

Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

**Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia,
sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de
árvores do Cerrado**

Fabiane Moreira Mundim Ribeiro

2009

Fabiane Moreira Mundim Ribeiro

**Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia,
sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de
árvores do Cerrado**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

Orientador
Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

UBERLÂNDIA
Fevereiro de 2009

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

- R484e Ribeiro, Fabiane Moreira Mundim, 1982-
 Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia, sobrevivência,
 crescimento e conteúdo nutricional de árvores do Cerrado / Fabiane
 Moreira Mundim Ribeiro. - 2009.
 56 f. : il.
 Orientador: Heraldo L. Vasconcelos.
 Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
 Naturais.
 Inclui bibliografia.
 1. Ecologia vegetal - Teses. 2. Relação inseto-planta - Teses. I.
 Vasconcelos, Heraldo L. II. Universidade Federal de Uberlândia.
 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
 Naturais. III. Título.

CDU: 581.5

Fabiane Moreira Mundim Ribeiro

**Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia,
sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de
árvores do Cerrado**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA em _____ de _____ de 2009

Prof. Dr. Mario Almeida Neto
Universidade de Brasília (UnB)

Prof^ª. Dr^ª. Tatiana Garabini Cornelissen
Universidade Federal de Uberlândia – *campus* Pontal

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos
Universidade Federal de Uberlândia
(Orientador)

UBERLÂNDIA
Fevereiro de 2009

AGRADECIMENTO

À Dr. Heraldo L. Vasconcelos, pelas idéias, ensinamentos, conselhos, ajuda e recomendações durante esses anos.

Aos integrantes da banca, Dr. Mário Almeida Neto e Dra. Tatiana Garabini Cornelissen, por aceitarem o convite e pelas sugestões no trabalho.

Ao Doutorando Ernane H. M. Vieira-Neto, pela ajuda, atenção, apoio e por seu amor.

Aos membros do LEIS, principalmente a ‘velha guarda’, pela ajuda no campo, amizade, e pela diversão.

Ao Dr. Emílio M. Bruna pelas idéias e ajuda, principalmente no segundo capítulo.

À Universidade Federal de Uberlândia pela disponibilização da Estação Ecológica do Panga.

À Fapemig, pela bolsa de mestrado.

RESUMO

Mundim, Fabiane M. 2009. Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia, sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de árvores do Cerrado. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 56p.

A herbivoria influencia o sucesso reprodutivo e o desenvolvimento das plantas, atuando como um importante agente de pressão evolutiva na ecologia de algumas espécies. Porém, há poucos estudos que mostram o efeito da atividade dos insetos herbívoros nas espécies arbóreas do Cerrado. Neste estudo apresento evidências dos efeitos da formiga cortadeira *Atta laevigata*, sobre a fenologia, sobrevivência, crescimento, arquitetura e nutrientes foliares de seis espécies arbóreas. Durante três anos acompanhei indivíduos de *Cardiopetalum callophyllum*, *Coussarea hydrangeaeifolia*, *Guapira graciliflora*, *Maprounea guianensis*, *Vochysia tucanorum* e *Xylopia aromatica* e determinei a intensidade de cada evento fenológico e dos ataques por saúvas. Baseado no tempo de recorrência e na intensidade dos ataques (normalmente 100% das folhas removidas) previamente observados, criei duas categorias de desfolha que simulando uma alta e uma baixa frequência de ataque por *Atta laevigata*. Dessa maneira, examinei como diferentes frequências de ataques de alta intensidade influenciaram a sobrevivência, o crescimento, a floração, o teor de nutrientes foliares e a arquitetura das plantas. Meus resultados mostraram que a desfolha por saúvas diminuiu a área fotossintética das plantas e reduziu a produção de frutos das espécies preferidas. Porém, a sincronia e a época de produção de folhas e frutos não foram afetadas. Os resultados indicam também que a frequência de desfolhas tem um efeito negativo na capacidade de tolerância, na sobrevivência, na produção de flores, e na arquitetura das árvores. Entretanto, para algumas espécies, as concentrações foliares de N e P foram significativamente maiores em plantas cortadas do que em não-cortadas. Estes resultados indicam que as saúvas podem ser consideradas herbívoros crônicos em áreas do Cerrado e que a atividade contínua destas formigas pode, a longo prazo, afetar a estrutura e dinâmica da vegetação.

Palavras-chave: *Atta laevigata*, Cerrado, herbivoria, , interações inseto-plantas, fenologia, savana.

ABSTRACT

Mundim, Fabiane M. 2009. Effects of herbivory by leaf-cutter ants on the phenology, survival, growth and leaf nutrients of Cerrado tree species. Master Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG, Brazil. 56p.

Herbivory often influences the fitness and development of attacked trees, acting as an important factor of evolutionary pressure on a species' ecology. However, there are few studies that show the effects of insect herbivores on Cerrado tree species. In this study I evaluated the impact of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* on the vegetative and reproductive phenology, survival, growth, architecture and leaf nutrients of six tree species of a Cerrado vegetation. For three years, I visited individuals of *Cardiopetalum callophyllum*, *Coussarea hydrangeaefolia*, *Guapira graciliflora*, *Maprounea guianensis*, *Vochysia tucanorum* and *Xylopia aromatica*, and determined the intensity of phenological events and leaf-cutter ant attacks. In addition, based on the recurrence frequency and intensity of ant-attacks (often 100% of leaf removal) previously observed, I created two artificial defoliation experimental treatments that simulated high and low *Atta laevigata*'s attack frequency. I then evaluated how the different frequencies of high intensity attacks influenced the survival, growth, flower production, leaf nutrient content and architecture of the trees. The results showed that the defoliation by leaf-cutter ants reduced the photosynthetic area of attacked trees and reduced flower and fruit production of preferred species. However, it did not affect the synchrony and timing of leaf and flower/fruit production. Herbivory frequency had a negative effect on the plant tolerance to herbivory, survival, flower production and architecture in all six species. However, for some species, the leaf content of N and P were significantly higher in defoliated trees than in control trees. These results indicated that leaf-cutter ants can be considered chronic herbivores in some areas of the Cerrado, and that their continued activities can, in the long-term, affect the structure and dynamics of the vegetation.

Key-words: *Atta laevigata*, Cerrado, herbivory insect-plant interactions, phenology, savanna.

ÍNDICE

Página

RESUMO	ii
ABSTRACT	iii
INTRODUÇÃO GERAL	01
CAPÍTULO 1: Influência da herbivoria por saúvas sobre a reprodução e os padrões fenológicos de árvores em uma savana Neotropical	03
RESUMO	03
Introdução	04
Material e Métodos	06
Área de estudo	06
Herbívoro focal	06
Escolha e marcação das espécies de plantas focais	07
Coleta de dados	07
Resultados	11
Padrão de corte pelas formigas cortadeiras	11
Efeito da herbivoria por saúvas	14
Discussão	17
CAPÍTULO 2: O aumento na frequência de herbivoria altera a tolerância e o fitness de árvores do Cerrado	21
RESUMO	21
Introdução	22
Material e Métodos	25
Área de estudo	25
Herbívoro focal	25
Espécies de plantas focais	26
Experimento de desfolha artificial	27
Resposta das plantas à herbivoria simulada	28
Resultados	31
Discussão	39
CONCLUSÃO GERAL	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

INTRODUÇÃO GERAL

As savanas compreendem um dos maiores complexos vegetacionais do mundo, cobrindo um sexto da superfície terrestre e contabilizando cerca de 30% da produção primária de todas as vegetações terrestres (Melillo *et al.* 1993). A África tem a maior área de savana, - 15,1 milhões de km² ou 50% do seu território (Werner *et al.* 1991) -, enquanto que na América do Sul, a savana cobre cerca de 2,1 milhões de km², sendo a maior parte desta em território brasileiro (Ratter *et al.* 1997). Outras substanciais áreas de savanas ocorrem na Índia, Austrália, Sudeste da Ásia, América Central e ilhas do Pacífico (Werner *et al.* 1991). Evidências indicam que esta vegetação é a mais antiga dos biomas tropicais da América do Sul (Silva & Bates 2002).

