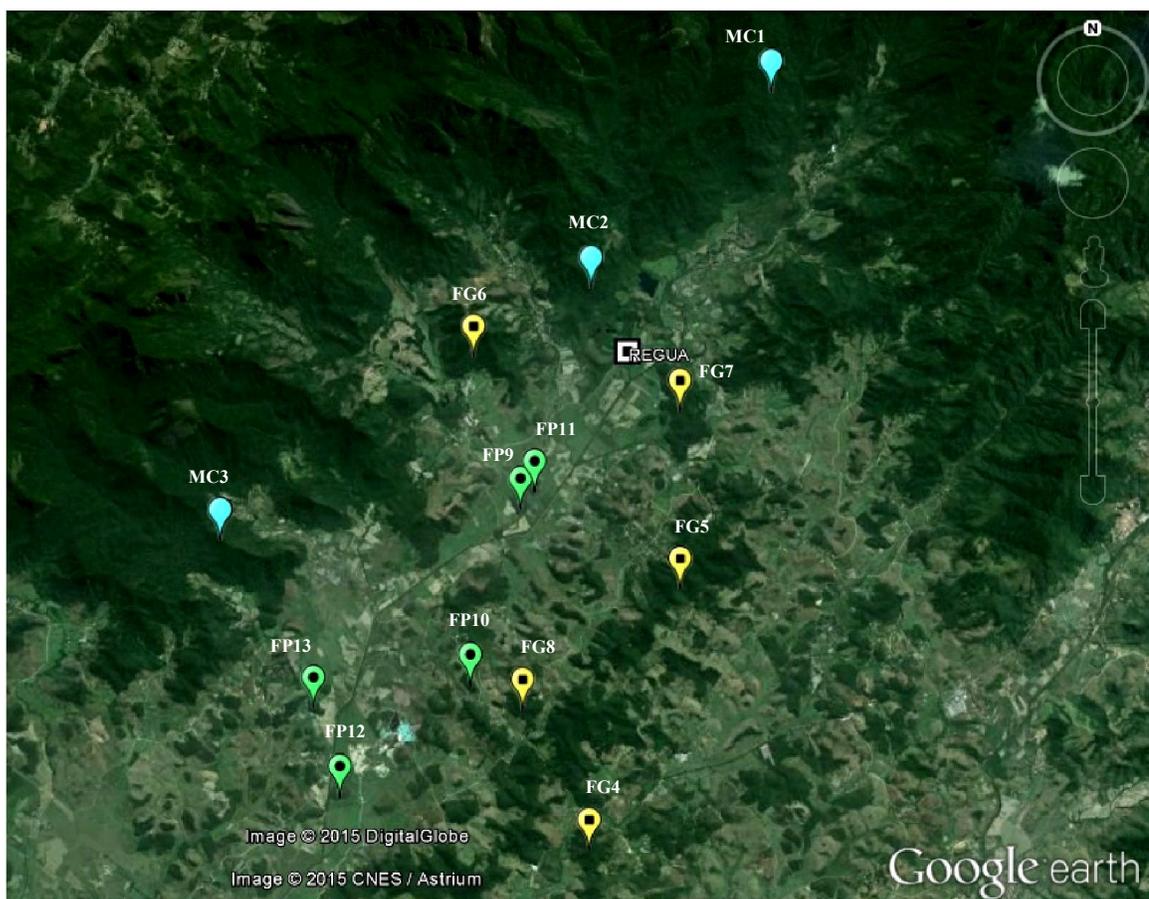


Figura 5. Locais selecionados na Reserva Ecológica de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil. Marca preta= sede da REGUA, marca azul= local de mata contínua, marca amarela= fragmento grande, marca verde= fragmento pequeno. Números correspondem ao nome assignedo para cada local.

Devido ao fato dos ninhos de *A. niger* serem subterrâneos, com olheiros quase imperceptíveis (GONÇALVES, 1961) (Figura 6), e de difícil localização, na maioria das vezes foi necessário encontrar as trilhas de forrageamento para conseguir localizar a colônia. Dessa forma, as amostragens foram conduzidas nos períodos em que as formigas geralmente eram

encontradas em atividade (das 9:00 às 16:00 hs.). Quando uma trilha de forrageamento era encontrada, esta era percorrida até chegar num olheiro, o qual era marcado como um ninho. Foi considerado que as aberturas eram de ninhos diferentes apenas quando elas se encontravam a uma distância maior o igual que 30 m (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Todas as colônias selecionadas foram marcadas com fita apropriada e suas coordenadas foram registradas no GPS para serem encontradas novamente.



Figura 6. Entrada ao ninho de *Acromyrmex niger* localizado em um fragmento grande da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil.

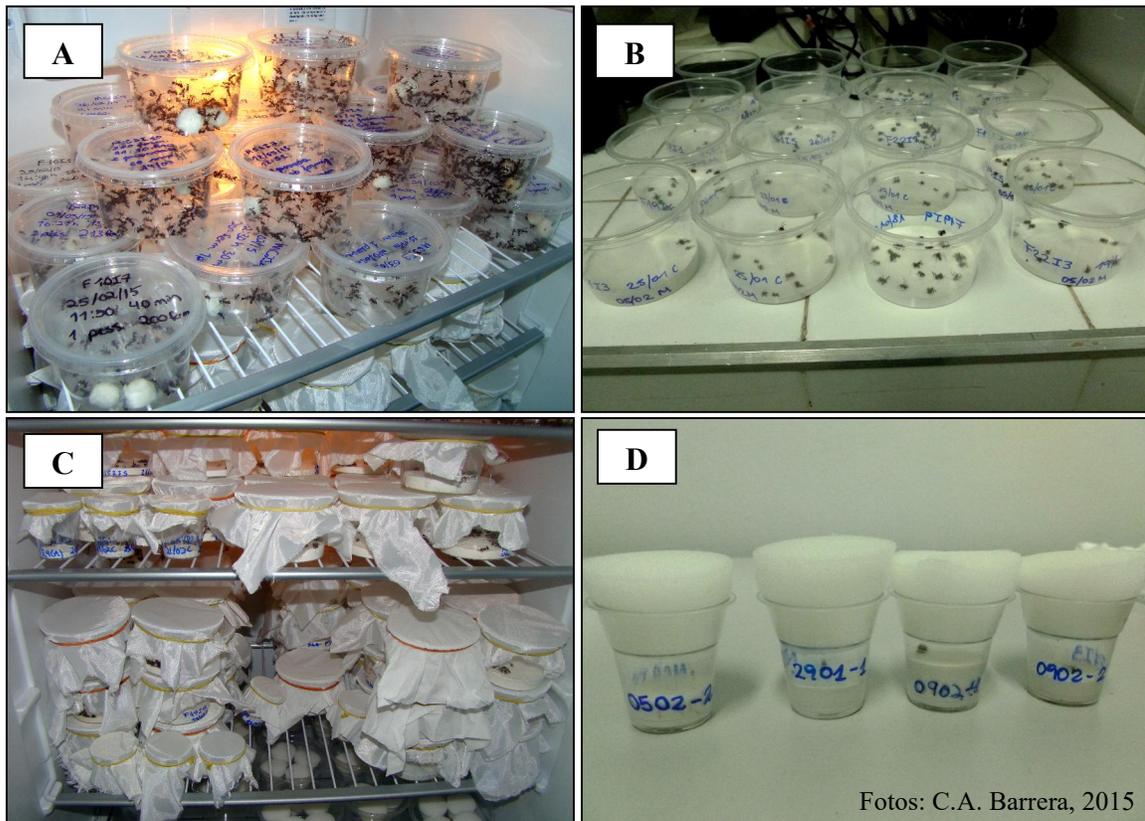
Abundância e riqueza de forídeos parasitóides. Durante 15 minutos, todos os forídeos parasitóides que interagiam com as operárias foram coletados com um aspirador entomológico. Essa coleta foi realizada em uma extensão de aproximadamente dois metros das principais trilhas de forrageamento nas proximidades da entrada do ninho e no olheiro, locais onde os forídeos parasitóides de formigas cortadeiras costumam atacar seus hospedeiros (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2012). Essa amostragem também foi realizada de dia, nos períodos em que as formigas se encontravam em atividade de forrageamento e, portanto, quando os parasitóides

também estariam mais ativos (ORR, 1992; BRAGANÇA *et al.*, 2008; ELIZALDE & QUEIROZ, 2013).

Depois de capturados, os parasitóides foram conservados em álcool 95% dentro de frascos devidamente etiquetados. Posteriormente, esses forídeos foram identificados no laboratório, com auxílio de lupa apropriada (90X), usando chaves de identificação disponíveis (BROWN, 1997; DISNEY *et al.*, 2006, 2008, 2009; BROWN *et al.*, 2010). Para uma melhor precisão na identificação dos parasitóides, contou-se com a colaboração de um especialista do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Díptera da Universidade de São Paulo (USP) (MSc. Thalles Platiny Lavinsky Pereira).

Porcentagem de parasitoidismo (criação de forídeos parasitóides). Em cada ninho selecionado, depois da amostragem e coleta dos forídeos, se procedeu à coleta de operárias. Sobre um ponto fixo da trilha de forrageamento, as formigas foram coletadas durante 15 minutos ou até que aproximadamente 200 fossem obtidas. A amostragem foi feita sobre os ninhos já marcados ou em ninhos vizinhos, em caso de morte ou migração dos ninhos já escolhidos (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). As operárias de cada colônia foram colocadas em pequenas caixas plásticas (ver protocolo de criação) e levadas vivas para o laboratório para obtenção dos parasitóides adultos. A manutenção das formigas para a criação dos parasitóides foi feita em câmara de criação apropriada (B.O.D.), com a temperatura e a umidade controladas em um valor médio de 28°C e 80%, respectivamente; condições adequadas para alcançar um período de desenvolvimento mais curto (GUILLADE & FOLGARAIT, 2014).

Protocolo de criação: As operárias de cada colônia foram colocadas e mantidas em potes de plástico (de dez cm de diâmetro - Figura 7A). Durante todo o período de criação, foram alimentadas com água e solução açucarada a 30%; o alimento foi oferecido em pequenas bolinhas de algodão umedecidas e renovadas duas vezes por semana. Nesses mesmos dias, as operárias mortas de cada colônia eram retiradas (Figuras 7B e 7C) para a procura nelas das pupas dos parasitóides. Estas últimas, quando encontradas, eram isoladas em potes específicos (Figura 7D) e mantidas na câmara de criação até a emergência do adulto (potes onde se colocaram formigas mortas e pupas apresentaram uma base de gesso que foi hidratado periodicamente). Os adultos obtidos foram identificados no nível de gênero e armazenados em álcool absoluto (100%). Também, em cada dia de criação, as formigas mortas de dias anteriores foram novamente observadas à procura de novos imaturos de parasitóides. Estas foram descartadas depois de dez dias, pois após esse período é pouco provável a detecção de novas pupas (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). Por outro lado, as formigas vivas eram mantidas até 30 dias, depois de passado esse período também eram mortas e armazenadas em álcool 100% (para futuras análises genéticas), pois é esse o tempo máximo conhecido para o ciclo de desenvolvimento de forídeos parasitóides de formigas cortadeiras (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011).



Fotos: C.A. Barrera, 2015

Figura 7. Amostras de operárias de *Acromyrmex niger* da Reserva Ecológica de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil. **(A)** Vivas, separadas por colônia; **(B)** e **(C)** Mortas, separadas por colônia e data; **(D)** Mortas, contendo pupas de forídeos parasitóides e isoladas individualmente por colônia e data.

Tanto os parasitóides adultos quanto aqueles que se encontravam em estágio larval (no interior do corpo das operárias) foram amostrados através de coletas rotativas por tipo de habitat e durante quatro meses consecutivos, de janeiro a abril de 2015. Esse período corresponde as estações verão/outono na região (DERECZYNSKI *et al.*, 2009) e foi assumido que em toda a extensão da área envolvida no estudo as variáveis ambientais foram similares durante esse período. Determinou-se que a amostragem fosse conduzida nessa época do ano, devido a maior abundância de forídeos quando a temperatura e a umidade são mais elevadas (MORRISON *et al.*, 2000; WUELLNER & SAUNDRES, 2003).

4.3 Análises de Dados

A riqueza de gêneros e uma medida de abundância dos parasitóides adultos, por gênero, foram obtidas através da identificação dos forídeos. Posteriormente, a partir de uma análise mais profunda dos espécimes, foram identificados no nível de espécie, mas elas não foram consideradas nas análises de dados devido à baixa quantidade de adultos obtidos a partir da amostragem no campo. Não obstante, as análises no nível de gênero são consideradas válidas porque conhece-se que dentro de um mesmo gênero as espécies possuem história natural similar (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011; 2012).

Para estimar a porcentagem de parasitoidismo, as operárias coletadas que deram origem a um parasitóide foram contadas e este número foi dividido pelo total de operárias coletadas por ninho. As porcentagens de parasitoidismo obtidas através da criação permitiram contrapor essa variável com a abundância dos parasitóides adultos observados no campo. Além de permitir a obtenção da porcentagem de parasitoidismo, a amostragem dos parasitóides em estágio larval é muito importante para a detecção de espécies raras (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). No entanto, nesse caso as análises também tiveram que ser feitas ao nível de gênero já que, embora se tivesse um número razoável de forídeos em estágio imaturo, poucos adultos foram obtidos (ver Seção Resultados), o que impossibilitou a sua identificação no nível de espécie. Por outro lado, a identificação no nível de gênero foi possível graças ao fato das pupas desses forídeos parasitóides serem gênero-específicas (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011).