O Cerrado brasileiro é uma savana Neotropical, o bioma que ocupa aproximadamente 20% do território brasileiro (Eiten 1972, Ratter *et al.* 1997, Oliveira & Marquis 2002). Diferente de outras savanas, esta possui alta diversidade de espécies arbóreas (Eiten 1972, Ratter *et al.* 1997, Castro *et al.* 1999, Oliveira & Marquis 2002, Ribeiro & Tabarelli 2002). As espécies de plantas do Cerrado apresentam forte sazonalidade em relação à produção de flores e frutos que parece representar adaptações a diversos fatores abióticos (fogo, pluviosidade, temperatura e deficiência hídrica do solo; Schaillk *et al.* 1993, Ribeiro & Tabarelli 2002, Brando & Durigan 2004, Cianciaruso *et al.* 2005) e bióticos (dispersores, polinizadores e herbívoros; Schowalter 1994, Terborgh *et al.* 2001). Porém, diferentemente das savanas africanas, nas savanas brasileiras, a densidade de mamíferos herbívoros de grande porte é baixa (Webb 1978).

As comunidades vegetais com baixa diversidade muitas vezes são resultantes da ação de herbívoros (Terborgh *et al.* 2001). Isso porque a herbivoria é capaz de influenciar a sobrevivência, a reprodução e o desenvolvimento das plantas (Karban & Strauss 1993, Schowalter 1994), atuando como um provável agente de pressão evolutiva na ecologia de

algumas espécies. Em comunidades naturais, em média, mais de 10% da produção vegetal é consumida pelos herbívoros, sobretudo insetos (Coley *et al.* 1985). Porém, o potencial papel da herbivoria nos ecossistemas de Cerrado tem sido grandemente ignorado pelos ecólogos. Por exemplo, praticamente nada se sabe sobre a influência da herbivoria sobre os padrões fenológicos das espécies arbóreas do Cerrado. Assim, o objetivo geral deste trabalho foi o de determinar os efeitos de um dos herbívoros dominantes no Cerrado (as formigas cortadeiras, ou saúvas, do gênero *Atta*) sobre a fenologia, sobrevivência, crescimento, arquitetura e nutrientes foliares de seis espécies arbóreas do Cerrado.

CAPÍTULO 1

Influência da herbivoria por saúvas sobre a reprodução e os padrões fenológicos de árvores em uma savana Neotropical

RESUMO

Pouco se sabe sobre a influência dos herbívoros sobre os padrões fenológicos das plantas atacadas. Neste trabalho, determinei os efeitos de um dos herbívoros dominantes na região Neotropical (as formigas cortadeiras, ou saúvas, do gênero *Atta*) sobre a fenologia vegetativa e reprodutiva de seis espécies arbóreas do Cerrado. Durante três anos acompanhei e determinei a intensidade de cada evento fenológico e dos ataques por saúvas, para cada indivíduo, seguindo um método de quantificação fenológica baseado em uma escala ordinal. Meus resultados mostraram que o corte vegetativo influencia negativamente a produção de folhas e, por consequência, a produção de flores e frutos. Porém, a sincronia e a época de produção não foram afetadas. Estes resultados indicam que em savanas Neotropicais, apesar de não existirem herbívoros de grande porte que causem danos significativos as plantas, insetos herbívoros como as saúvas podem causar danos comparáveis, ou até mesmo mais severos, na reprodução das árvores atacadas.

Introdução

Os efeitos da herbivoria sobre o sucesso reprodutivo das plantas dependem de fatores relacionados à própria planta (estado de desenvolvimento), do tipo e padrão de danos sofridos (intensidade, frequência, época e tempo decorrido após a herbivoria, do tipo de herbivoria e padrão espacial dos danos) e do ambiente em que a planta se encontra (disponibilidade de luz, nutrientes e água) (Maschinski & Whitham 1989, Parra-Tabla *et al.* 2004, Avila-Sakar & Stephenson 2006). A influência da herbivoria sobre as plantas compreende desde efeitos diretos sobre o indivíduo até efeitos que afetam a população e, por consequência, a comunidade (Maschinski & Whitham 1989, Davidson 1993, Hobbs 1996, Putman 1996, Augustine & McNaughton 1998).

Os herbívoros normalmente preferem espécies de plantas que apresentam crescimento rápido, alto conteúdo de nutrientes e baixo conteúdo de carbono, que é o elemento base das defesas químicas e físicas de algumas plantas (e.g., compostos secundários e lignina) (Auerbach & Strong 1981, Lavola *et al.* 1998, Strauss & Agrawal 1999, Boege & Marquis 2005). A herbivoria causa uma redução no tecido fotossintetizante, o que resulta em menor produção de energia pela planta e muitas vezes em uma redução na sobrevivência e taxa de crescimento, ou alterações nas características florais e na quantidade e massa dos frutos e sementes (Crawley & Nachapong 1985, Quesada *et al.* 1995, Mutikainen & Delph 1996, Maron 1997, Strauss 1997, Strauss & Agrawal 1999, Agrawal 2001). Assim, a herbivoria pode ter efeitos diretos no sucesso reprodutivo da planta e também sobre a resistência de seus descendentes aos herbívoros e patógenos (Agrawal 2001). Além disso, efeitos indiretos também são comuns, pois para compensar a herbivoria, novas folhas ou defesas são produzidas em detrimento do crescimento (Meyer 1998, Goheen *et al.* 2007) e do investimento reprodutivo (Ruohomaki *et al.* 1997, Goheen *et al.* 2007).

Entre os ecossistemas onde a herbivoria parece ter um papel muito importante estão as savanas Paleotropicals (savanas africanas). Nestas savanas, os principais herbívoros são os

grandes mamíferos (Webb 1978), que podem matar as árvores (tanto pela atividade de remoção de folhas quanto pelo seu deslocamento no ambiente) e são muitas vezes considerados cruciais para a manutenção da co-dominância de árvores e gramíneas neste sistema (Laws 1970, Bond & Loffell 2001, Goheen *et al.* 2007). Em contraste, nas savanas Neotropicais (como o Cerrado brasileiro), devido a sua história evolutiva, os vertebrados herbívoros são raros (Webb 1978, Marinho-Filho *et al.* 2002); porém há uma diversa e abundante fauna de insetos herbívoros (Marquis *et al.* 2001). No entanto, estudos sobre os efeitos da herbivoria por insetos nesse sistema são escassos (Klink 1994, Marquis *et al.* 2001, Marquis *et al.* 2002, Costa *et al.* 2008, Mundim *et al.* 2009).

Entre os principais herbívoros dos neotrópicos estão as formigas cortadeiras do gênero *Atta* (conhecidas como saúvas) (Hölldobler & Wilson 1990, Wirth *et al.* 1997). Essas formigas desfolhadoras atacam ao longo do ano muitas das espécies de plantas disponíveis na comunidade. Apesar disso, a variedade de plantas na dieta dessas formigas está relacionada à abundância das espécies preferidas na comunidade (Vasconcelos 1997). As saúvas mudam o seu forrageamento sazonalmente para aproveitar fenômenos de floração, frutificação e produção de folhas novas (Rockwood 1975). Dessa forma, a interação entre as saúvas e as espécies arbóreas do Cerrado torna-se um modelo interessante para o estudo dos efeitos da herbivoria sobre a fenologia de plantas. Apresento aqui os resultados que mostram o efeito da herbivoria por saúvas sobre os fenômenos de floração, frutificação e produção de folhas de espécies arbóreas do Cerrado. Especificamente, meu estudo visou responder às seguintes questões: (1) Qual é o padrão de herbivoria pelas saúvas em árvores do Cerrado? (2) Qual é o efeito da herbivoria nas partes vegetativas por saúvas sobre a produção de flores, frutos e folhas pela planta? (3) A herbivoria por saúvas varia a época de produção das partes vegetativas e reprodutivas? (4) O sincronismo das plantas varia em função do corte pelas saúvas?

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Estação Ecológica do Panga (19°10'S, 48°23'O), uma reserva de 404-ha localizada a 30 km ao sul de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (Costa & Araújo 2001). Esta região é caracterizada pelo clima subtropical com duas estações bem definidas: um inverno seco (maio-setembro) e um verão chuvoso (outubro-abril). As médias anuais de precipitação e de temperatura são 1650 mm e 22 °C, respectivamente (Embrapa 1982). A reserva contém várias fisionomias características da savana brasileira e a amostragem foi conduzido numa área de 18,65 ha dominada por cerrado *sensu stricto* (cf. Oliveira-Filho & Ratter 2002), onde a densidade de colônias da saúva *Atta laevigata* é bastante elevada (Costa *et al.* 2008). O solo da área de estudo é o latossolo vermelho, com acidez variando de moderada a alta (Embrapa 1982).