Para avaliar os efeitos do tamanho do habitat sobre a abundância de adultos, riquezas de gêneros e porcentagem de parasitoidismo dos forídeos parasitóides, foram realizadas análises de variância (ANOVA) paramétrica e não paramétrica quando os resíduos não apresentaram distribuição normal (o pressuposto de normalidade foi testado através do teste de Shapiro-Wilks). *A posteriori*, para as comparações múltiplas de médias, foi utilizado teste de Tukey nas análises paramétricas e o sistema de contrastes, próprio do teste, no caso das não paramétricas. A variável independente foi incluída isoladamente no modelo como fator fixo. Para estas análises foram feitas as médias dos valores das variáveis medidas em cada ninho, obtendo-se um único valor para cada replica pertencente a um tipo de hábitat. Esse procedimento é indicado como o mais adequado quando os tamanhos amostrais (número de ninhos) são desiguais entre grupos (GOTELLI & ELLISON, 2011) (ver Seção Resultados).

Para analisar os efeitos da perda de área florestal sobre a abundância dos parasitóides em interação com operárias de *A. niger*, também foram usadas regressões logísticas simples, onde a variável dependente foi transformada em binária. Nesse caso, foi considerado presença de forídeos quando foi registrado para uma colônia o parasitoidismo e/ou a observação de adultos no campo (sucesso - 1 -) e ausência deles quando não teve nenhum tipo de registro (fracasso - 0 -). No modelo logístico correspondente, se utilizou como categoria de referência o habitat controle, ou seja, o ambiente de floresta contínua e as razões de probabilidade foram interpretadas em

relação a ela (DI RIENZO, 2011). Para esses testes de regressão logística também foram feitas análises em nível de gênero.

Os resultados considerados significativos foram aqueles em que o valor de p foi menor do que 0,05 e com tendência significativa quando o valor de p ficou entre 0,05 e 0,1. As análises foram realizadas utilizando o pacote estatístico InfoStat (versão 2015e) (DI RIENZO *et al.*, 2015).

5 RESULTADOS

5.1 Efeitos da Perda da Superfície Florestal sobre a Interação Forídeo Parasitoide-*Acromyrmex niger*

Foi necessário visitar um total de 31 fragmentos florestais, nove grandes e 22 pequenos, para conseguir encontrar, no mínimo, dez fragmentos com presença de ninhos de *Acromyrmex niger* (representando apenas o 32,2% do total de fragmentos visitados). Aliás, houve grande dificuldade para achar o mínimo de cinco ninhos por fragmento de floresta, como tinha sido proposto *a priori*, o que resultou em um número desbalanceado de ninhos nos diferentes fragmentos. Além disso, durante a amostragem, foi evidente a baixa quantidade desses ninhos nas bordas dos fragmentos. Nos locais de mata contínua, a presença de *A. niger* foi detectada rapidamente e a quantidade de ninhos esperada foi facilmente alcançada (Tabela 2).

Tabela 2. Número, latitude, longitude, tamanho dos locais e presença ou não de colônias de *A. niger* na Reserva Ecologia de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil. (Continua)

Número do Local	Latitude	Longitude	Tamanho	<i>A. niger</i> presente?
MC2	22° 26.457'S	42° 46.687'W	Mata Contínua	sim
MC3	22° 29.385'S	42° 51.354'W	Mata Contínua	sim
MC1	22° 24.226'S	42° 44.479'W	Mata Contínua	sim
FG4	22° 32.993'S	42° 46.715'W	Grande	sim
FG5	22° 29.956'S	42° 45.569'W	Grande	sim
FG6	22° 27.263'S	42° 48.172'W	Grande	sim
FG7	22° 27.885'S	42° 45.567'W	Grande	sim
FG8	22° 31.360'S	42° 47.552'W	Grande	sim
15	22° 34.435'S	42° 49.642'W	Grande	não
16	22° 34.466'S	42° 50.785'W	Grande	não
25	22° 30.180'S	42° 43.028'W	Grande	não
32	22° 32.328'S	42° 44.324'W	Grande	não

Tabela 1. Continuação.

FP9	22° 29.026'S	42° 47.574'W	Pequeno	sim
FP10	22° 31.077'S	42° 48.207'W	Pequeno	sim
FP11	22° 28.825'S	42° 47.398'W	Pequeno	sim
FP12	22° 32.376'S	42° 49.852'W	Pequeno	sim
FP13	22° 31.341'S	42° 50.186'W	Pequeno	sim
2	22° 27.985'S	42° 45.785'W	Pequeno	não
3	22° 28.042'S	42° 46.018'W	Pequeno	não
8	22° 28.758'S	42° 45.815'W	Pequeno	não
26	22° 31.394'S	42° 43.641'W	Pequeno	não
28	22° 28.984'S	42° 44.112'W	Pequeno	não
29	22° 29.200'S	42° 44.059'W	Pequeno	não
33	22° 28.124'S	42° 44.786'W	Pequeno	não
36	22° 32.126'S	42° 48.659'W	Pequeno	não
39	22° 32.168'S	42° 50.230'W	Pequeno	não
41	22° 31.141'S	42° 50.029'W	Pequeno	não
42	22° 31.504'S	42° 51.252'W	Pequeno	não
43	22° 31.527'S	42° 50.825'W	Pequeno	não
44	22° 32.623'S	42° 50.308'W	Pequeno	não
45	22° 33.446'S	42° 43.744'W	Pequeno	não
46	22° 33.555'S	42° 43.527'W	Pequeno	não
47	22° 33.669'S	42° 43.788'W	Pequeno	não
48	22° 33.755'S	42° 43.548'W	Pequeno	não

Linhas marcadas em cinza= locais com presença de colônias de *Acromyrmex niger*.

Metade dos fragmentos em que *A. niger* estava presente, tiveram forídeos atacando as operárias, enquanto que todos os locais de mata contínua apresentaram parasitóides adultos. Os forídeos estiveram presentes em 27,4% do total de ninhos amostrados, sendo 57,1% desses ninhos em locais de mata contínua e 35,7% em fragmentos de tamanho grande; em apenas um dos ninhos de fragmentos pequenos foi observado um forídeo atacando as operárias (Figura 8A).

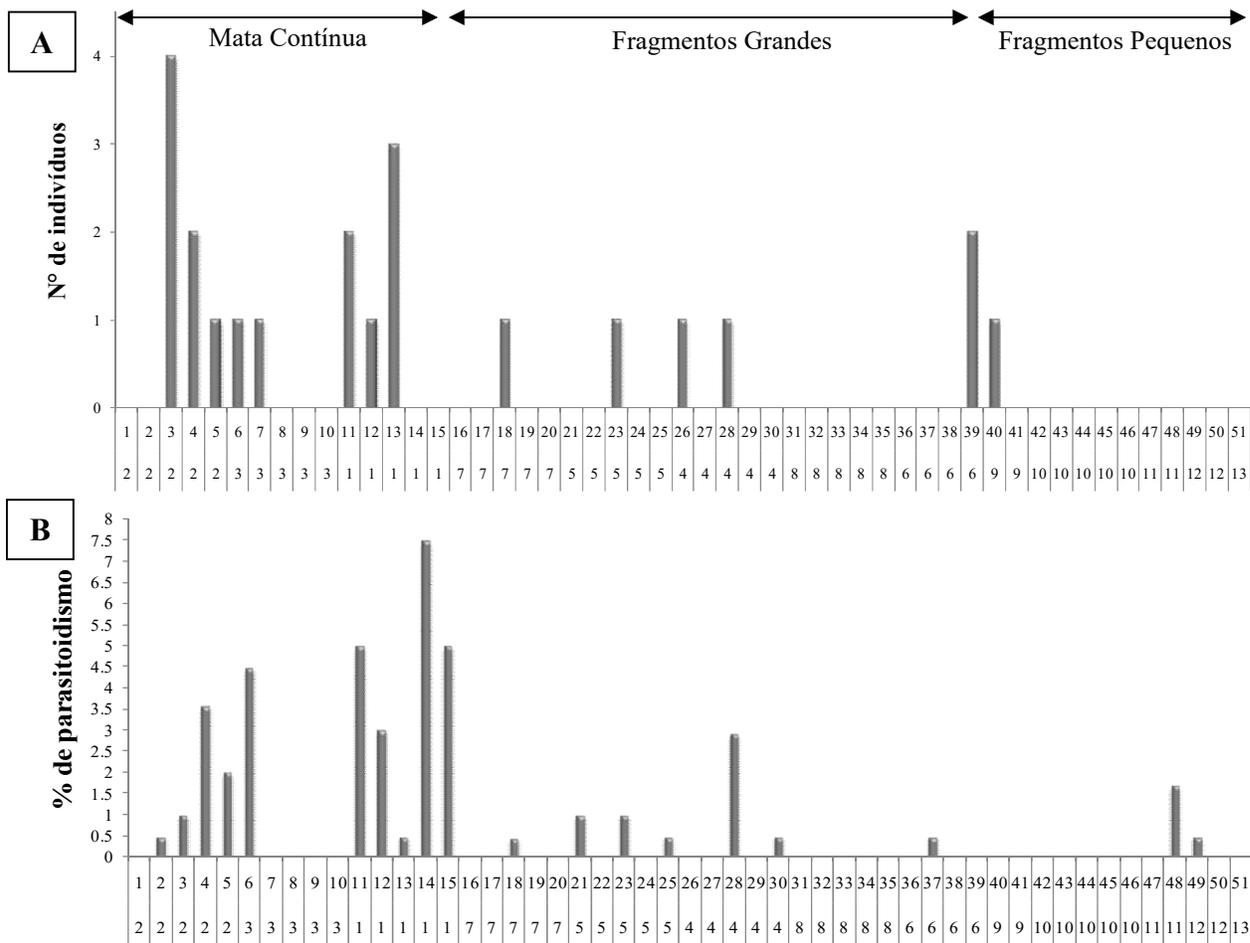


Figura 8. (A) Abundância total de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e **(B)** sua porcentagem de parasitoidismo total de cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha de cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores.

Em relação às formigas parasitadas, houve registro de parasitoidismo em 60% dos fragmentos que apresentaram *A. niger*; no caso de locais de floresta contínua, todas as amostras tiveram operárias parasitadas. Por outro lado, do total de ninhos estudados, 37,2% tiveram formigas parasitadas. Desses últimos, 52,6%, 36,8% e 10,5% foram ninhos de mata contínua, fragmentos grandes e fragmentos pequenos, respectivamente.

Das 51 colônias marcadas só dez apresentaram tanto a presença de parasitóides adultos no campo, quanto operárias parasitadas; a maioria das colônias (70%) eram de locais de floresta contínua e os 30% restantes de fragmentos grandes. Aliás, nove ninhos apresentaram só forídeos parasitóides em estado imaturo. A mais alta porcentagem de parasitoidismo obtida (7,5%) foi registrada para um ninho de mata contínua (Figura 8B).

Foram identificados três gêneros de forídeos parasitóides em interação com *A. niger*: *Apocephalus*, *Myrmosicarius* e *Neodohniphora*. Esses gêneros foram encontrados tanto atacando as operárias (Figuras 9A, 9B e 9C) quanto no seu estágio larval na criação dos parasitóides feita no laboratório (Figuras 9D, 9E e 9F). O último gênero não foi encontrado em ninhos de fragmentos pequenos.

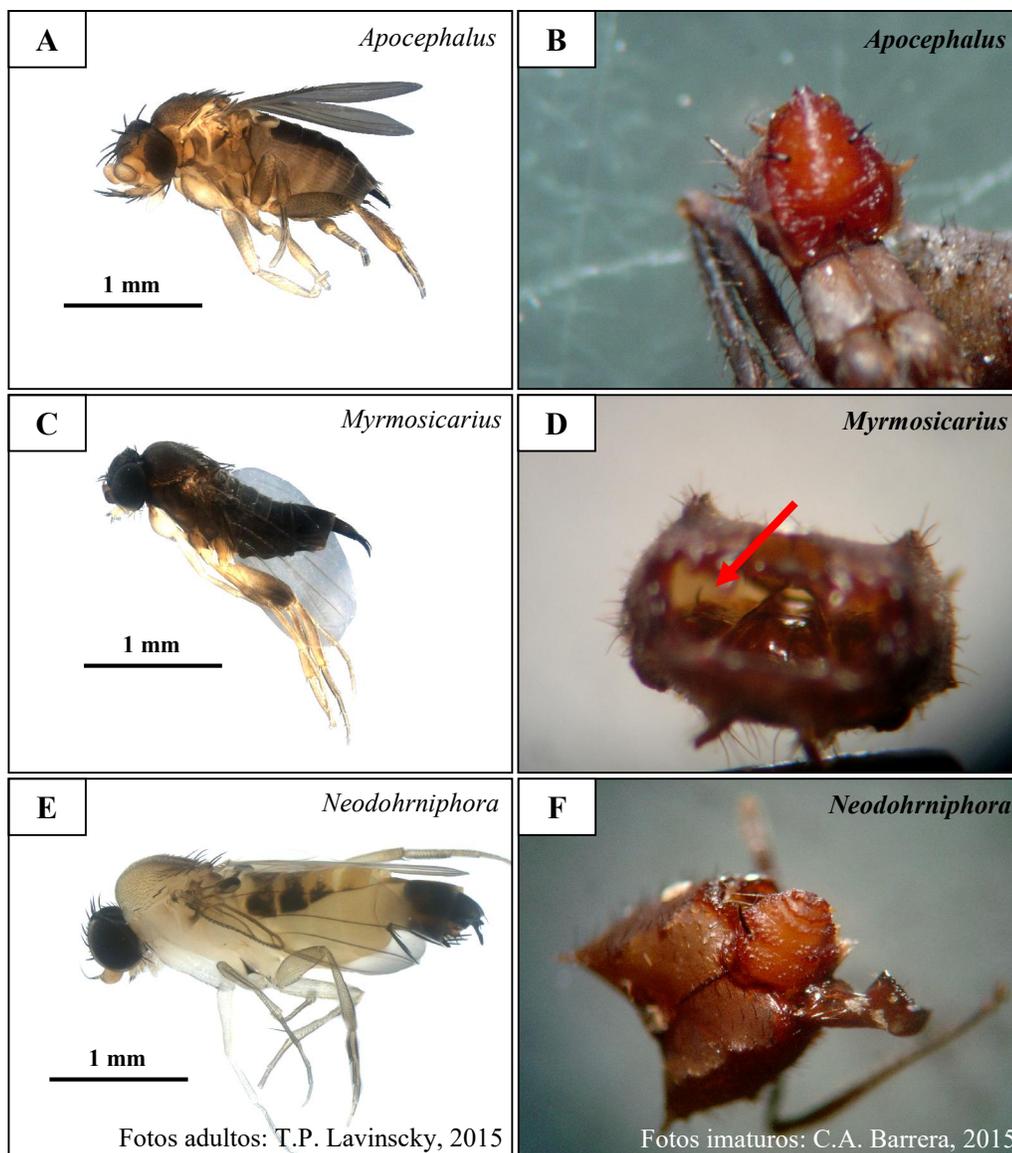


Figura 9. Forídeos parasitóides identificados no nível de gênero. (A) Adulto de *Apocephalus*; (B) Pupa de *Apocephalus* no tórax do hospedeiro; (C) Adulto de *Myrmosicarius*; (D) Pupa de *Myrmosicarius* no fundo da cabeça do hospedeiro; (E) Adulto de *Neodohniphora*; (F) Pupa de *Neodohniphora* aparecendo pela boca do hospedeiro.

Depois de 13 horas de observação sobre os ninhos (51 períodos de 15 min./ninho), foram encontrados 22 adultos de forídeos sobrevoando e atacando as formigas; sendo 11 do gênero *Myrmosicarius*, sete do gênero *Apocephalus*, três do gênero *Neodohrniphora* e um de gênero não identificado. Dos ninhos com parasitóides, 64,3% apresentou só um forídeo nos 15 minutos de observação, enquanto que 21,4% e 7,1% desses ninhos tiveram 2 e 3 ou 4, respectivamente (Figura 8A).

No caso dos forídeos, em estágio imaturo, observados no processo de criação feita no laboratório, se obteve um total de 85 pupas (0,82% do total de formigas coletadas). Dessas pupas, apenas 30 adultos conseguiram emergir, todas correspondentes a indivíduos do gênero *Apocephalus*, exceto uma que foi do gênero *Myrmosicarius*. Da mesma forma que para os indivíduos adultos encontrados sobrevoando as colônias, a maioria dos forídeos em estágio imaturo foi encontrada parasitando operárias pertencentes a ninhos de mata contínua, mas neste caso foi *Apocephalus* o gênero mais frequente (Tabela 3).

Tabela 3. Número de forídeos parasitóides adultos coletados no campo e imaturos criados no laboratório, por gênero, obtidos de ninhos de *Acromyrmex niger* de mata contínua e de mata fragmentada (fragmentos grandes e pequenos) da Reserva Ecológica de Guapiaçu e arredores, Rio de Janeiro, Brasil.

			<i>Apocephalus</i>		<i>Myrmosicarius</i>		<i>Neodohrniphora</i>	
	Nº Local	Nº de Ninhos	Nº de forídeos adultos	Nº de forídeos imaturos	Nº de forídeos adultos	Nº de forídeos imaturos	Nº de forídeos adultos	Nº de forídeos imaturos
Mata Contínua	1	5	1	40	5	2	0	0
	2	5	4	4	2	6	1	4
	3	5	1	3	0	2	1	4
Subtotal		15	6	47	7	10	2	8
Fragmentos Grandes	4	5	0	7	1	0	0	1
	5	5	0	2	0	3	1	0
	6	4	0	1	2	0	0	0
	7	5	1	0	0	1	0	0
	8	5	0	0	0	0	0	0
Subtotal		24	1	10	3	4	1	1
Fragmentos Pequenos	9	2	0	0	1	0	0	0
	10	5	0	0	0	0	0	0
	11	2	0	4	0	0	0	0
	12	2	0	1	0	0	0	0
	13	1	0	0	0	0	0	0
Subtotal		12	0	5	1	0	0	0
Total		51	7	62	11	14	3	9

Ambas variáveis, abundância total de forídeos adultos observados nas proximidades das colônias (Figura 8A) e porcentagem de formigas parasitadas obtida a partir da criação (Figura

1B), revelaram que a variação entre ninhos, medida pelo coeficiente de variação (desvio padrão/média*100), foi menor para colônias de mata contínua (Tabela 4).

Tabela 4. Medidas de tendência central, dispersão (D.P.) e coeficiente de variação (desvio padrão/média*100) para a abundância de adultos, a % de parasitoidismo e a riqueza de forídeos parasitóides de *Acromyrmex niger* em cada um dos habitats avaliados na Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil.

Habitat*	Variável	Média	D.P.	C.V.
Mata Contínua N= 15	Abundância total	1	1.25	125.4
	Abundância <i>Apocephalus</i>	0.4	0.83	207
	Abundância <i>Myrmosicarius</i>	0.47	0.74	159.3
	% parasitoidismo total	2.17	2.44	112.2
	% parasitoidismo <i>Apocephalus</i>	1.86	2.44	131.3
	% parasitoidismo <i>Myrmosicarius</i>	0.34	0.6	177.5
	Riqueza adultos no campo	0.73	0.08	108.9
	Riqueza imaturos no laboratório	1.2	1.15	95.54
Frag. Grandes N= 24	Abundância total	0.25	0.53	212.6
	Abundância <i>Apocephalus</i>	0.04	0.2	489.9
	Abundância <i>Myrmosicarius</i>	0.13	0.45	358.7
	% parasitoidismo total	0.29	0.64	224.4
	% parasitoidismo <i>Apocephalus</i>	0.18	0.62	338.9
	% parasitoidismo <i>Myrmosicarius</i>	0.08	0.24	291.3
	Riqueza adultos no campo	0.21	0.41	199.1
	Riqueza imaturos no laboratório	0.29	0.46	159.2
Frag. Pequenos N= 12	Abundância total	0.08	0.29	346.4
	Abundância <i>Apocephalus</i>	0	0	sd
	Abundância <i>Myrmosicarius</i>	0.08	0.29	346.4
	% parasitoidismo total	0.18	0.5	272
	% parasitoidismo <i>Apocephalus</i>	0.18	0.5	272
	% parasitoidismo <i>Myrmosicarius</i>	0	0	sd
	Riqueza adultos no campo	0.08	0.29	346.4
	Riqueza imaturos no laboratório	0.17	0.39	233.5

D.P.= Desvio Padrão; C.V.= Coeficiente de Variação.

Valores menores de C.V. em negrito

A riqueza de gêneros de parasitóides associados a operárias de *A. niger* observada no campo (Figura 10A) e a obtida na criação no laboratório (Figura 10B), na mata fragmentada (fragmentos grandes e pequenos) foram menores que na mata contínua. Além disso, para essas duas variáveis, o coeficiente de variação também foi menor em ninhos de floresta contínua

(Tabela 4). Só três colônias de mata contínua tiveram mais de um gênero de forídeos adultos atacando no mesmo momento, com *Myrmomicarius* e *Apocephalus* em duas delas e *Neodohrniphora* e *Apocephalus* na restante. Para o caso das formigas parasitadas, também foram apenas ninhos de floresta contínua os que apresentaram mais de um gênero de forídeos imaturos associados à mesma colônia, com presença dos três gêneros identificados em três delas e *Apocephalus* e *Myrmomicarius* em outras duas.

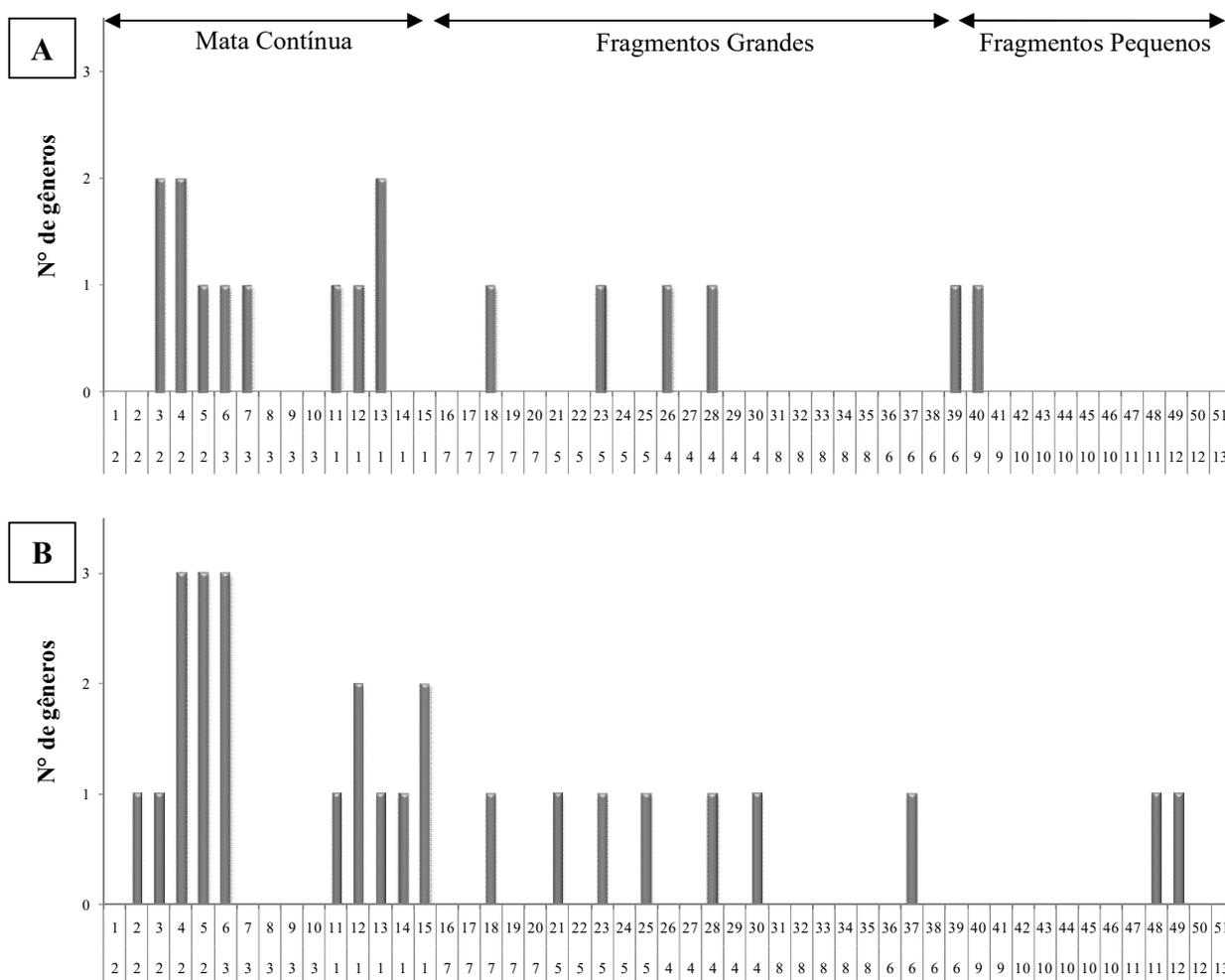


Figura 10. (A) Riqueza de gêneros de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) riqueza de gêneros de forídeos imaturos obtidos na criação para cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha de cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores.

Para as análises estatísticas e descritivas em nível de gênero, se adotou o critério de que cada um dos testes seria aplicado apenas para os gêneros *Apocephalus* e *Myrmosicarius*, pois o gênero *Neodohrniphora* foi pouco frequente. Na avaliação dos gêneros em separado, a abundância de adultos no campo e sua porcentagem de parasitoidismo medida no laboratório revelou um padrão muito similar. Tanto para forídeos *Apocephalus* (Figuras 11A e 11B) quanto para aqueles do gênero *Myrmosicarius* (Figuras 12A e 12B), as colônias apresentaram valores mais altos na floresta de maior superfície e a variação entre os ninhos foi menor neste ambiente (Tabela 4).

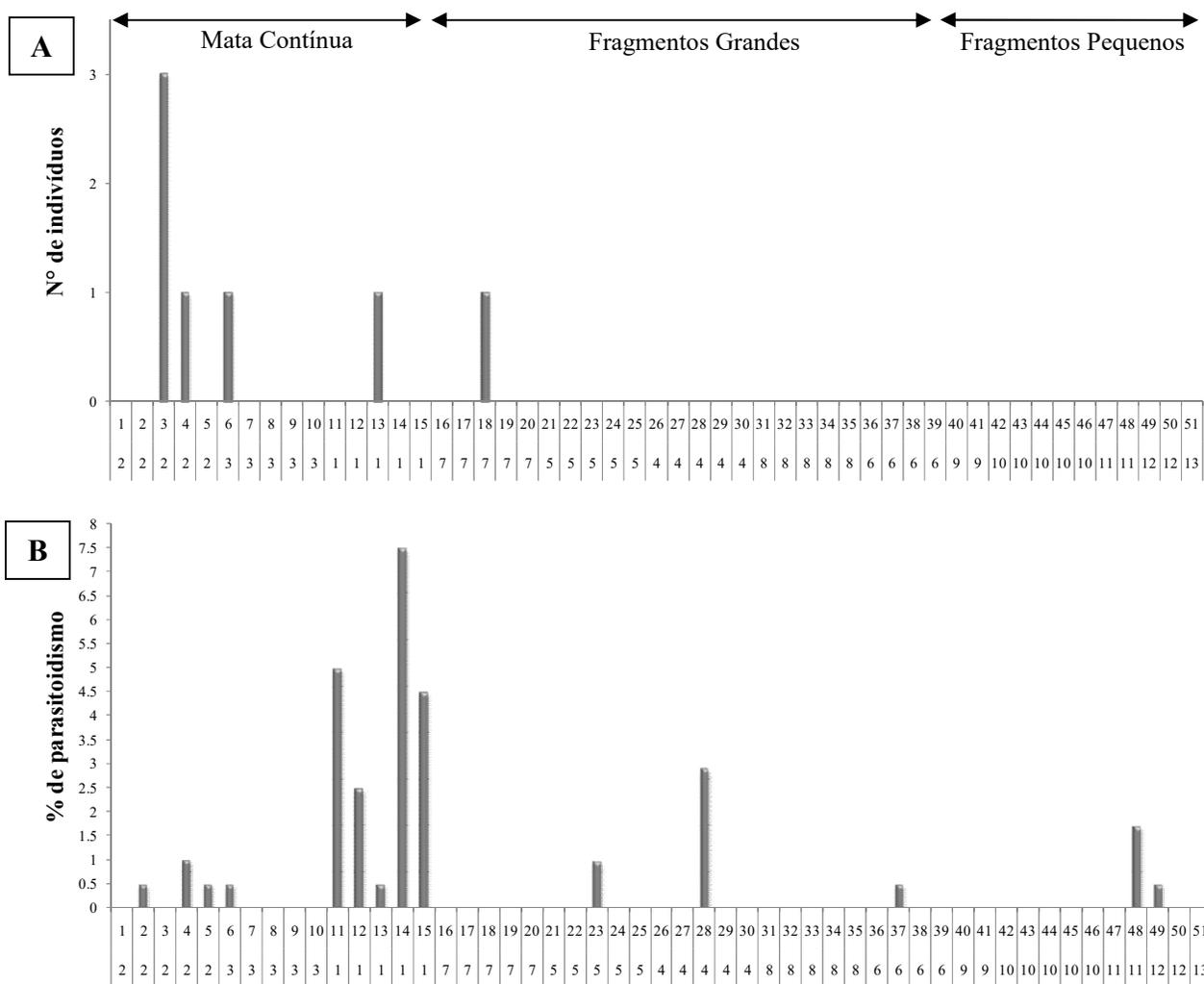


Figura 11. (A) Abundância de forídeos adultos do gênero *Apocephalus* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo de cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha de cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores.