Herbívoros focal

A espécie *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) faz parte de um dos gêneros de formigas cortadeiras que são consideradas herbívoros dominantes dos ecossistemas neotropicais e uma das mais importantes pragas agrícolas (Hölldobler & Wilson 1990). As formigas desta espécie coletam grande quantidade de material fresco e o transportam para as câmaras onde o material foliar é utilizado como substrato para o crescimento do fungo simbiótico, seu principal recurso alimentar (Hölldobler & Wilson 1990). Apesar de serem consideradas forrageiras generalistas que exploram um grande número de espécies de plantas, elas são altamente seletivas e geralmente focam sua preferência em um conjunto restrito de espécies (Vasconcelos & Fowler 1990).

Escolha e marcação das espécies de plantas focais

Conduzi meu estudo com seis espécies arbóreas do Cerrado: *Cardiopetalum callophyllum*, *Coussarea hydrangeaefolia*, *Guapira graciliflora*, *Maprounea guianensis*, *Vochysia tucanorum* e *Xylopia aromatica*, daqui por adiante tratadas pelo nome genérico. Todas estas espécies são bem comuns na área (E. M. Bruna e H. L. Vasconcelos, dados não publicados), reproduzem-se anualmente (Lorenzi 2002) e são comumente cortadas por *A. laevigata* (Costa 2004). Destas espécies, apenas *Cardiopetalum* e *Xylopia* são semi-decíduas, as demais são consideradas sempre verdes (Lorenzi 2002). Em fevereiro de 2005, marquei 30 indivíduos reprodutivos de cada espécie com circunferência a altura do solo (CAS, medida a 15 cm de altura) superior a 15 cm, afim de selecionar indivíduos já reprodutivos. Para *Maprounea*, apenas 23 indivíduos foram marcados por falta de indivíduos reprodutivos suficientes. As árvores marcadas estavam situadas ao longo de quatro trilhas (cada trilha tinha, em média, 400 metros) pré-existentes, as quais passavam por áreas com níveis variados de atividade por saúvas (desde atividade intensa e constante até pouca ou nenhuma atividade). Assim, as plantas marcadas estavam localizadas ao longo de um gradiente de atividade de saúvas.

Coleta dos dados

A cada 15 dias, para cada indivíduo selecionado, determinei a presença ou ausência e a intensidade de folhas, flores, frutos e ataque pelas saúvas. Para cada estado fenológico reprodutivo (flor, fruto) diferenciei as seguintes categorias: para flores; botão floral, flor madura e flor senescente e para frutos; fruto jovem, fruto maduro e fruto senescente (Figura 1). Para folhas, distingi as seguintes categorias: folha jovem, folha madura, folha senescente e planta sem folhas (Figura 2). Determinei a intensidade de cada evento fenológico através de um método de quantificação fenológica proposto por Fournier (1974), tomando como referência a copa cheia da planta. Segundo este método, cada estado fenológico é quantificado

seguindo uma escala ordinal, variando de 0 a 4. A escala permitiu calcular a porcentagem de intensidade da fenofase; 0 indica ausência do estado fenológico, ou seja, nenhum dos ramos da planta apresentava flor, fruto ou folha; 1 indica que a planta apresentava entre 1 e 25% da sua copa com presença de flores, frutos ou folhas, 2 indica que a planta apresentava entre 26 e 50% da sua copa com presença de flores, frutos ou folhas, 3 indica que a planta apresentava entre 51 e 75% da sua copa com presença de flores, frutos ou folhas; e 4 indica que a planta apresentava entre 76 e 100% da sua copa com presença de flores, frutos ou folhas.

Determinei o tempo em que cada planta permaneceu em um dado estado fenológico através da contagem do número de meses em que o indivíduo esteve naquele estado, caracterizando assim a fenofase. Estimei a produção anual de flores e frutos multiplicando o número de meses em que a planta esteve com flor ou fruto pela intensidade de floração ou frutificação em cada mês.



Figura 1. Diferentes estados fenológicos reprodutivos observados: (A) Botão floral, (B) Flor Madura, (C) Flor senescente, (D) Fruto Jovem, (E) Fruto Maduro e (F) Fruto senescente.



Figura 2. Diferentes estados fenológicos vegetativos observados: (A) Folha Jovem, (B) Folha Madura, (C) Folha senescente e (D) Sem folhas.

A ocorrência de ataque pelas saúvas foi determinada a partir de marcas características deixadas pelas formigas, como folhas com cortes em forma de semicírculo presas aos ramos ou caídas no chão, marcas no caule evidenciando tentativas mal-sucedidas de corte, total ausência de folhas com as extremidades dos ramos cortados (Vasconcelos & Cherrett 1997, Costa 2004), ou ainda pela presença das operárias em atividade de desfolha (Figura 3). Na eventualidade da planta ter sido cortada, determinei o tipo de material removido: frutos, flores, folhas jovens, folhas maduras, ou folhas jovens e maduras. Baseado nisto, dividi os ataques em duas categorias: ataques sobre estruturas reprodutivas ou sobre estruturas vegetativas. A intensidade do ataque pelas saúvas foi registrada em separado para cada uma destas categorias.



Figura 3. A ocorrência de ataque pelas saúvas foi determinada mediante marcas características deixadas pelas formigas nas folhas (A) e nos pecíolos (B) ou ainda pela presença das operárias em atividade de desfolha na planta (C) ou na superfície do solo perto da planta (D).

A intensidade do ataque pelas saúvas também foi quantificada segundo uma escala ordinal, variando de 0 a 10. Este método é semelhante ao usado para determinar a intensidade de cada evento fenológico; porém, neste caso utilizei a escala em mais divisões. O valor 0 (zero) indicou ausência do ataque pelas saúvas, ou seja, nenhum ramo da planta que estivesse com flores, folhas ou frutos, apresentou evidências de corte pelas saúvas; 1 indicou que a planta possuiu entre 1 e 10% da copa cortada pelas saúvas; 2 indicou que a planta possuiu entre 11 e 20% da copa cortada pelas saúvas; 3 indicou que a planta possuiu entre 21 e 30% da copa cortada pelas saúvas e assim, sucessivamente, até o valor 10 que indicou que 91 a 100% da copa foi cortada pelas saúvas. O período contínuo em que a planta era explorada correspondia

a um evento de corte, que terminava assim que a planta apresentava rebrotas. Foi atribuído um único valor de intensidade de corte para cada evento de corte. Para cada planta calculei um “índice de intensidade de exploração” ao longo do período de estudo, que consistiu do número de vezes em que a planta foi cortada pelas saúvas, multiplicado pela porcentagem média de dano sobre a copa da planta em cada evento de corte. O índice foi maior para plantas freqüentemente cortadas e/ou que foram bastante danificadas em cada evento de corte. Assim, por exemplo, um índice de intensidade de exploração igual a 20 pode ser obtido tanto para uma planta que foi atacada apenas duas vezes, mas que sofreu 100% de desfolha em cada ataque (i.e., valor da intensidade de ataque = 10), quanto para uma planta que foi atacada 20 vezes, porém que teve menos de 10% de suas folhas (ou de suas partes reprodutivas) removidas em cada ataque. O valor do índice foi calculado em separado para estruturas vegetativas e reprodutivas.

Através de uma análise de covariância (ANCOVA) determei se havia uma relação entre a intensidade de exploração de estruturas vegetativas e a produção de frutos e se esta relação variava entre as espécies de plantas. A produção de frutos foi estimada determinando-se o maior valor observado da intensidade do evento fenológico em cada período reprodutivo e dividindo o somatório deste valor pelo número de períodos reprodutivos. Para a comparação entre a intensidade de exploração de folhas e a quantidade de copa sem folha, para cada espécie, foram realizadas Regressões Lineares.

Resultados

Padrão de corte pelas formigas cortadeiras

No total, 173 indivíduos de seis espécies tiveram sua fenologia e herbivoria acompanhados de março de 2005 a março de 2008, perfazendo um total de 78 visitas a cada indivíduo durante os três anos do estudo. Durante este tempo, 14,5 % das plantas acompanhadas morreram (Tabela 1).

Das plantas acompanhadas, 85% receberam algum tipo de corte por saúvas (*Atta laevigata*) pelo menos uma vez, seja na parte vegetativa ou na parte reprodutiva. Destas, 94,6% tiveram corte recorrente, ou seja, ao longo de três anos, as formigas voltaram à planta mais do que uma vez. Para os indivíduos que tiveram corte recorrente no mesmo ano, o tempo médio de retorno foi de 45 dias, sendo os indivíduos de *Coussarea*, os que apresentaram o menor tempo médio (34 dias) e a maior frequência de recorrência (3,2 vezes em média; Tabela 1). Em 58,7% dos ataques houve remoção de 100% da folhagem disponível em 77,7% dos ataques, houve a remoção de 100% das flores e/ou frutos disponíveis.

Coussarea, *Guapira* e *Maprounea* foram as espécies mais preferidas pelas saúvas. Para estas espécies, houve o corte e a remoção tanto de flores e frutos quanto de folhas de qualquer idade. Para *Vochysia* e *Xylopia*, as saúvas cortaram principalmente as flores (de qualquer estágio de desenvolvimento). Em *Cardiopetalum*, os ataques foram mais específicos. Nesta espécie as saúvas cortaram principalmente folhas maduras e botões florais ou flores maduras. Por esse motivo não houve remoção de 100% da folhagem ou estruturas reprodutivas nesta espécie, na maioria dos casos (Tabela 1).

Tabela 1. Variação no número de ataques por formigas cortadeiras (*Atta laevigata*) sobre as estruturas vegetativas (Veg.) e reprodutivas (Rep.) de seis espécies arbóreas do Cerrado.

Espécie	Família	CAS (X±DP)	N inicial	Ano	Número de mortos	Porcentagem de plantas atacadas		Número médio de ataques (amplitude)		Porcentagem média de remoção por ataque (amplitude)	
						Veg	Rep	Veg	Rep	Veg	Rep
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schlecht.	Annonaceae	8,2±2,67	30	1	0	87,0	87,0	2,8 (0,56)	1,4 (0,32)	36,2 (7,9)	80,6 (11,6)
				2	0	42,9	35,7	1,6 (0,42)	1,2 (0,30)	58,1 (17,3)	92,0 (18,1)
				3	2	50,0	39,3	2,0 (0,64)	1,6 (0,45)	75,8 (13,1)	86,7 (15,13)
<i>Coussarea hydrangeaefolia</i> Benth. & Hook. F.	Rubiaceae	7,9±2,3	30	1	0	95,7	69,6	3,6 (0,67)	2,4 (0,67)	45,5 (7,7)	73,6 (13,2)
				2	1	50,0	39,3	3,5 (0,96)	1,7 (0,41)	52,8 (8,1)	63,6 (17,2)
				3	1	53,6	42,9	2,4 (0,42)	1,8 (0,53)	65,6 (13,2)	72,7 (17,7)
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schimidt) Lund	Nyctaginaceae	8,3±2,7	30	1	0	95,2	76,2	3,3 (0,75)	1,2 (0,22)	41,8 (10,3)	79,4 (14,7)
				2	2	65,2	13,0	1,5 (0,35)	1,0 (0,00)	73,9 (14,5)	80,0 (23,1)
				3	3	20,0	10,0	1,3 (0,80)	1,0 (0,00)	100,0 (2,9)	55,0 (27,11)
<i>Maprounea guianensis</i> (Aubl.) M. Arg.	Euphorbiaceae	6,8±4,0	23	1	2	92,9	57,1	2,2 (0,71)	1,5 (0,45)	53,4 (13,6)	57,5 (12,7)
				2	0	72,2	33,3	2,7 (1,28)	1,5 (0,58)	70,5 (14,9)	64,2 (31,9)
				3	1	94,1	11,8	1,6 (0,58)	1,0 (0,00)	93,1 (9,3)	80,0 (10,9)
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae	13,9±6,5	30	1	2	93,8	93,8	2,9 (0,78)	3,5 (0,75)	27,5 (6,5)	65,2 (11,5)
				2	3	47,4	31,6	1,9 (0,72)	1,3 (0,31)	53,2 (20,5)	91,7 (8,1)
				3	1	55,6	22,2	1,3 (0,35)	1,5 (0,33)	67,0 (21,3)	80,0 (22,7)
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae	8,2±2,4	30	1	4	62,5	68,8	1,8 (0,45)	1,2 (0,27)	36,7 (22,5)	67,3 (21,5)
				2	2	31,6	79,0	1,0 (0,00)	1,1 (0,14)	55,0 (30,2)	95,4 (7,5)
				3	1	47,4	47,4	1,2 (0,34)	1,2 (0,33)	86,7 (16,0)	100,0 (3,4)

Efeito da herbivoria por saúvas

De maneira geral, o efeito da desfolha por saúvas sobre produção de frutos das plantas atacadas variou entre as espécies, como indicado pela interação significativa entre o fator espécie de planta e a co-variável intensidade de desfolha (ANCOVA, $F_{5,138} = 3,96$ $p = 0,002$). As análises de regressão revelaram que a relação entre a intensidade de desfolha e a produção de frutos foi significativa para apenas quatro (*Cardiopetalum*, *Coussarea*, *Guapira* e *Maprounea*) das seis espécies de plantas (Figura 4). Para estas espécies, a desfolha por saúvas afetou negativamente a reprodução. Porém, a magnitude deste efeito foi maior para *Maprounea* e *Cardiopetalum*, já que para estas espécies a inclinação da reta de regressão foi maior do que as outras duas espécies (Figura 4).

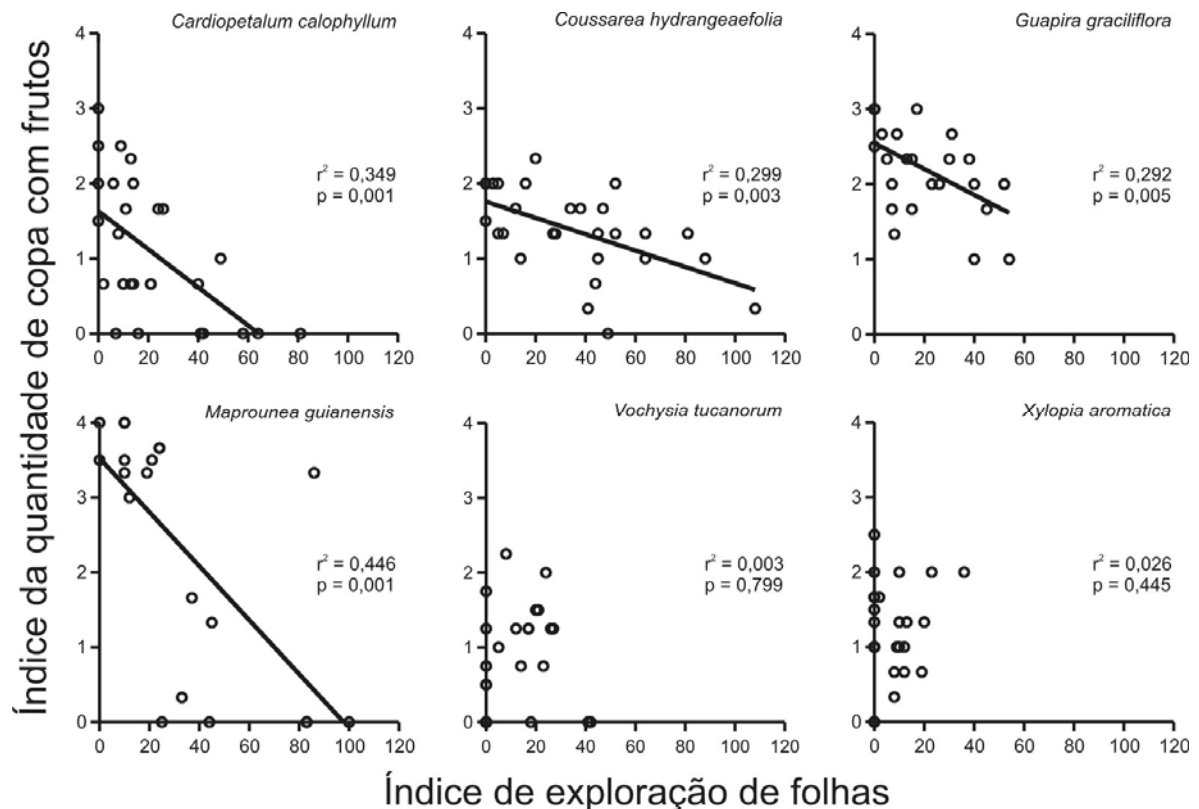


Figura 4. Relação entre a intensidade de exploração de folhas pelas saúvas (*Atta laevigata*) e a produção máxima de frutos seis espécies arbóreas do Cerrado. A intensidade de exploração representa o número de vezes em que a planta foi cortada pelas saúvas multiplicado pela porcentagem média de dano sobre a copa da planta em cada evento de corte.