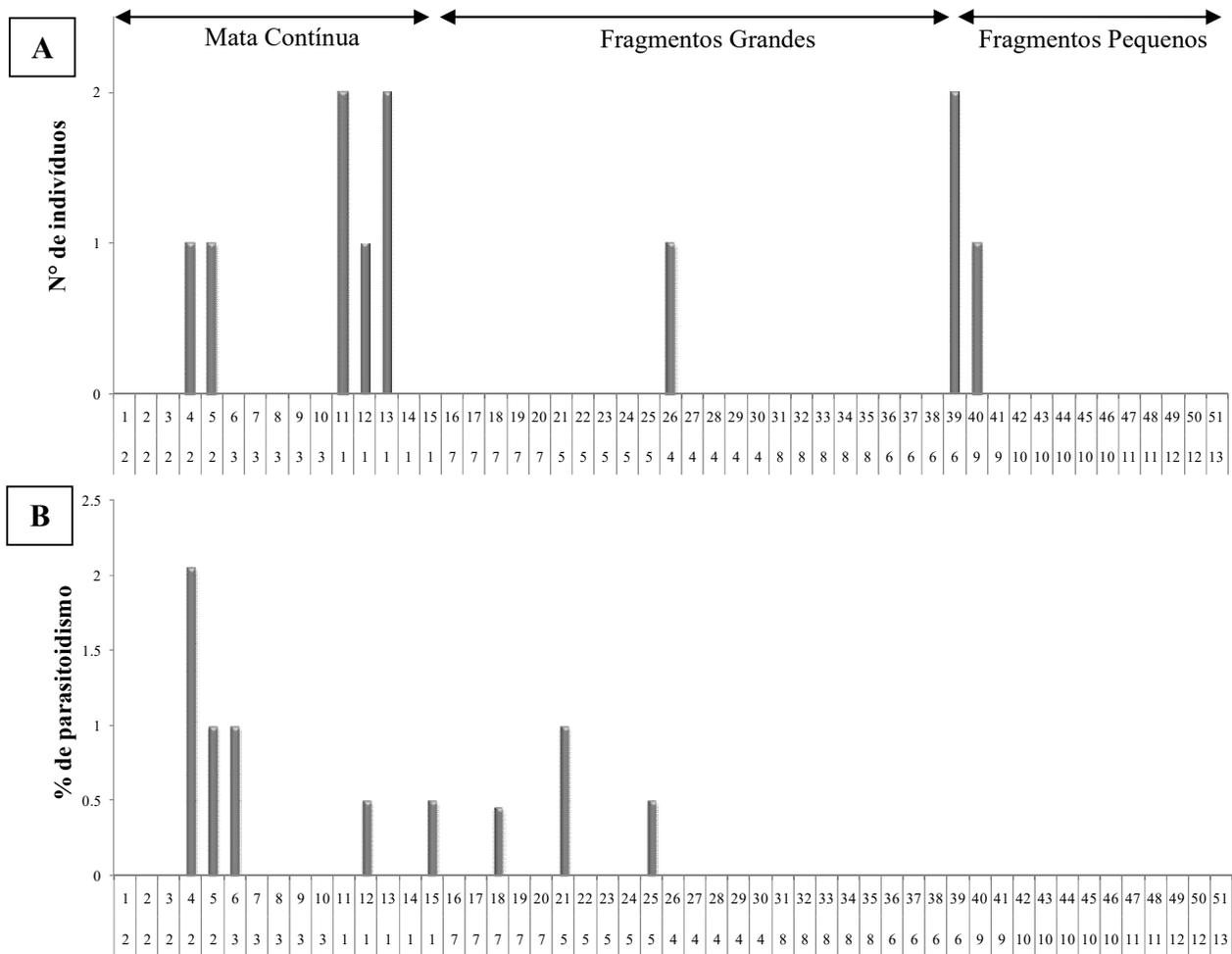


Figura 12. (A) Abundância de forídeos adultos do gênero *Myrmosicarius* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo de cada colônia de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Números na linha cima (1-51) correspondem aos ninhos, números na linha de baixo (1-13) correspondem aos locais amostrados. Ninhos organizados por ordem decrescente de valores.

Ao estudar estatisticamente se o tipo de habitat, tem influência sobre os forídeos parasitoides, o resultado da análise da variância revelou que a abundância total ($F=8,86$; $gl=2$; $p=0,006$; $N=13$) e a porcentagem de parasitoidismo total ($F=5,93$; $gl=2$; $p=0,02$; $N=13$) foram significativamente maiores nos ninhos de locais de floresta contínua, mas sem diferenças significativas entre ninhos de fragmentos de diferentes tamanhos (Figuras 13A e 13B). Em colônias de mata contínua foi observada uma média de $1 \pm 0,32$ forídeos, quase 13 vezes mais que nas colônias de fragmentos pequenos ($0,08 \pm 0,08$). O parasitoidismo médio nas formigas de ninhos presentes na mata contínua também foi maior ($2,17 \pm 0,63$) que nos de floresta de menor tamanho ($0,18 \pm 0,14$) (Tabela 4).

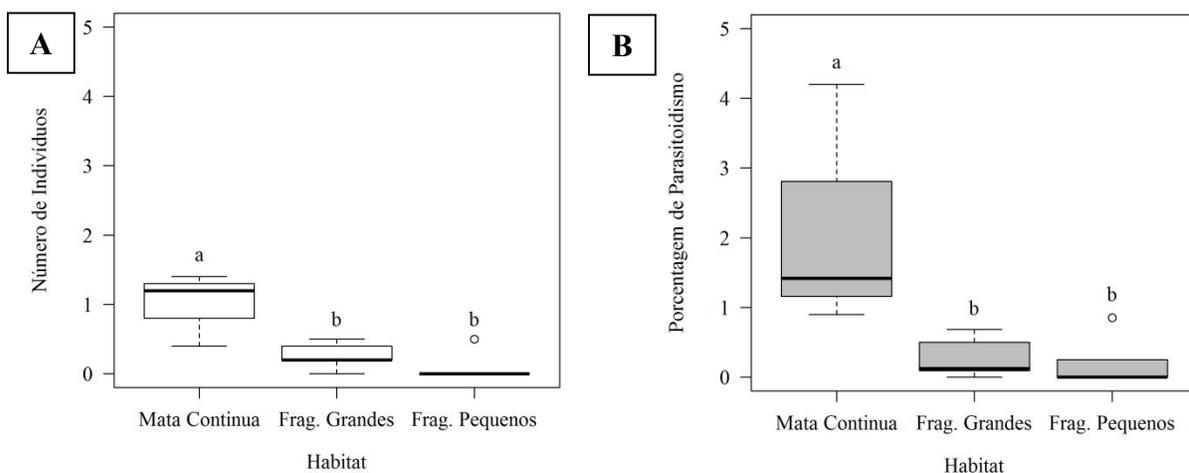


Figura 13. (A) Abundância média total de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e **(B)** sua porcentagem de parasitoidismo média total das colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.

Quando a variável analisada foi a riqueza de gêneros, as diferenças entre os tipos de habitat também foram significativas, tanto para os forídeos adultos observados no campo ($F=9,64$; $gl=2$; $p=0,005$; $N=13$) quanto para os forídeos imaturos criados no laboratório ($F=10$; $gl=2$; $p=0,004$; $N=13$). O ambiente de mata contínua foi o que apresentou a maior riqueza de gêneros, sem diferenças significativas entre fragmentos grandes e pequenos (Figuras 14A e 14B).

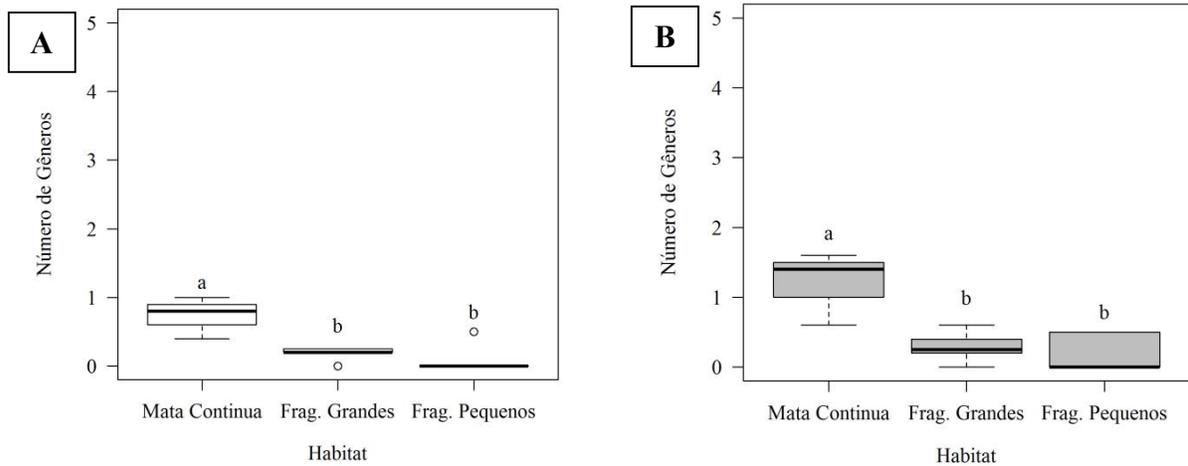


Figura 14. (A) Riqueza de gêneros média de forídeos adultos atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) riqueza de gêneros média de forídeos imaturos para as colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.

No caso de forídeos do gênero *Apocephalus*, a sua abundância apresentou diferenças significativas ($H=5,84$; $N=3$; $p=0,01$; $N=13$) apenas entre locais de mata contínua e fragmentos pequenos. Por outro lado, a porcentagem de parasitoidismo desse gênero não foi significativamente diferente ($H=3,46$; $N=3$; $p=0,17$; $N=13$) para nenhum dos tipos de hábitat (Figuras 15A e 15B). Para parasitóides do gênero *Myrmosicarius* a situação foi inversa, ou seja, a abundância de adultos desse gênero não apresentou diferenças significativas entre habitats distintos ($F=1,57$; $gl=2$; $p=0,26$; $N=13$), embora a sua porcentagem de parasitoidismo sim ($H=5,78$; $N=3$; $p=0,01$; $N=13$) (Figuras 16A e 16B).

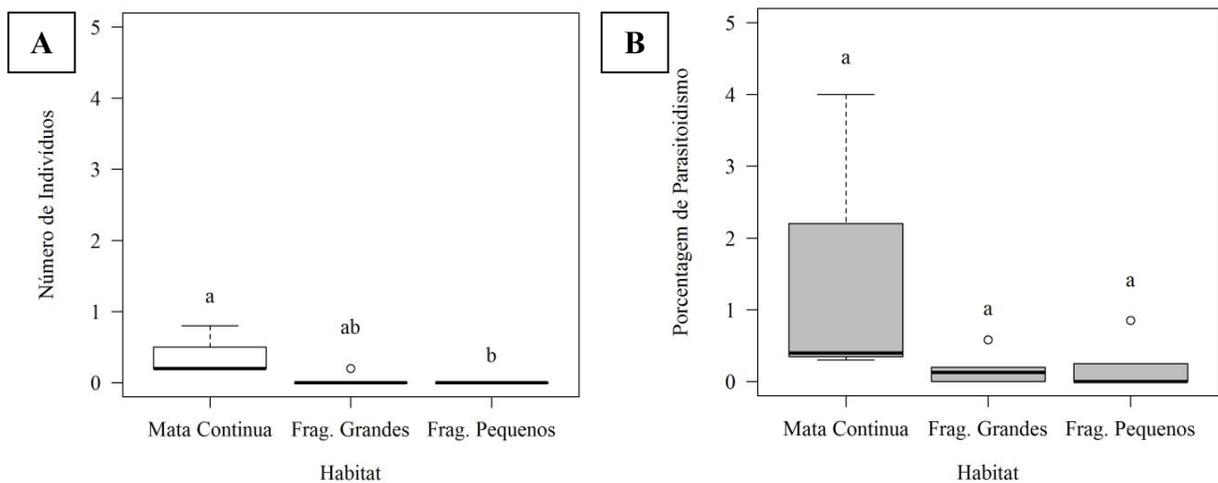


Figura 15. (A) Abundância média de forídeos adultos do gênero *Apocephalus* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo média das colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.