A herbivoria por saúvas teve um efeito negativo no estoque de folhas; porém aqui também o efeito foi variável entre as espécies. Para *Cardiopetalum*, *Coussarea*, *Guapira* e *Maprounea* houve uma relação positiva e significativa entre a intensidade de exploração de folhas por saúvas e a proporção média da copa da planta que permaneceu sem folhas ao longo do ano (Figura 5). Para *Vochysia* e *Xylopia*, a intensidade de exploração de folhas foi comparativamente menor ao das outras quatro espécies, o que talvez explique a falta de relação significativa entre intensidade de exploração e proporção média da copa da planta que permaneceu sem folhas (no caso de *Vochysia*), ou a baixa variância explicada pela relação (no caso de *Xylopia*).

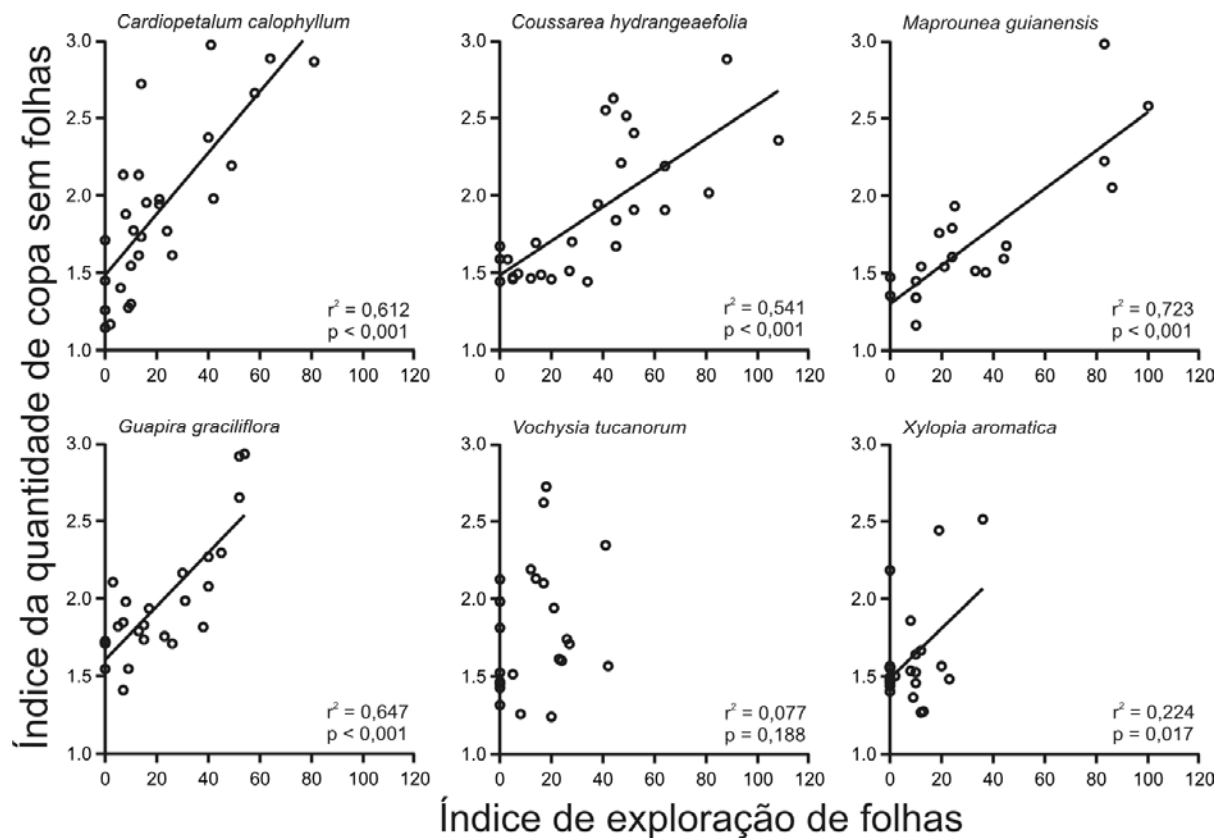


Figura 5. Relação entre a intensidade de exploração de folhas pelas saúvas (*Atta laevigata*) e a proporção média da copa da planta que permaneceu sem folhas ao longo dos três anos desse estudo. A intensidade de exploração representa o número de vezes em que a planta foi cortada pelas saúvas multiplicado pela porcentagem média de dano sobre a copa da planta em cada evento de corte.

Baseado na intensidade de ataque por saúvas (Figura 5) as plantas foram divididas em duas categorias: plantas muito cortadas, definidas como aquelas com a somatória do corte maior do que 30; e plantas pouco cortadas com a somatória do corte menor ou igual a 30. No entanto, para *Vochysia* e *Xylopia* não foram criadas estas categorias porque a maioria dos indivíduos havia tido corte vegetativo menor que 30.

A divisão em categorias de intensidade de ataque permitiu uma análise do efeito das formigas sobre a época de produção e sincronia de produção de folhas e flores (Figura 6 e 7). Os resultados indicam que a intensidade de corte por saúvas não alterou os padrões fenológicos das espécies estudadas. Isto porque a época e a duração da fase reprodutiva e de produção de folhas novas foram bastante similares para as plantas pouco ou muito cortadas (Figura 6 e 7).

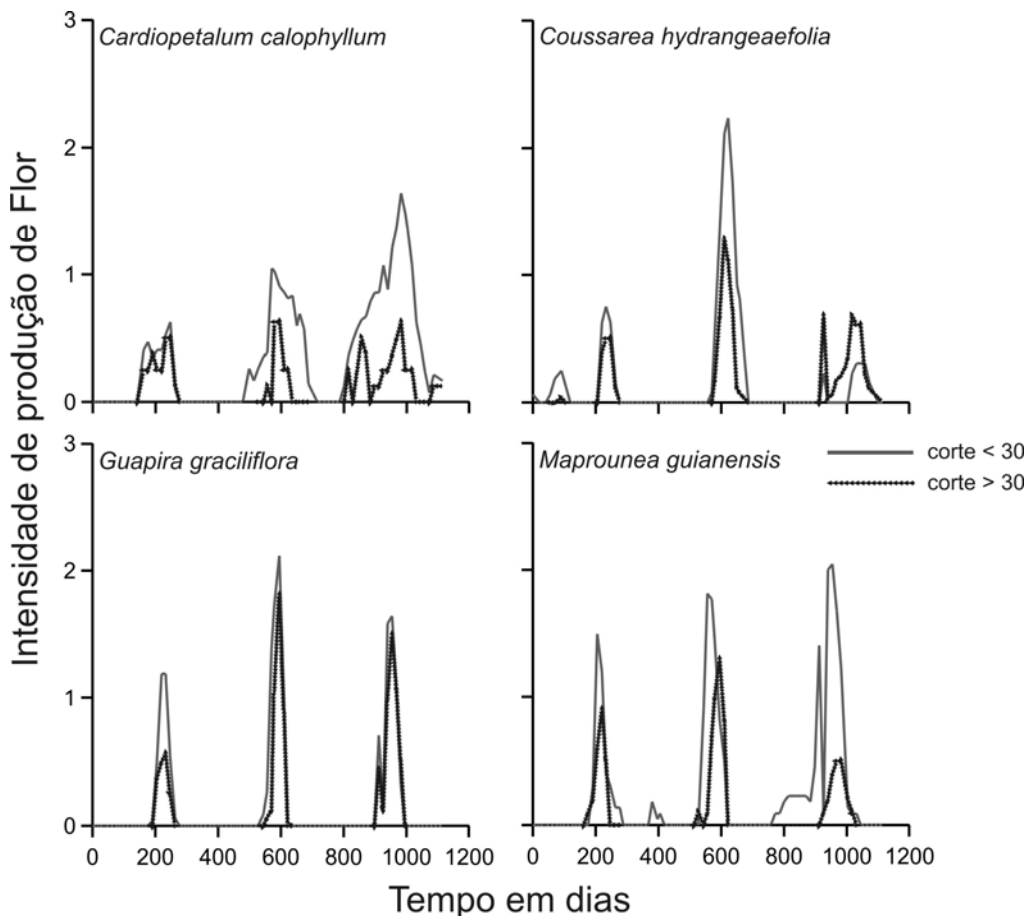


Figura 6. Padrão temporal de produção de flores para plantas pouco (somatória dos cortes <30) ou muito cortadas (>30) pelas saúvas (veja texto para explicação detalhada).

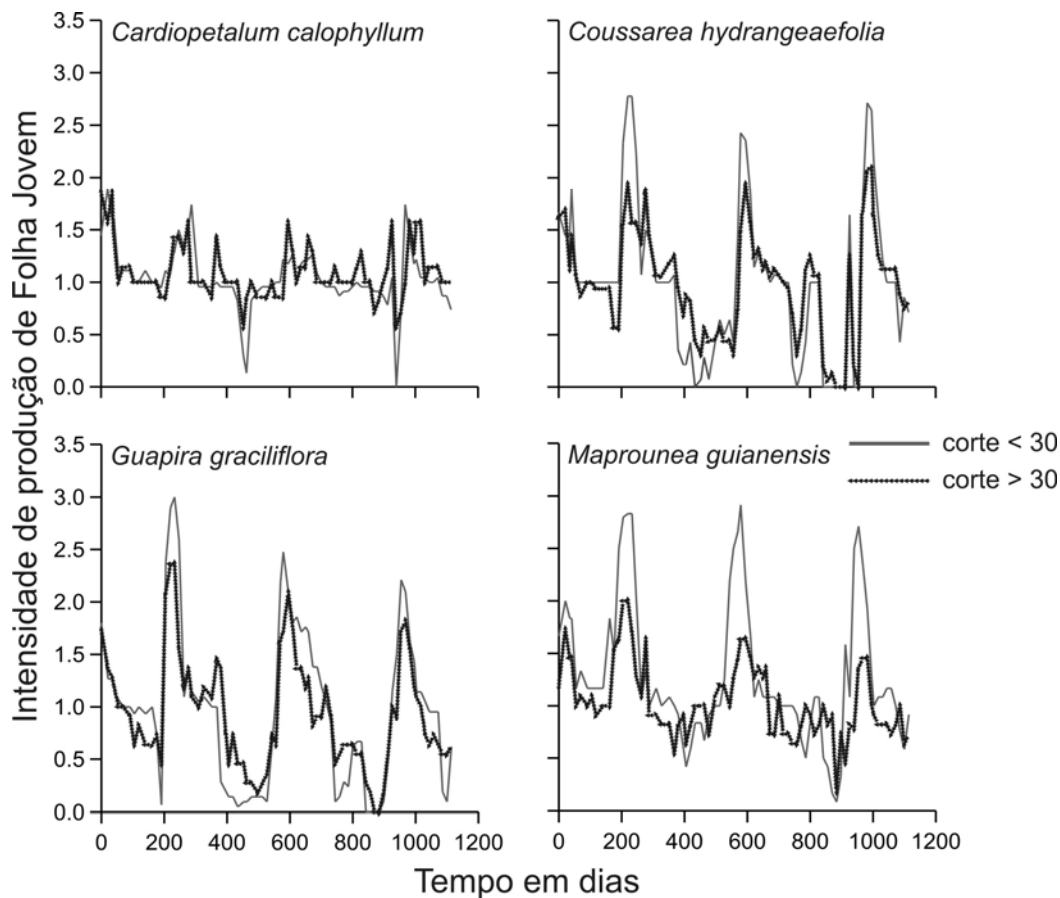


Figura 7. Padrão temporal de produção de folhas maduras para plantas pouco (somatória dos cortes <30) ou muito cortadas (>30) pelas saúvas (veja texto para explicação detalhada).

Discussão

Os resultados aqui apresentados indicam que as saúvas diminuem a área fotossintética das plantas mais atacadas e conseqüentemente a produção de flores e frutos destas plantas a curto prazo. Entretanto, a atividade dessas formigas não afetou o período de folhagem ou de reprodução das plantas mais atacadas, cujos padrões fenológicos foram comparáveis ao das plantas pouco ou nunca cortadas (Figura 6 e 7).

Um fator que pode reduzir o dano dos herbívoros nas partes vegetativas e reprodutivas das plantas é a sazonalidade climática. Em regiões tropicais, a abundância de insetos é normalmente baixa durante a estação seca (Wolda 1978, Aide 1993) e, portanto, folhas produzidas neste período podem ser menos atacadas por insetos herbívoros (Aide 1993,

Marquis *et al.* 2002). De maneira geral, as plantas reduzem sua biomassa aérea nos períodos secos para acumular recursos que serão utilizados na reprodução durante os períodos úmidos (Batalha & Mantovani 2000). De fato, durante a seca, as espécies diminuíram, ou até mesmo interromperam a produção de folhas novas. Essa diminuição na produção de folhas pode ser decorrente da necessidade da planta em reter água e economizar energia durante um período de estresse hídrico (Wright 1991). Quando a água era abundante, como no início do período chuvoso, a produção de folhas jovens foi maximizada, embora algumas espécies não-decíduas tenham produzido folhas jovens ao longo do ano para repor as folhas senescentes naturalmente abortadas. Entretanto, esta sazonalidade não colaborou para diminuir o dano causado pelas saúvas, já que desfolhas por estas formigas foram observadas durante todo o ano, tanto na estação seca onde quase não houve produção de folhas, quanto na estação de chuvas, onde a produção de folhas, flores e frutos foi intensa. Isso provavelmente ocorreu porque as saúvas não têm um ciclo de vida e de atividades fortemente determinados pela sazonalidade climática, como é o caso para muitos outros insetos (Buse & Good 1996, Butterfield *et al.* 1999, Marquis *et al.* 2001). As formigas cortadeiras mudam o período do dia em que forrageiam de acordo com a estação de seca ou chuva. Assim, na época da seca quando o dia é mais quente, elas são ativas no período noturno enquanto que, durante a época das chuvas, a atividade concentra-se durante o período diurno (Costa 2004). Talvez por isso, a sazonalidade não tenha tanto efeito sobre sua atividade de herbivoria.

Diferentemente de outros insetos herbívoros que removem partes de folhas ou somente folhas jovens das plantas (Coley 1980, Aide 1991, 1993, Marquis *et al.* 2001, Boege & Marquis 2005), as saúvas, na maioria dos casos, removeram todas as folhas das plantas. Este padrão de exploração foi observado tanto para folhas quanto para as estruturas reprodutivas. Além disso, houve muitos casos de recorrência de corte, já que os vários indivíduos das espécies foram desfolhados por *Atta laevigata* mais de uma vez ao ano. Entretanto, não pude

atribuir se os cortes repetidos foram realizados pela mesma colônia ou por colônias distintas. Mesmo assim, esse padrão mostra que um mesmo indivíduo pode ser desfolhado sucessivas vezes em um curto período. O corte pelas formigas cortadeiras além de mostrar recorrência, também se mostrou variável entre espécies e entre os anos (Tabela 1). Esta variação de corte entre as espécies se deu tanto nas partes vegetativas quando nas partes reprodutivas e se deve à preferência das saúvas por algumas espécies. *Coussarea* e *Maprounea* foram as espécies mais cortadas dentre as seis avaliadas. Estas duas espécies tiveram um maior número de indivíduos desfolhados pelas as formigas e estas desfolhas ocorreram em um maior número de vezes ao longo do período deste trabalho. Por outro lado a variação de corte entre os anos se deve ao fato das formigas mudarem de tempos em tempos a área de forrageamento (Vasconcelos 1987). Assim, ao migrarem o forrageamento para outras áreas, as saúvas podem cortar um menor ou maior número de espécies ou indivíduos naquele ano quando comparado com o ano anterior.