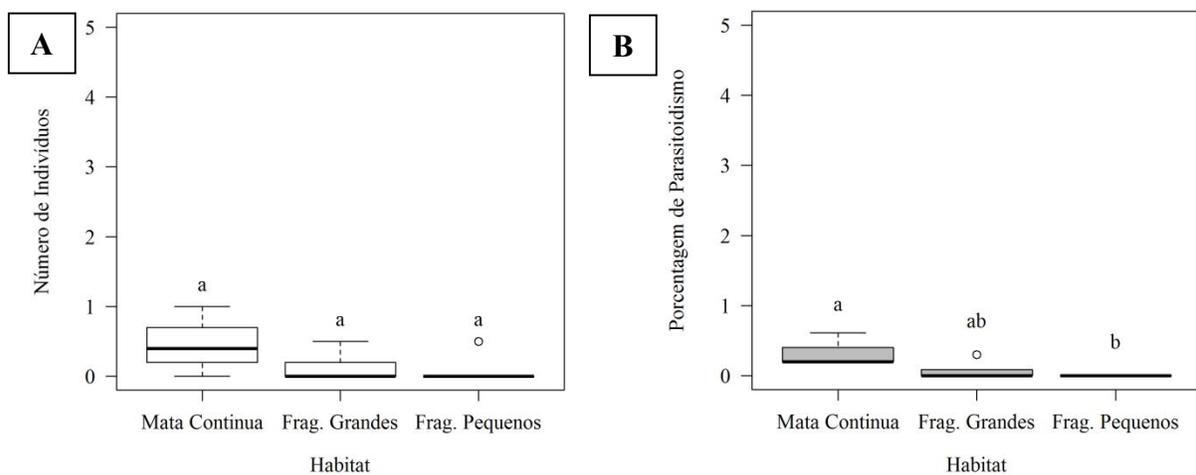


Figura 16. (A) Abundância média de forídeos adultos do gênero *Myrmosicarius* atacando ou sobrevoando às operárias de *Acromyrmex niger* e (B) sua porcentagem de parasitoidismo média das colônias de mata contínua e fragmentada da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Rio de Janeiro, Brasil. Linhas sólidas atravessando as caixas representam a mediana, as barras representam o erro padrão e os círculos brancos representam os pontos extremos. Letras diferentes representam valores significativamente diferentes.

Em geral, a presença dos forídeos (juntando os adultos atacando as operárias no ninho e aqueles no estágio larval dentro do corpo do hospedeiro) diminuiu com a perda da superfície florestal (Log-likelihood $\chi^2= 7,03$; $p=0,03$, análises de regressão logística). Entretanto, essa diminuição foi estatisticamente significativa só em fragmentos pequenos (Wald $\chi^2=5,67$; $p=0,02$), com a probabilidade de presença dos parasitóides nesse ambiente sendo 8,3 vezes menor que no habitat controle, ou seja, mata contínua. Os fragmentos florestais grandes, em relação ao habitat de referência, revelaram apenas uma tendência quase significativa (Wald $\chi^2=3,55$; $p=0,059$) na diminuição da probabilidade de presença dos forídeos e essa foi 3,8 vezes menor.

Para forídeos do gênero *Apocephalus*, a probabilidade de presença dos indivíduos teve uma diminuição significativa (Log-likelihood $\chi^2= 11,9$; $p=0,002$). Essa diferença foi 10 vezes menor tanto para os fragmentos grandes (Wald $\chi^2=8,84$; $p=0,003$) quanto para os fragmentos pequenos (Wald $\chi^2=5,89$; $p=0,01$) em relação aos locais de mata contínua. Em relação aos indivíduos pertencentes ao gênero *Myrmosicarius*, a probabilidade de presença deles diminuiu significativamente de forma parcial (Log-likelihood $\chi^2= 5,73$; $p=0,057$). Essa diferença se obteve apenas para os fragmentos pequenos (Wald $\chi^2=3,77$; $p=0,05$), com uma redução de 10 vezes na probabilidade de presença dos parasitóides. Por outro lado, a probabilidade de que os parasitóides desse último gênero estivessem presentes nos fragmentos grandes também foi menor, mas nesse caso a diminuição não foi significativa (Wald $\chi^2=2,77$; $p=0,09$), e apresentou só uma tendência de ser 3,33 vezes menor.

6 DISCUSSÃO

O presente estudo oferece a primeira evidencia dos efeitos da perda da área florestal sobre forídeos parasitóides de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em floresta tropical úmida, avaliando em conjunto a presença de forídeos adultos observados no campo em associação com as operárias e a porcentagem de parasitoidismo determinada através da criação desses parasitóides em laboratório. Esses métodos permitiram uma primeira comparação entre ambas variáveis, utilizando a combinação de condições naturais e experimentais. Além disso, aqui foi feita a avaliação ao longo de superfícies florestais de diferente tamanho, incluindo comparações entre fragmentos grandes e pequenos. Em geral, os resultados sugerem que colônias de *Acromyrmex niger* de fragmentos florestais de menor tamanho apresentam uma diminuição tanto na quantidade e gênero de forídeos que as atacam quanto no parasitoidismo que esses parasitóides exercem sobre elas. Esses resultados sustentam alguns dos efeitos que o processo de perda da superfície florestal pode ter sobre a dinâmica populacional de parasitóides e o sucesso da proliferação dessas populações, provavelmente devido a condições adversas presentes no sistema.

Nesse estudo, a fragmentação de habitat na Mata Atlântica do sudeste do Brasil também teve um efeito negativo sobre os forídeos parasitóides de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex*, afetando principalmente a abundância e a riqueza de gêneros dos imaturos criados em laboratório. Conhecer o efeito que a fragmentação esta tendo diretamente sobre os parasitóides é muito importante para entender a dinâmica de suas populações, porém algumas observações de campo sugerem ainda que o hospedeiro também poderia ser sensível à fragmentação. No estudo de ELIZALDE & QUEIROZ (2013), a quantidade de ninhos de *A. niger* foi similar entre floresta contínua e fragmentada, todavia no presente trabalho foi mais difícil encontrar colônias nos fragmentos florestais de menor tamanho; isto sugere que o padrão de resposta desses organismos à fragmentação ainda não é claro. O fato de que ninhos de *A. niger* também foram de difícil localização nas bordas dos fragmentos apóia essa idéia de que a espécie seja particularmente susceptível aos efeitos da fragmentação, diferentemente da maioria dos estudos prévios que mostraram que a abundância e a riqueza de formigas cortadeiras são beneficiadas pelas condições geradas nas bordas (WIRTH *et al.*, 2007; DOHM *et al.*, 2011; BARRERA *et al.*, 2015). Aliás, esse parece ser um episódio geral para as espécies de *Acromyrmex* da área de estudo, pois nos fragmentos de floresta, também foi muito raro encontrar ninhos de outras espécies desse gênero (C. A. Barrera, observação pessoal). Em relação ao precedido, é importante destacar que a maior parte dos estudos que avaliaram os efeitos de alterações na cobertura florestal sobre formigas cortadeiras, analisaram apenas algumas espécies do gênero *Atta* (URBAS *et al.*, 2007; WIRTH *et al.*, 2007; MEYER *et al.*, 2009; DOHM *et al.*,

2011) e que seria prematuro generalizar o padrão de resposta para todo o grupo das formigas cortadeiras.

O menor número de forídeos adultos e a menor porcentagem de parasitoidismo das formigas, sugere um relaxamento das forças "top-down" do ambiente. Não obstante, nesse caso parece que o efeito da fragmentação é ainda mais forte e está tendo consequências diretas sobre a interação parasitóide-hospedeiro, pois embora a presença dos parasitóides tenha diminuído, essa diminuição parece não estar ligada a um aumento na quantidade de colônias de formigas observadas no habitat mais perturbado (fragmentos pequenos), como poderia ser esperado (KRUESS & TSCHARNTKE, 1994; TERBORGH *et al.*, 2001; WIRTH *et al.*, 2008). Aqui foi demonstrado que a perda da superfície florestal em fragmentos menores afeta negativamente os forídeos parasitóides de *A. niger*, mas isto é uma evidência insuficiente quando as observações sugerem que os hospedeiros também estão sendo prejudicados. ALMEIDA *et al.* (2008) também indicam que a fragmentação de habitats e sobretudo a criação das bordas contribuem para uma maior abundância de formigas cortadeiras devido às condições adversas que diminuem a abundância dos parasitóides. No presente estudo, sugere-se que pode estar acontecendo o processo inverso, ou seja, as alterações causadas pela fragmentação estão afetando principalmente as colônias de *A. niger* e essa redução da presença de hospedeiros específicos reduz a abundância dos forídeos. Essa hipótese poderia ainda estar sendo sustentada pelo fato de que, nessa mesma região, as espécies de forídeos que foram encontradas associadas a *A. niger* não foram observadas atacando outras espécies de *Acromyrmex* (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Por outro lado, coincide com o modelo proposto por HOLT *et al.* (1999), o qual propõe que organismos de níveis tróficos superiores estão presentes só quando seus recursos também estão, dessa forma as cadeias alimentares lineares estariam mais predispostas a serem eliminadas nos ambientes perturbados (THÉBAULT *et al.*, 2006; PETCHEY *et al.*, 2008).

Enquanto todos os locais de mata contínua apresentaram forídeos parasitóides atacando as operárias de *A. niger*, estes estiveram presentes em apenas metade dos fragmentos. Além dessa especialização ecológica que os forídeos apresentam (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011), sua capacidade de dispersão poderia ser outro dos fatores limitantes na hora de alcançar a colonização dos fragmentos de florestas. Embora não se tenha informação precisa sobre essa capacidade nos forídeos de formigas cortadeiras, para aqueles que atacam outros grupos de formigas, conhece-se que conseguem se dispersar até 650 m desde o local onde se encontra o ninho do hospedeiro (MORRISON *et al.*, 1999). A baixa proporção de fragmentos com forídeos coincide com o estudo de ELIZALDE & QUEIROZ (2013). Por outro lado, é difícil analisar de forma completa os efeitos das modificações ambientais sobre os forídeos, pois não se tem informações sobre se outros fatores bióticos, como por exemplo predadores, também seriam importantes para as populações desses parasitóides. A predação intra-guilda (POLIS *et al.*, 1989; MÜLLER & BRODEUR, 2002) poderia ser um fator importante a ser considerado em estudos futuros, uma vez que vertebrados podem exercer uma pressão de predação sobre as formigas cortadeiras (RAO, 2000).

A porcentagem de parasitoidismo diminuiu significativamente com a perda da área da floresta, mas esses foram números relativamente baixos (valor médio maior, 2,17% para ninhos de mata contínua). Não obstante, são valores que se encontram dentro da faixa observada para parasitoidismo natural em *Acromyrmex* na Argentina (0,9-2,2%), a qual foi menos variável que o registrado para operárias de *Atta* no mesmo estudo (3,8-20,2%) (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). É importante destacar que essas variações dependem da espécie de formiga e de mudanças tanto estacionais quanto de um ano para outro (ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011; GUILLADE & FOLGARAIT, 2011). Aqui as diferenças nas porcentagens de parasitoidismo entre os distintos tipos de habitat analisados na mesma estação e no mesmo ano, podem ser condicionadas pelas mudanças microclimáticas nos ambientes mais perturbados (LAURANCE *et al.*, 2007).

Poucos foram os casos onde se teve registro de parasitóides adultos atacando as formigas de um certo ninho e presença de parasitoidismo em operárias da mesma colônia. O fato de que nenhum desses registros foi observado nos ninhos de fragmentos pequenos, parece insinuar que se trata de eventos que conseguem ser observados mais facilmente em florestas mais preservadas. Por outro lado, ter obtido amostras que só proporcionaram dados de porcentagem de parasitoidismo quase na mesma quantidade que aquelas que apresentaram registro das duas variáveis, sugere que só a observação dos forídeos adultos no campo (RAO, 2000; ALMEIDA *et al.*, 2008; ELIZALDE & QUEIROZ, 2013) não é informação suficiente para elaborar conjecturas sobre o efeito que a perda da superfície florestal pode estar tendo sobre eles e muito menos para dizer que a ausência dos parasitóides no campo, em observações pontuais, seja evidência do efeito negativo no sucesso do parasitoidismo sobre os hospedeiros.

Apenas para ninhos de mata contínua foram observados mais de um gênero de forídeos atacando ao mesmo tempo, resultado que coincide com o reportado por ELIZALDE & QUEIROZ (2013), que estudaram parasitóides de várias espécies de *Acromyrmex* e encontraram esse resultado só para ninhos de *A. niger*. Como a maioria dos ninhos teve só um gênero de parasitóides atacando ou parasitando, esse resultado mais o baixo número de forídeos adultos e a porcentagem de parasitoidismo nos fragmentos de menor tamanho, podem sustentar a idéia de ELIZALDE & QUEIROZ (2013), ou seja, não haveria efeito da interação entre espécies de forídeos (competição) influenciando no padrão negativo encontrado no sistema.

Todas as variáveis analisadas apresentaram menor variação entre as amostras dos ninhos pertencentes ao habitat de mata contínua, por enquanto para as colônias de fragmentos de menor tamanho, a variação (coeficiente de variação), na maioria das variáveis medidas, foi a mais alta. Esse último resultado sugere que ambientes mais fragmentados podem ser os responsáveis do aumento na variabilidade na abundância das populações e comunidades; tal como sugerido por BOULINIER *et al.* (1998), os que propõem que a mesma ocorre como consequência, principalmente, do aumento nas taxas extinções locais.

Os fatores microclimáticos podem explicar a menor probabilidade da presença dos forídeos parasitóides nos fragmentos. Níveis de luz, temperatura do ar e do solo, umidade, correntes de vento, etc. podem condicionar a sobrevivência dos parasitóides. Fragmentos pequenos e aumento da superfície de borda como consequência da fragmentação, produz um aumento na temperatura e fluxos de ventos e, portanto, diminuição da umidade (LAURANCE *et al.*, 2007); condições que são desfavoráveis para os forídeos, afetando seu rendimento e como resultado diminuindo sua abundância (MORRISON *et al.*, 2000; FOLGARAIT *et al.*, 2007b; ALMEIDA *et al.*, 2008). Além disso, o aumento das turbulências do vento nas superfícies de menor cobertura florestal poderia influenciar o encontro dos forídeos com seus hospedeiros, pois, segundo ORR *et al.* (1997), a localização desses últimos é feita principalmente por sinais olfativos. Quanto menor o tamanho da superfície florestal, maior a proporção de borda e maiores as alterações sobre o ecossistema em geral, pois as mudanças nos parâmetros bióticos e abióticos das bordas também provocam maior variabilidade nos processos ecológicos que acontecem no interior do habitat (EWERS & DIDHAM, 2006). Mesmo que alguns dos valores encontrados para o número de forídeos imaturos foram extremos para os locais de mata contínua e poderiam estar influenciando o resultado obtido, este ganhou força nessas análises de probabilidade de presença dos forídeos, onde o habitat de maior tamanho continuou mostrando-se como o mais favorável para os parasitóides.

A maior abundância e riqueza de forídeos, assim como também a proporção de ninhos de formigas com parasitóides nos locais de mata contínua, concordam com o obtido na última pesquisa feita no Estado do Rio de Janeiro (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Aliás, valores mais altos da porcentagem de parasitoidismo no ambiente mais preservado, proporcionam mais uma evidência que sugere esse tipo de hábitat como o mais apropriado para a presença e eficiência no sucesso reprodutivo dos forídeos. O efeito sobre os forídeos foi evidente para todas as variáveis; aliás, a riqueza de gêneros de imaturos foi a mais afetada e a diferença foi causada pelos gêneros *Myrmosicarius* e *Neodohniphora* que estiveram ausentes nas operárias parasitadas de fragmentos pequenos. No presente trabalho, *Apocephalus* foi o gênero com abundância geral (soma de forídeos atacando e parasitando) maior que os outros dois gêneros e o único parasitando formigas em todos os tipos de habitats, porém se mostrou como o gênero menos resistente à perda da superfície florestal, pois a queda na sua porcentagem de parasitoidismo com a diminuição do tamanho do habitat foi maior. Pode-se considerar esse resultado similar ao encontrado por ELIZALDE & QUEIROZ (2013), que só observaram adultos de *Apocephalus* sobrevoando colônias de *A. niger* na floresta contínua e associados a uma menor proporção de ninhos que aqueles indivíduos do gênero *Myrmosicarius*. Embora tenha se conseguido fazer a análise de riqueza apenas para o nível de gênero, os antecedentes que inspiraram o presente estudo (ELIZALDE & QUEIROZ, 2013) sugeriram que o efeito negativo da fragmentação de habitat é geral para as espécies de forídeos que atacam *A. niger* na Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro.

A abundância média total de forídeos atacando operárias de *A. niger* e o valor máximo alcançado, foram menores que os obtidos para forídeos parasitóides de *Atta* (ALMEIDA *et al.*, 2008) e muito mais baixo comparado com os valores encontrados em colônias de outro grupo de formigas, *Solenopsis* "formiga-de-fogo" ou "lava-pé" (WUELLNER & SAUNDERS, 2003 FOLGARAIT *et al.*, 2007a). Essa diferença poderia estar relacionada com o tamanho do ninho e a quantidade de hospedeiros disponíveis, já que, no geral, ninhos de *Acromyrmex* são menores e portanto apresentam menor número de indivíduos que colônias de *Atta* ou *Solenopsis*; FOLGARAIT (2013) estabelece que a riqueza e abundância dos hospedeiros são condição importante para determinar a riqueza e a abundância dos forídeos no ninho e que, inclusive, tem espécies de *Acromyrmex* com baixo número de indivíduos das quais ainda não se conhecem forídeos parasitóides associados. Por outro lado, no sistema estudado, o maior valor de porcentagem de parasitoidismo registrada foi relativamente alta, quase 8%, mas um pouco menor que o máximo obtido para formigas do gênero *Acromyrmex* em outros sistemas (*e.g.* 12%, ELIZALDE & FOLGARAIT, 2011). No entanto, considerando a quantidade total de formigas parasitadas em relação ao total de formigas coletadas, envolvendo os três tipos de habitats, a porcentagem de parasitoidismo total obtida foi baixa (0,82%).

Quanto à riqueza analisada, os três gêneros de forídeos encontrados já tinham sido observados em associação com operárias de *A. niger* (BORGMEIER, 1931; BRAGANÇA, 2011; ELIZALDE & QUEIROZ, 2013); a diferença reside em que aqui se fez pela primeira vez a criação dos forídeos no corpo dos adultos, processo que permitiu, através da prova experimental do endoparasitoidismo, completar e confirmar as observações prévias que mencionam esses gêneros como parasitóides de *A. niger* (BORGMEIER, 1931; BRAGANÇA, 2011; ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Conseguiu-se analisar a riqueza de forídeos apenas no nível de gênero e uma das causas foi a impossibilidade para identificar a espécie de grande parte dos indivíduos criados em laboratório, pois menos da metade desses forídeos alcançaram o estado adulto. Pensa-se que a interrupção do ciclo de vida dos forídeos foi causada, principalmente, pela presença de fungo nas amostras de formigas mortas, o qual foi tratado com aplicação de várias técnicas (esterilização do material de laboratório, uso de fungicida em diferentes concentrações, limpeza das amostras com álcool) e mesmo assim foi de grande dificuldade poder controlá-lo. O efeito negativo que a proliferação do fungo tem sobre a criação de imaturos já se conhece para outros insetos (QUEIROZ & OLIVEIRA, 2001). Além disso, a escolha dos valores de temperatura e umidade que proporcionam o desenvolvimento mais rápido pode ter reduzido a sobrevivência dos imaturos (GUILLADE & FOLGARAIT, 2014). Conhece-se para forídeos de outros gêneros que os estágios larval, de pupa e até a transição entre eles são especialmente sensíveis a essas variáveis abióticas (MORRISON *et al.*, 1997; MORRISON *et al.*, 2000).

A informação conhecida para a região da Bacia Hidrográfica do Rio Guapiaçu revela que o uso antropogênico da terra tem uma forte influencia sobre o processo de fragmentação (CABRAL & FISZON, 2004; CARNEIRO *et al.*, 2012), um padrão geral bastante comprovado na historia mais recente da Mata Atlântica (DEAN, 1997; RIBEIRO *et al.*, 2009). Por causa disso

e devido a perda de biodiversidade ser a principal consequência da perda de hábitat nos sistemas fragmentados (WATLING & DONNELLY, 2006), os resultados aqui apresentados são mais uma evidência sugerindo os parasitóides como parte dos organismos que são mais afetados por esse tipo de perturbação (KRUESS & TSCHARNTKE, 2000; CAGNOLO *et al.*, 2009; ELIZALDE & QUEIROZ, 2013). Além disso, apóiam as evidências de estudos anteriores sobre o efeito negativo da fragmentação sobre forídeos parasitóides de formigas cortadeiras (RAO, 2000; ALMEIDA *et al.*, 2008). No entanto, esses trabalhos foram feitos sobre forídeos de formigas do gênero *Atta* e avaliando apenas sua abundância (RAO, 2000) ou essa em complemento às taxas de ataque que os mesmos realizaram sobre seu hospedeiros (ALMEIDA *et al.*, 2008).

Acromyrmex niger já foi conhecida como uma espécie com populações muito abundantes e por causa disso prejudicial para diferentes tipos de culturas. Além disso, pelo fato de construir ninhos muito difíceis de ser encontrados, o controle biológico (não conservacionista) ou químico dessa espécie pode ser um assunto bastante complicado de ser atingido (GONÇALVES, 1961). Desta forma, o controle biológico conservacionista e a regulação das populações dessa espécie de formiga é um aspecto importante a ser considerado. Forídeos parasitóides são inimigos naturais dessas formigas e podem ser afetados pela fragmentação de habitats mais que seus hospedeiros; esse tipo de perturbação pode diminuir sua biodiversidade assim como também a porcentagem de parasitoidismo, variável que se encontra diretamente ligada ao sucesso do controle biológico (KRUESS & TSCHARNTKE, 1994). Além disso, contribuir com os estudos da dinâmica populacional de forídeos parasitóides de formigas cortadeiras em uma paisagem fragmentada do Rio de Janeiro e a geração de possíveis estratégias de manejo para a conservação é muito importante, pois a perda de interações biológicas existentes pode causar no futuro uma diminuição ainda maior na biodiversidade dos fragmentos de Mata Atlântica do sudeste do Brasil (MORINI *et al.*, 2007).

7 CONCLUSÃO

Esse trabalho proporciona informação nova e relevante que contribui com o conhecimento sobre o sistema forídeo-*Acromyrmex*, o qual se encontra pouco explorado a partir do que já se conhece para forídeos parasitóides de formigas cortadeiras, sobretudo para ambientes do Brasil. Além disso, métodos experimentais no laboratório complementaram as observações feitas em campo, avaliações que em conjunto são consideradas importantes para permitir um melhor desenvolvimento no futuro das ações de manejo específicas. Esse tipo de modelo parasitóide-hospedeiro estabelece mais uma evidencia em relação ao impacto causado pela fragmentação de habitat sobre esse tipo de interações, porém é necessário aumentar o número de réplicas amostrais, tanto estacionais quanto anuais, para poder ser determinado como bioindicador desse impacto.

Aqui os resultados indicam que a interação entre forídeos parasitóides e uma das espécies de formigas cortadeiras dominantes em áreas de floresta atlântica no sudeste do Brasil é afetada por uma das consequências mais importantes da fragmentação florestal. A perda da superfície florestal diminui a abundância de adultos, a riqueza de gêneros e o parasitoidismo dos forídeos parasitóides de *Acromyrmex niger*, o que poderia estar associado às mudanças nas condições ambientais em fragmentos de floresta menores.

Embora o habitat de mata contínua demonstrou ser o ambiente mais propício para a sobrevivência desses organismos, os fragmentos de tamanho grande (>80 ha.) também apresentaram forídeos e na maioria dos casos o número foi maior que nos fragmentos pequenos (>20 ha.). Portanto, é muito importante a proteção dos remanescentes maiores que parecem permitir a manutenção das populações em longo prazo; considera-se às florestas maduras e os grandes fragmentos como aqueles capazes de preservar as espécies mais sensíveis, cuja sobrevivência se encontra altamente comprometida nos ambientes perturbados. Acredita-se muito importante essa conservação prioritária das áreas de floresta contínua primária e dos fragmentos, pois possuem o principal reservatório da biodiversidade original.

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALENCAR, J.; DE MELLO, C.F.; GUIMARÃES, A.É.; GIL-SANTANA, H.R.; SILVA, J.S.; SANTOS-MALLET, J.R. & GLEISER, R.M. Culicidae community composition and temporal dynamics in Guapiaçu Ecological Reserve, Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro, Brazil. **PloS one**, v. 10, n. 3, 2015.

ALLESINA, S. & BODINI, A. Who dominates whom in the ecosystem? Energy flow bottlenecks and cascading extinctions. **Journal of Theoretical Biology**, v. 230, n. 3, p. 351-358, 2004.

ALMEIDA, W. R.; WIRTH, R. & LEAL, I.R. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 129, n. 3, p. 251-257, 2008.

BARBOSA, O. & MARQUET, P.A. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. **Oecologia**, v. 132, n. 2, p. 296-306, 2002.

BARRERA, C.A.; BUFFA, L.M.; VALLADARES, G. Do leaf-cutting ants benefit from forest fragmentation? Insights from community and species-specific responses in a fragmented dry forest. **Insect Conservation and Diversity**, 2015. doi: 10.1111/icad.12125.

BASCOMPTE, J. & SOLÉ, R.V. Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model. **Journal of Theoretical Biology**, v. 195, n. 3, p. 383-393. 1998.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4^a ed. São Paulo: Artmed, 2007. 740 p.

BORGMEIER, T. Nota previa sobre alguns phorideos que parasitam formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex*. **Boletim Biológico**, v. 14, p. 119-126, 1928.

BORGMEIER, T. Über attophile Phoriden. **Zool Anz**, v. 82, p. 493-517, 1929.

BORGMEIER, T. Sobre alguns phorideos que parasitam a saúva e outras formigas cortadeiras (Diptera: Phoridae). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 4, p. 209-228, 1931.

BORGMEIER, T. Revision der gattung *Atta* Fabricius (Hym., Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 2, p. 320-390, 1959.

BRAGANÇA, M.A.L. Parasitoides de formigas cortadeiras. In: DELLA LUCIA, T.M.C. (Ed.). **Formigas-Cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2011. p. 321-343.

BRAGANÇA, M.A.L. & MEDEIROS, Z.C.S. Ocorrência e características biológicas de forídeos parasitóides (Diptera: Phoridae) da saúva *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) em Porto Nacional, TO. **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 3, p. 408-411, 2006.

BRAGANÇA, M.A.L.; TONHASCA A. Jr & DELLA LUCIA T.M.C. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 89, n. 3, p. 305–311, 1998.

BRAGANÇA, M.A.L.; TONHASCA, A.J. & MOREIRA, D.D.O. Parasitism characteristics of two phorid fly species in relation to their host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical entomology**, v. 31, n. 2, p. 241-244, 2002.

BRAGANÇA, M.A.L.; DELLA LUCIA, T.M.C. & TONHASCA, A.J. First record of phorid parasitoids (Diptera: Phoridae) of the leaf-cutting ant *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical entomology**, v. 32, n. 1, p. 169-171, 2003.

BRAGANÇA, M.A.L.; SOUZA, L.M.D.E ; NOGUEIRA, C.A.; DELLA LUCIA, T.M.C. Parasitismo por *Neodohniphora* spp. Malloch (Diptera, Phoridae) em operárias de *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 2, p. 300-302, 2008.