Assim como o corte foi variável entre as espécies arbóreas deste estudo, o efeito do corte nas plantas também foi variável. O corte nas partes vegetativas se traduziu numa redução da quantidade de copa com folhas e na produção de flores e por consequência frutos, observado para quatro das seis espécies de árvores atacadas (Figura 4). Este efeito variável pode refletir na capacidade intrínseca da planta em tolerar o herbívoro. Isso porque a perda de folhagem, ou parte dela, causadas pelos insetos pode reduzir o sucesso reprodutivo da planta pela redução da área fotossintética (Louda 1984, Crawley 1985, Aide 1993, Karban & Strauss 1993). A herbivoria pode também mudar o resultado da alocação de recursos pelas plantas (Bazzaz *et al.* 1987) e estimular a compensação pela planta, caso ocorram ataques (McNaughton 1983, Trumble *et al.* 1993). Contudo, para avaliar a magnitude deste efeito, é fundamental considerar a época, a intensidade e a frequência de remoção das folhas (Hickman & Hartnett 2002, Huhta *et al.* 2003), pois o sucesso reprodutivo das plantas está diretamente

relacionado com a quantidade de folhas removidas pelos herbívoros e com a parte da planta atacada (Rockwood 1973). Assim a herbivoria por saúvas pode alterar a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, causar uma redução na quantidade de recursos disponíveis para investimento em reprodução. Entretanto, esta relação entre a redução de área fotossintética e efeito na produção de folhas não foi observada para *Vochysia* e fracamente explicado em *Xylopia*, espécies raramente desfolhadas em alta intensidade e frequência. Indicando assim, que a capacidade intrínseca da planta em tolerar os ataques pelos herbívoros pode ser influenciada também pela intensidade e frequência de ataques.

Tikkanen e Julkunen-Tiitto (2003) sugerem que uma alta heterogeneidade fenológica intra-específica na produção de folhas pode funcionar como um mecanismo para evitar herbivoria por insetos. Neste estudo foi observado que a produção de folhas, flores e frutos intra-específica foi altamente sincrônica e marcadamente sazonal. Foi observado também que quando atacadas, a partir do início da estação de seca, a maioria das plantas não repunham as folhas perdidas. Esta reposição só voltava a ocorrer no início da estação de chuva. Esta sincronização de reposição de material foliar perdido assim como na produção flores e frutos, de acordo com a estação de seca e chuva, sugere uma adaptação das plantas ao clima altamente sazonal do Cerrado. Além disso, a sincronia pode estar favorecendo a redução da perda de material foliar para os herbívoros.

Este trabalho evidencia que, em savanas neotropicais, insetos como as saúvas podem causar danos severos na reprodução das árvores. Estas formigas são capazes de remover rapidamente todas as folhas, flores e frutos das plantas durante todo o ano, sendo alta a possibilidade de recorrência de ataque em um curto período. Dessa forma, o efeito que a alta intensidade e frequência de ataques das saúvas exercem sobre a reprodução de árvores no Cerrado pode ser grande.

CAPÍTULO 2

O aumento na frequência de herbivoria altera a tolerância e o sucesso reprodutivo de árvores do Cerrado

RESUMO

Tolerância é a habilidade da planta em rebrotar ou reproduzir-se após sofrer danos por herbívoros. Alguns estudos indicam que esta capacidade é inversamente proporcional ao grau de dano sofrido. Aqui foi avaliada a capacidade de tolerância de algumas espécies de plantas do Cerrado frente à herbivoria por saúvas. Em particular foi avaliado o efeito de variações na frequência de desfolhas sobre a sobrevivência, crescimento, floração, arquitetura e o teor de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas do Cerrado. Baseado no tempo de recorrência e na intensidade dos ataques (normalmente 100% das folhas removidas) previamente observados, criei duas categorias de desfolha que simulam uma alta (desfolhas mensais) e uma baixa (desfolhas trimestrais) frequência de ataque pela saúva *Atta laevigata*. Meus resultados mostram que a frequência de desfolhas tem efeito negativo na capacidade de tolerância, na sobrevivência, na produção de flores, e na arquitetura das árvores. Entretanto, as concentrações foliares de N e P foram significativamente maiores em plantas cortadas do que em não-cortadas, mas foram opostas para cada elemento dentro de cada espécie. Estes resultados indicam que espécies arbóreas do Cerrado são capazes de tolerar a herbivoria, desde que esta não ocorra em alta frequência.

Introdução

A herbivoria pode reduzir o crescimento, a reprodução e a sobrevivência das plantas (Karban & Strauss 1993, Marquis *et al.* 2001). Por isso, as plantas freqüentemente empregam múltiplas estratégias para se defender contra os diferentes tipos de herbivoria (Van Der Meijden *et al.* 1988, Strauss & Agrawal 1999). Entre as estratégias de defesa, a mais extensivamente estudada é a resistência, definida como uma tentativa da planta de evitar completamente os ataques através de características que reduzem a preferência ou o desempenho dos herbívoros (Simms & Rausher 1987, Simms & Triplett 1994, Strauss & Agrawal 1999). Em contraste, tolerância é a habilidade da planta em rebrotar ou reproduzir-se após sofrer danos por herbívoros (Simms & Triplett 1994, Strauss & Agrawal 1999), capacitando-a a manter o mesmo nível de sucesso reprodutivo após esses eventos (Gassmann 2004). Esta capacidade da planta de tolerar o herbívoro é inversamente proporcional ao grau de dano sofrido (Mauricio 2000). Mesmo não sendo uma estratégia estritamente alternativa à resistência da planta (Strauss & Agrawal 1999), estudos recentes sugerem que a tolerância é a estratégia de defesa contra herbívoros mais estável evolutivamente (Espinosa & Fornoni 2006).

A tolerância à herbivoria depende de algumas características intrínsecas das plantas. A idade da planta e o estágio ontogenético no momento do ataque podem, por exemplo, influenciar as respostas à herbivoria. Desta maneira, espécies arbóreas jovens são menos capazes de se recuperar depois da herbivoria do que as árvores mais maduras (Boege & Marquis 2005, Hódar *et al.* 2008). Outras características que podem também afetar a tolerância incluem a viabilidade dos meristemas (Fay & Throop 2005), taxas fotossintéticas (Meyer 1998), capacidade de armazenamento (Van Der Putten 2003), taxa de crescimento (Lennartsson *et al.* 1997, Meyer 1998, Boege 2005, Boege & Marquis 2005) e o grupo funcional da planta. Estas características intrínsecas são importantes porque como as plantas

priorizam a alocação de recursos para defesas, elas podem mudar esta alocação em face à herbivoria (Boege 2005). Por exemplo, árvores de *Acacia* severamente danificadas apresentaram altos níveis de N foliar suportando altas taxas fotossintéticas, o que propiciou altas taxas de crescimento e, conseqüentemente, a tolerância da planta à herbivoria (Reich *et al.* 1999, Fornara & Du Toit 2007).

Além dos traços intrínsecos das plantas, condições bióticas e abióticas locais (e.g., a abundância dos competidores, disponibilidade de luz, água e nutrientes) também podem influenciar a tolerância a herbivoria (revisado por Strauss & Agrawal 1999, Lau *et al.* 2008). Maschinski e Whitham (1989) propuseram que plantas deveriam apresentar alta capacidade de tolerância quando estivessem livres de competição e tivessem acesso a mais luz, água e nutrientes. Porém, a disponibilidade de nutrientes é negativamente associada à tolerância (Mutikainen & Walls 1995, Irwin & Aarssen 1996). Altos níveis de nutrientes disponíveis aumentam a produtividade dos vizinhos, o que conseqüentemente reduz a disponibilidade de luz e o crescimento das plantas focais (Irwin & Aarssen 1996). Contudo, é importante notar que estes estudos foram conduzidos primariamente com espécies arbustivas (Maschinski & Whitham 1989, Irwin & Aarssen 1996). Pouco se sabe sobre a tolerância de espécies arbóreas e/ou emergentes, onde a competição por luz é naturalmente alta (Hódar *et al.* 2008).

Finalmente, a tolerância pode depender da época e/ou intensidade do ataque por herbívoros. Por exemplo, trabalhos recentes mostram que tanto a intensidade de herbivoria por cervídeos e a época em que esta herbivoria ocorre (início *versus* final da estação de crescimento) afetam o crescimento e a reprodução de arbustos do gênero *Salix* (Güillet & Bergstrom 2006). Neste caso, a herbivoria moderada levou à exata ou super-compensação, enquanto a herbivoria severa resultou em sub- ou exata compensação pela planta (Güillet & Bergstrom 2006). Contudo, o entendimento de como a atividade de forrageamento dos herbívoros influencia as características de tolerância da planta é limitado por uma série de

fatores. Primeiro, pouco se sabe sobre a resposta à variações na frequência de ataque pelos herbívoros, uma vez que as plantas são quase sempre atacadas múltiplas vezes. Segundo, a maioria dos estudos existentes são de curta duração, sendo que a resposta das plantas aos herbívoros podem variar de ano para ano. Finalmente, muitos estudos têm sido conduzidos com uma única espécie, o que limita a habilidade de generalizar a respeito de tolerância das plantas e seu papel sobre as comunidades vegetais (Huhta *et al.* 2000, Knight 2003, Güillet & Bergstrom 2006, Moser & Schutz 2006, Fornara & Du Toit 2007).