BRAGANÇA, M.A.L.; TONHASCA, T. Jr. & DELLA LUCIA, T.M.C. Características biológicas e comportamentais de *Neodohniphora elongata* Brown (Diptera, Phoridae), um parasitóide da saúva *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, n. 4, p. 600-606, 2009.

BOULINIER, T.; NICHOLS, J.D.; HINES, J.E.; SAUER, J.R.; FLATHER, C.H. & POLLOCK, K.H. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 95, n. 13, p. 7497-7501, 1998.

BROWN, B.V. Revision of the *Apocephalus atrophilus* group of ant-decapitating flies (Diptera: Phoridae). **Contributions in Science (Los Angeles)**, n. 468, p. 1-60, 1997.

BROWN, B.V.; DISNEY, R.H.L.; ELIZALDE, L. & FOLGARAIT, P.J. New species and new records of *Apocephalus* Coquillett (Diptera: Phoridae) that parasitize ants (Hymenoptera: Formicidae) in America. **Sociobiology**, v. 55, n. 1, p. 165-190, 2010.

BROWN, K.S. & HUTCHINGS, R.W. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Eds). **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 91-110.

CABRAL, D.C. & FISZON, J.T. Padrões sócio-espaciais de desflorestamento e suas implicações para a fragmentação florestal: estudo de caso na Bacia do Rio Macacu, RJ. **Scientista Forestalis**, v. 66, p. 13-24, 2004.

CABRAL, D.C.; FREITAS, S.R. & FISZON, J.T. Combining sensors in landscape ecology: imagery-based and farm-level analysis in the study of human-driven forest fragmentation. **Sociedade & Natureza**, v. 19, n. 2, p. 69-87, 2007.

CABRERA-GUZMÁN, E. & REYNOSO, V.H. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. **Biodiversity and conservation**, v. 21, n. 12, p. 3243-3265, 2012.

CAGNOLO, L.; VALLADARES, G.; SALVO, A.; CABIDO, M. & ZAK, M. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. **Conservation biology : the Journal of the Society for Conservation Biology**, v. 23, n. 5, p. 1167-1175, 2009.

CÂMARA, I.G. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I.G. (Eds.). **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Washington: CABS e Island Press, 2003. p. 31-42.

CAMARGO, R.S.; FORTI, L.C.; LOPES, J.F.S. & MATOS, C.A.O.D. Growth of populations and fungus gardens of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera, Formicidae) response to foraged substrates. **Sociobiology**, v. 52, n. 3, p. 1-12, 2008.

CARNEIRO, M.J.T.; LATINI, J.L.; COELHO, T.D.; PEDREIRA, B.C.C.G.; FIDALGO, E.C.C. & PRADO, R.B. **Histórico do processo de ocupação das bacias hidrográficas dos rios Guapi-Macacu e Caceribu**. 1^a ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2012. 48 p.

CERQUEIRA, R.; BRANT, A.; NASCIMENTO, M.T. & PARDINI, R. Fragmentação: alguns conceitos. In: RAMBALDI, D.M.; OLIVEIRA, D.A.S. (Orgs.). **Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Brasília: MMA/SBF, 2003. p 24-40.

CHOE, J.C. **Secret lives of ants**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1999. 156 p.
CONNOR, E.F. & MCCOY, E.D. The statistics of the species-area relationship. **American Naturalist**, v. 113, p. 791-833, 1979.

CORDEIRO, N.J.; BORGHESIO, L.; JOHO, M.P.; MONOSKI, T.J.; MKONGEWA, V.J. & DAMPF, C.J. Forest fragmentation in an African biodiversity hotspot impacts mixed-species bird flocks. **Biological Conservation**, v. 188, p. 61-71, 2015.

COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R.V.; PARUELO, J.; RASKIN, R.G.; SUTTON, P. & VAN DEN BELT, M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, n. 25, p. 253-260, 1997.

COUDRAIN, V.; HERZOG, F. & ENTLING, M.H. Effects of habitat fragmentation on abundance, larval food and parasitism of a spider-hunting wasp. **PloS One**, v. 8, n. 3, p. e59286, 2013.

CUNHA, A.A.; GRELE, C.E.V. & BOUBLI, J.P. Distribution, population size and conservation of the endemic muriqui (*Brachyteles* spp.) of the Brazilian Atlantic Forest. **Oryx**, v. 43, n. 02, p. 254-257, 2009.

DAVIES, K.; MARGULES, C. & LAWRENCE, J. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? **Ecology**, v. 81, n. 5, p. 1450-1461, 2000.

DEAN, W. **With broadax and firebrand: the destruction of the Brazilian Atlantic Forest**. Berkeley: University of California Press, 1997. 504 p.

DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Cia das Letras, 2002. 484 p.

DELABIE, J.H.; RODRIGUES ALVES, H.S.; REUSS-STRENZEL, G.M.; RIBEIRO DO CARMO A. F. & CARDOSO DO NASCIMENTO, I. Distribuição das formigas-cortadeiras *Acromyrmex* e *Atta* no Novo Mundo. In: DELLA LUCIA, T.M.C. (Ed.). **Formigas-Cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2011. p. 80-101.

DELLA LUCIA, T.M.C. Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. In: FERNÁNDEZ, F. (Ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p. 342-349.

DERECZYNSKI, C.P; OLIVEIRA, J.S. & MACHADO, C.O. Climatologia da precipitação no município do Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 24, n. 1, p. 24-38, 2009.

DIDHAM, R.K. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf-litter invertebrates in central Amazonia. In: LAWRENCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Eds). **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 55-70.

DIDHAM, R.K.; LAWTON, J.H.; HAMMOND, P.M. & EGGLETON, P. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 353, . 1367, p. 437-451, 1998.

DI RIENZO, J.A. **Análisis de regresión logística**. InfoStat Group, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 2011.

DI RIENZO, J.A.; CASANOVES, F.; BALZARINI, M.G.; GONZALEZ, L.; TABLADA, M. & ROBLEDO, C.W. **InfoStat versión 2015e**. InfoStat Group, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

DISNEY, R.H.L. **Scuttle flies: the Phoridae**. 1^a ed. London: Chapman & Hall, 1994. 467 p.

- DISNEY, R.H.L.; ELIZALDE, L. & FOLGARAIT, P.J. New species and revision of *Myrmosicarius* (Diptera: Phoridae) that parasitize leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 47, n. 3, p. 771-809, 2006.
- DISNEY, R.H.L.; ELIZALDE, L. & FOLGARAIT, P.J. New species and records of scuttle flies (Diptera: Phoridae) associated with leaf-cutter ants and army ants (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. **Sociobiology**, v. 51, n. 1, p. 95-117, 2008.
- DISNEY, R.H.L.; ELIZALDE, L. & FOLGARAIT, P.J. New species and new records of scuttle flies (Diptera: Phoridae) that parasitize leaf-cutter and army ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 54, n. 2, p. 601-632, 2009.
- DOHM, C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; MEYER, S.T. & WIRTH, R. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 06, p. 645-649, 2011.
- DRAKARE, S.; LENNON, J.L. & HILLEBRAND, H. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. **Ecology Letters**, v. 9, n. 2, p. 215-227, 2006.
- ELIZALDE, L. & FOLGARAIT P.J. Host diversity and environmental variables as determinants of the species richness of the parasitoids of leaf-cutting ants. *Journal of Biogeography*, v. 37, n. 12, p. 2305–2316, 2010.
- ELIZALDE, L. & FOLGARAIT, P.J. Biological attributes of Argentinian phorid parasitoids (Insecta: Diptera: Phoridae) of leaf-cutting ants, *Acromyrmex* and *Atta*. **Journal of Natural History**, v. 45, n. 43-44, p. 2701-2723, 2011.
- ELIZALDE, L. & FOLGARAIT, P.J. Behavioral strategies of phorid parasitoids and responses of their hosts, the leaf-cutting ants. **Journal of Insect Science**, v. 12, n. 1, p. 1-26, 2012.
- ELIZALDE, L. & QUEIROZ, J.M. Parasitoids of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants in continuous and fragmented Atlantic forest. **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 397-404, 2013.
- ELMQVIST, T.; FOLKE, C.; NYSTRÖM, M.; PETERSON, G.; BENGTSSON, J.; WALKER, B. & NORBERG, J. Response diversity, ecosystem change, and resilience. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, n. 9, p. 488-494, 2003.
- ERTHAL, M.J. & TONHASCA, A.J. Biology and oviposition behavior of the phorid *Apocephalus atrophilus* and the response of its host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 95, n. 1, p. 71-75, 2000.
- EWERS, R.M. & DIDHAM, R.K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 81, n. 01, p. 117-42, 2006.

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

FARJI-BRENER, A.G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. **Oikos**, v. 92, n. 1, p. 169-177, 2001.

FEENER Jr, D.H. & BROWN, B.V. Diptera as parasitoids. **Annual Review of Entomology**, v. 42, n. 1, p. 73-97, 1997.

FOLEY, J. A.; DEFRIES, R.; ASNER, G.P.; BARFORD, C.; BONAN, G.; CARPENTER, S.R.; CHAPIN, F.S.; COE, M.T.; DAILY, G.C.; GIBBS, H.K.; HELKOWSKI, J.H.; HOLLOWAY, T.; HOWARD, E.A.; KUCHARIK, C.J.; MONFREDA, C.; PATZ, J.A.; PRENTICE, I.C.; RAMANKUTTY, N. & SNYDER, P.K. Global consequences of land use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570-574, 2005.

FOLGARAIT, P.J. Leaf-cutter ant parasitoids: current knowledge. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2013, 2013. doi:10.1155/2013/539780.

FOLGARAIT, P.J. & GILBERT, L.E. Phorid parasitoids affect foraging activity of *Solenopsis richteri* under different availability of food in Argentina. **Ecological Entomology**, v. 24, n. 2, p. 166-173, 1999.

FOLGARAIT, P.J.; PATROCK, R.J.W. & GILBERT, L.E. The influence of ambient conditions and space on the phenological patterns of a *Solenopsis* phorid guild in an arid environment. **Biological Control**, v. 42, n. 3, p. 262-273, 2007a.

FOLGARAIT, P.J.; PATROCK, R.J.W. & GILBERT, L.E. Associations of fire ant phorids and microhabitats. **Environmental Entomology**, v. 36, n. 4, p. 731-742, 2007b.

FORTI, L.C.; DE ANDRADE, M. L.; ANDRADE, A.P.P.; LOPES, J.F.S. & RAMOS, V.M.. Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) Through an Illustrated Key. **Sociobiology**, v. 48, n. 2, p. 1-18, 2006.

FOWLER, H.G.; FORTI, L.C. & PEREIRA-DA-SILVA, V. Economics of grass-cutting ants. In: LOFGREN, C.S. & Vandermeer, R.K. (Eds.). **Fire ants and leaf-cutting ants**. Boulder: Westview, 1986, pp.18-35.

FRANCELINO, M.R; REZENDE, E.M.C & SILVA, L.D.B. Proposta para zoneamento ambiental de plantio de eucalipto. **Cerne**, v. 18, p. 275-283, 2012.

FRANZEL, C. & FARJI-BRENER, A.G. ¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el N-O de la Patagonia. **Ecologia Austral**, v. 10, n. 159, p. 159-168, 2000.

GODFRAY, H.C.J. **Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology**. Princeton: Princeton University Press, 1994. 473 p.

GOLDEN, D.M. & CRIST, T.O. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge?. **Oikos**, v. 90, n. 3, p. 525-538, 2000.

GOMES, D.S.; ELIZALDE, L.; QUEIROZ, J.M. Parasitoids of the endangered *Atta robusta* Borgmeier leafcutter ant species in urban and natural areas. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 57, n. 3, p. 335-339, 2013.

GOMES, V.; RIBEIRO, R. & CARRETERO, M.A. Effects of urban habitat fragmentation on common small mammals: species versus communities. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 14, p. 3577-3590, 2011.

GONÇALVES, C.R. Contribuição para o conhecimento de gênero *Atta* Frabr., das formigas saúvas. **Boletim da Sociedade Brasileira**, v. 5, p. 333-358, 1942.

GONÇALVES, C.R. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 4, n. 1-4, p. 113-180, 1961.

GONÇALVES, C.R. *Acromyrmex muticinodus* (Forel, 1901), sinônimo de *Acromyrmex niger* (F. Smith, 1958). (Hym., Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 12, p. 17-20, 1967.

GOTELLI, N.J. & ELLISON A.M. **Princípios de estatística em ecologia**. 1^a ed. Porto Alegre: Artmed, 2011. 528 p.

GREENLEAF, S.S.; WILLIAMS, N.M.; WINFREE, R. & KREMEN, C. Bee foraging ranges and their relationship to body size. **Oecologia**, v. 153, n. 3 p. 589-596, 2007.

GUILLADE, A.C. & FOLGARAIT, P.J. Life-history traits and parasitism rates of four phorid species (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Atta vollenweideri* (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. **Journal of Economic Entomology**, v. 104, n. 1, p. 32-40, 2011.

GUILLADE, A.C. & FOLGARAIT, P.J. Optimal conditions to rear Phorid Parasitoids (Diptera: Phoridae) of *Atta vollenweideri* and *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae). **Environmental Entomology**, v. 43, n. 2, p. 458-466, 2014.

HARRIS, L.D. **The fragmented forest**. Chicago: The University of Chicago Press, 1984. 230 p.

HENLE, K.; DAVIES, K.F.; KLEYER, M.; MARGULES, C. & SETTELE, J. Predictors of species sensitivity to fragmentation. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 1, p. 207-251, 2004.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. **The ants**. 1^a ed. Cambridge: Harvard University Press, 1990. 732 p.

HOLT, R.D. Food webs in space: on the interplay of dynamic instability and spatial processes. **Ecological Research**, v. 17, n. 2, p. 261-273., 2002.

HOLT, R.D.; LAWTON, J.H.; POLIS, G.A. & MARTINEZ, N.D. Trophic rank and the species-area relationship. **Ecology**, v. 80, n. 5, p. 1495-1504. 1999.

HSUN-YI, H. & PERFECTO, I. Trait mediated indirect effects of phorid flies on ants. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2012, 2012.

HUNTER, M. Landscape, structure, habitat fragmentation and the ecology of insects. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 4, n. 3, p. 159-166, 2002.

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

JOHNSON, C.N. Species extinction and the relationship between distribution and abundance. **Nature**, v. 394, n. 6690, p. 272-274, 1998.

JONES, C.G.; LAWTON J. H., & SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. **Oikos**, v. 69, p. 373-386, 1994.

JONSEN, I.D. & FAHRIG, L. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. **Landscape Ecology**, v. 12, n. 3, p. 185-197, 1997.

JONSSON, T.; KARLSSON, P. & JONSSON, A. Food web structure affects the extinction risk of species in ecological communities. **Ecological Modelling**, v. 199, n. 1, p. 93-106, 2006.

KAARTINEN, R. & ROSLIN, T. Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. **The Journal of Animal Ecology**, v. 80, n. 3, p. 622-31, 2011.

KALKO, E.K.V. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. **Zoology**, v. 101, n. 4, p. 281-297, 1998.

KELLMAN, M.; TACKABERRY, R. & MEAVE, J. The consequences of prolonged fragmentation: lessons from tropical gallery forests. In: SCHELHAS, J.; GREENBERG, R. (Eds.). **Forest patches in tropical landscapes**. Washington: Island Press, 1996. p. 37-58.

KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. **Science**, v. 264, n. 5165, p. 1581-1584, 1994.

KRUESS, A. & TSCHARNTKE, T. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Viciasepium*. **Oecologia**, v. 122, n. 1, p. 129-137, 2000.

KOSYDAR, A.J.; RUMIZ, D.I.; CONQUEST, L.L. & TEWKSBURY, J.J. Effects of hunting and fragmentation on terrestrial mammals in the Chiquitano forests of Bolivia. **Tropical Conservation Science**, v. 7, n. 2, p. 288-307, 2014.

LAURANCE, W.F. & VASCONCELOS, H.L. Conseqüências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 3, p. 434-451, 2009.

LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE MERONA, J.M., & LAURANCE, S.G. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. **Ecology**, v. 79, n. 6, p. 2032-2040, 1998.

LAURANCE, W.F.; LOVEJOY, T.E.; VASCONCELOS, H.L.; BRUNA, E.M., DIDHAM, R.K.; STOUFFER, P.C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R.O.; LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 605-618, 2002.

LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A. & EWERS, R.M.. Habitat fragmentation, variable edge effects and the landscape-divergence hypothesis. **Plos One**, v. 2, n. 10, p. 10-17, 2007.

LEAL, I.R.; WIRTH, R. & TABARELLI, M. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 516-528, 2014.

LINDNER, A. & SATTTLER, D. Biomass estimations in forests of different disturbance history in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. **New Forests**, v. 43, n. 3, p. 287-301, 2012.

LOZANO-ZAMBRANO, F.H.; ULLOA-CHACÓN, P. & ARMBRECHT, I. Hormigas: relaciones especies-área en fragmentos de bosque seco tropical. **Neotropical Entomology**, v. 38, n. 1, p. 34-54, 2009.

MASSERA DA HORA, M.A.G. & GONÇALVES COSTA, P.H.M. Coordenadoria de recursos hídricos. **Projeto Macacu**, 2010. URL <http://www.uff.br/projetomacacu/>

MATSON, P.A. & HUNTER, M.D. Special feature: the relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 723, 1992.

METZGER, J.P. Tree functional groups richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. **Ecological Applications**, v. 10, n. 4, p. 1147-1161, 2000.

METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; DIXO, M.; BERNACCI, L.C.; RIBEIRO, M.C.; TEIXEIRA, A.M.G. & PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1166-1177, 2009.

- MEYER, S.T.; LEAL, I.R. & WIRTH, R. Persisting hyper-abundance of leaf-cutting Ants (*Atta* spp.) at the edge of an old Atlantic Forest fragment. **Biotropica**, v. 41, n. 6, p. 711-716, 2009.
- MIKKELSON, G.M. How do food webs fall apart? A study of changes in trophic structure during relaxation on habitat fragments. **Oikos**, v. 67, p. 539-547, 1993.
- MONTOYA, J.M.; PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. Ecological networks and their fragility. **Nature**, v. 442, n. 7100, p. 259-264, 2006.
- MORINI, M.S.D.C.; MUNHAE, C.D.B.; LEUNG, R.; CANDIANI, D.F., & VOLTOLINI, J.C. Comunidades de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em fragmentos de Mata Atlântica situados em áreas urbanizadas. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 97, n. 3, p. 246-252. 2007.
- MORRISON, L.W. Biology of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) ant parasitoids and their potential to control imported *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). **Recent Research Developments in Entomology**, v. 3, p. 1-13, 2000.
- MORRISON, L.W. & PORTER, S.D. Testing for population-level impacts of introduced *Pseudacteon tricuspis* flies, phorid parasitoids of *Solenopsis invicta* fire ants. **Biological Control**, v. 33, n. 1, p. 9-19, 2005.
- MORRISON, L.W.; DALL'AGLIO-HOLVORCEM, C.G. & GILBERT, L.E. Oviposition behavior and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). **Environmental Entomology**, v. 26, n. 3, p. 716-724, 1997.
- MORRISON, L.W. KAWAZOE, E.A.; GUERRA, R. & GILBERT, L.E. Phenology and dispersal in *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 92, n. 2, p. 198-207, 1999.
- MORRISON, L.W.; KAWAZOE, E.A.; GUERRA, R. & GILBERT, L.E. Ecological interactions of *Pseudacteon* parasitoids and *Solenopsis* ants hosts: environmental correlates of activity and effects on competitive hierarchies. **Ecological Entomology**, v. 25, n. 4, p. 433-444, 2000.
- MÜLLER, C.B. & BRODEUR, J. Intraguild predation in biological control and conservation biology. **Biological Control**, v. 25, n. 3, p. 216-223, 2002.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.
- NOVACEK, M.J. & CLELAND, E.E. The current biodiversity extinction event: scenarios for mitigation and recovery. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 98, n. 10, p. 5466-5470, 2001.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. Patterns of floristics differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.
- OLIVEIRA, M.A.; GRILLO, A.S. & TABARELLI, M. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. **Oryx**, v. 38, n. 04, p. 389-394, 2004.
- ORR, M. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and cast division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 30, n. 6, p. 395-402, 1992.
- ORR, M.R.; SEIKE, S.H & GILBERT, L.E. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. **Ecological Entomology**, v. 22, n. 3, p. 305-314, 1997.
- PETCHEY, O.L.; EKLÖF, A.; BORRVALL, C. & EBENMAN, B. Trophically unique species are vulnerable to cascading extinction. **The American Naturalist**, v. 171, n. 5, p. 568-579, 2008.
- POLIS, G.A., MYERS, C.A. & HOLT, R.D. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, p. 297-330, 1989.
- PORTER, S.D.; PESQUERO M.A.; CAMPIOLO, S. & FLOWER H.G. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). **Environmental Entomology**, v. 24, n. 2, p. 475-479, 1995.
- PRIST, P.R., MICHALSKI, F., & METZGER, J.P. How deforestation pattern in the Amazon influences vertebrate richness and community composition. **Landscape ecology**, v. 27, n. 6, p. 799-812, 2012.
- QUEIROZ, J.M.; OLIVEIRA, P.S. Tending ants protect honeydew-producing whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). **Environmental Entomology**, v. 30, n. 2, p. 295-297, 2001.
- RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELA, J.; JOENSUU, E. & SIITONEN, M. 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.
- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 2, p. 209-225, 1998.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J. & HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

SABATINO, M. & MACEIRA, N. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. **Ecological Applications**, v. 20, n. 6, p. 1491-1497, 2010.

SALA, O.; CHAPIN III, F.S.; ARMESTO, J.J.; BERLOW, E.; BLOOMFIELD, J.; DIRZO, R.; HUBER-SANWALD, E.; HUENNEKE, L.F.; JACKSON, R.B.; KINZIG, A.; LEEMANS, R.; LODGE, D.M.; MOONEY, H.a.; OESTERHELD, M.; POFF, N.L.; SYKES, M.T.; WALKER, B.H.; WALKER, M. & WALL, D.H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, v. 287, n. 5459, p. 1770-1774, 2000.

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

SHAFER, C.L. **Nature reserves: island theory and conservation practice**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1990. 268 p.

SILVA, J.M.C. & CASTELETI, C.H.M. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I.G. (Eds.). **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Washington: CABS e Island Press, 2003. p. 43-59.

SILVA, W.; METZGER, J.; SIMÕES, S. & SIMONETTI, C. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover on the Ibiúna Plateau, SP. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 3, p. 403-411, 2007.

SOUZA, O.F.F. & BROWN, V.K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, v. 10, n. 2, p. 197-206, 1994.

STARZOMSKI, B.M. & SRIVASTAVA, D.S. Landscape geometry determines community response to disturbance. **Oikos**, v. 116, n. 4, p. 690-699, 2007.

STRAUB, C.S.; IVES, A.R.; GRATTON, C. & URL, S. Evidence for a trade-off between host-range breadth and host-use efficiency in aphid parasitoids. **The American Naturalist**, v. 177, n. 3, p. 389-395, 2011.

THÉBAULT, E.; HUBER V. & LOREAU, M. Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. **Oikos**, v. 116, n. 1, p. 163-173, 2006.

TERBORGH, J.; LOPEZ, L.; NUNEZ, P.; RAO, M. & SHAHABUDDIN, G.; Orihuela, G., RIVEROS, M.; ASCANIO, R.; ADLER, G.H.; LAMBERT, T.D. & BALBAS, L. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science**, v. 294, n. 5548, p. 1923-1926, 2001.

THOMPSON, D.; FIDALGO, E.C.C. & MENDONÇA, R.N. Análise da distribuição dos fragmentos da Mata Atlântica na bacia hidrográfica do rio Guapi-Macacu, RJ. In: XV SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO - SBSR, 2011, Curitiba. **Anais**. Curitiba: INPE, 2011. p. 1690-1696.

TONHASCA, A.J. Interactions between a parasitic fly, *Neodohrniphora declinata* (Diptera: Phoridae), and its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). **Ecotropica**, v. 2, n. 2, p. 157-164, 1996.

TONHASCA, A.J.; BRAGANÇA, M.A.L. & ERTHAL, M.J. Parasitism and biology of *Myrmosicarius grandicornis* (Diptera, Phoridae) in relationship to its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 48, n. 2, p. 154-158, 2001.

TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A. & THIES, C. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. **Ecological Research**, v. 17, n. 2, p. 229-239, 2002.

TSCHARNTKE, T.; KLEIN, A.M.; KRUESS, A.; STEFFAN-DEWENTER, I. & THIES, C. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. **Ecology Letters**, v. 8, n. 8, p. 857-874, 2005.

TYLIANAKIS, J.M.; TSCHARNTKE, T. & KLEIN, A.M. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. **Ecology**, v. 7, n. 12, p. 3047-3057, 2006.

URBAS, P.; ARAUJO, M.V.; LEAL, I.R. & WIRTH, R. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. **Biotropica**, v. 39, n. 4, p. 489-495, 2007.

VANDERMEER, J.; PERFECTO, I. & PHILPOTT, S.M. Clusters of ant colonies and robust criticality in a tropical agroecosystem. **Nature**, v. 451, n. 7177, p. 457-459, 2008.

VASCONCELOS, H.L.; VILHENA, J.; MAGNUSSON, W.E. & ALBERNAZ, A.L. Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian ant communities. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 8, p. 1348-1356, 2006.

VÁZQUEZ, D.P. & SIMBERLOFF, D. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. **The American Naturalist**, v. 159, n. 6, p. 606-623, 2002.

VON ZEIPEL, H.; ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. Host plant population size determines cascading effects in a plant-herbivore-parasitoid system. **Basic and Applied Ecology**, v. 7, n. 3, p. 191-200, 2006.

WATLING, J.I., & DONNELLY, M.A. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. **Conservation Biology**, v. 20, n. 4, p. 1016-1025, 2006.

WIRTH, R.; MEYER, S.T.; ALMEIDA, W.R.; ARAÚJO, M.V. Jr; BARBOSA, V.S. & LEAL, I.R. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 04, p. 501-505, 2007.

WIRTH, R.; MEYER, S.T.; TABARELLI, M. & LEAL, I.R. Plant–herbivore interactions at the forest edge. In: LÜTTGE, U., BEYSCHLAG, W. & MURATA, J. (Eds.). **Progress in Botany**. Berlin Heidelberg: Springer v. 69, 2008. p. 423- 448.

WHITE, E.P.; ERNEST M.; KERKHOFF A.J. & ENQUIST, B. Relationships between body size and abundance in ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 6, p. 323-330, 2007.

WOODWARD, G.; EBENMAN B., EMMERSON M.; MONTOYA, J.M.; OLESEN J.M.; VALIDO A. & WARREN, P.H. Body size in ecological networks. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 7, p. 402-409, 2005.

WRIGHT, S.J. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 10, p. 553-560, 2005.

WUELLNER, C.T. & SAUNDRES, J.B. Circadian and circannual patterns of activity and territory shifts: comparing a native ant (*Solenopsis geminata*, Hymenoptera: Formicidae) with its exotic, invasive congener (*S. invicta*) and its parasitoids (*Pseudacteon* spp., Diptera: Phoridae) at a Central Texas site. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 96, n. 1, p. 54-60, 2003.

YAMASAKI, M. & KIKUZAWA, K. Temporal and spatial variations in leaf herbivory within a canopy of *Fagus crenata*. **Oecologia**, v. 137, n. 2, p. 226-232, 2003.

ZIMMERMAN, B.L. & BIERREGAARD, R.O. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography*, v. 13, p. 133-143, 1986.