Formigas cortadeiras (espécies de *Atta*) são o herbívoro dominante nos Neotrópicos, tanto numericamente quanto em termos de consumo de biomassa (Hölldobler & Wilson 1990, Wirth *et al.* 1997, Herz *et al.* 2007, Costa *et al.* 2008). Isto é particularmente verdade nas savanas neotropicais (Cerrado), onde essas formigas são encontradas em altas densidades e podem consumir mais de 15% da produção anual de folhas (Costa *et al.* 2008). As formigas cortadeiras atacam espécies de árvores do Cerrado numa frequência que varia de mensalmente a uma vez por ano (F. M. Mundim, dados não publicados). Quando a planta é atacada, as formigas tipicamente removem todas as folhas disponíveis (jóvens, maduras e até senescentes). Neste estudo apresento os resultados de um experimento no qual removi artificialmente as folhas das árvores de seis espécies do Cerrado, simulando o estilo e a frequência em que ocorrem os ataques naturais das formigas cortadeiras. Minha meta foi responder quatro questões principais para saber se a tolerância depende da frequência de ataques: (1) A frequência de ataque reduz a chance da planta sobreviver? (2) A frequência do ataque diminui a taxa de crescimento da planta? (3) A frequência de herbivoria reduz o investimento em estruturas reprodutivas? (4) Existe diferença nas concentrações de nutrientes foliares entre plantas expostas a diferentes frequências de ataque?

Material e Métodos

Área de estudo

Este estudo foi conduzido na Estação Ecológica do Panga (19°10'S, 48°23'O), uma reserva de 404 ha localizada a 30 km ao sul de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (Costa & Araújo 2001). Esta região é caracterizada pelo clima subtropical com duas estações bem definidas: um inverno seco (maio-setembro) e um verão chuvoso (outubro-abril). A média anual de precipitação é de 1650 mm, e de temperatura é de 22 °C (Embrapa 1982). A reserva contém vários tipos de vegetações características da savana brasileira, e meu trabalho de campo foi conduzido em uma parte da reserva dominada por cerrado *sensu stricto* (cf. Oliveira-Filho & Ratter 2002). A altura das árvores no local do estudo pode atingir 6 m, e a cobertura é de aproximadamente 60% (Costa *et al.* 2008). Embora as plantas da reserva estejam sujeitas a variações nos níveis de luz, as plantas focais foram escolhidas tendo condições de luz similares. O solo da área de estudo é latossolo vermelho, cuja acidez oscila de moderada a acentuada (Embrapa 1982).

Herbívoro focal

No local de trabalho a densidade de colônia de *Atta* é 4.8 ha⁻¹, e estas consomem cerca de 15% do total de biomassa foliar produzida anualmente (Costa *et al.* 2008). Estas formigas utilizam material fresco das plantas como substrato para o crescimento do fungo simbiótico, seu principal recurso alimentar (Hölldobler & Wilson 1990). Apesar de serem consideradas forrageiras generalistas que exploram um grande número de espécies de plantas, elas usualmente focam sua preferência em um conjunto de espécies disponíveis (Vasconcelos & Fowler 1990) e rapidamente desfolham toda a planta (Vasconcelos & Cherrett 1997). Para manter o jardim de fungo, as formigas cortadeiras removem folhas das plantas ao longo do ano (Vasconcelos 1997). A atividade das formigas cortadeiras é conspícua, pois usualmente

cortam folhas, flores, meristemas e algumas vezes frutos disponíveis na planta, deixando marcas características semicirculares nas folhas ou no pecíolo (Vasconcelos & Cherrett 1997). As plantas, especialmente as espécies preferidas, são às vezes repetidamente desfolhadas pelas saúvas, mais de três vezes ao ano (F. M. Mundim, dados não publicados).

Espécies de plantas focais

Conduzi meu experimento com seis espécies arbóreas do Cerrado: *Cardiopetalum callophyllum*, *Coussarea hydrangeaefolia*, *Guapira graciliflora*, *Maprounea guianensis*, *Vochysia tucanorum* e *Xylopia aromatica*, daqui por adiante tratadas pelo nome genérico (Tabela 1). Todas as espécies são comuns neste sistema (E. Bruna & H. L. Vasconcelos, dados não publicados), reproduzem anualmente (Lorenzi 2002) e são preferencialmente selecionadas por *Atta laevigata* como substrato do fungo (Mundim *et al.* 2009). No início do estudo, foi medida a circunferência do caule, a 15 cm do solo. Todos os indivíduos utilizados neste trabalho tinham, no mínimo, 2 cm e no máximo 20 cm de circunferência, e entre 0,5-2,5 m de altura. Isso porque os indivíduos menores do que 2 cm de circunferência não eram reprodutivos e os maiores do que 20 cm de circunferência possuíam mais do que 2,5 m de altura. Com exceção de duas espécies (*Vochysia* e *Xylopia*), os indivíduos desta escala de tamanho eram reprodutivos.

Tabela 1. Características fenológicas e reprodutivas das seis espécies de árvores do Cerrado utilizadas neste estudo. As épocas de floração e frutificação são apresentadas de maneira simplificada e correspondem aos dados compilados do primeiro capítulo, os demais dados foram retirados de Lorenzi (2002).

Espécie de Plantas	Família	Sistema Reprodutivo	Época de Floração	Época de Frutificação	Decídua ou Sempre verde
<i>Cardiopetalum callophyllum</i> Schldtl	Annonaceae	hermafrodita	julho – janeiro	dezembro – maio	semi-decídua
<i>Coussarea hydrangeaefolia</i> Benth. & Hook.	Rubiaceae	hermafrodita	outubro – janeiro	dezembro – junho (aproximadamente)	sempre verde
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. Ex J. A. Schmidt) Lundel	Nyctaginaceae	dióica	setembro – dezembro	outubro – janeiro	sempre verde
<i>Maprounea guianensis</i> Aublet	Euphorbiaceae	monóica	setembro – dezembro	outubro – março	sempre verde
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart	Vochysiaceae	hermafrodita	novembro – abril	fevereiro – outubro	sempre verde
<i>Xylopia aromática</i> (Lam.) Mart	Annonaceae	hermafrodita	setembro – fevereiro	dezembro – março	semi-decídua

Experimento de desfolha artificial

Em novembro de 2006, ao longo de trilhas na área de estudo onde havia pouca atividade e abundância de formigas cortadeiras, selecionei aleatoriamente plantas de cada uma das seis espécies focais. Para quatro espécies (*Cardiopetalum*, *Coussarea*, *Guapira* e

Maprounea), marquei 45 indivíduos, com tamanho similar e, aleatoriamente, determinei indivíduos de mesmo tamanho para cada um dos três tratamentos: corte mensal, corte a cada três meses (trimestral) e o controle – sem corte – (N=15 árvores por tratamento). Para *Vochysia* e *Xylopia*, marquei 30 indivíduos e destes, metade teve corte mensal e a outra metade foi mantida como controle, porque não foram encontrados indivíduos suficientes no local para compor os três tratamentos.

O tempo médio de retorno das saúvas nas plantas variou entre 34 e 45 dias e com uma frequência média de 3,2 vezes ao ano (F. M. Mundim, dados não publicados). Assim, a partir do tempo médio e da frequência média de retorno das saúvas, criei as duas categorias de desfolha, respectivamente. O corte mensal simulou a alta frequência de ataque de *Atta laevigata*, enquanto o corte trimestral simulou a baixa frequência de ataque. Quando os indivíduos palatáveis são atacados pelas formigas cortadeiras, as plantas são quase sempre completamente desfolhadas. Árvores na quais apenas poucas folhas são removidas são extremamente raras (veja capítulo 1). Por essa razão, desfolhei completamente as plantas quando apliquei os tratamentos de corte. Cortei as folhas no pecíolo com tesoura e, após o corte, marquei todos os ramos que tiveram suas folhas removidas (uma nova e única marca era dada após cada desfolha). As árvores do tratamento controle foram marcadas no início do experimento. Conduzi o experimento de dezembro de 2006 a agosto de 2008.

Resposta das plantas à herbivoria simulada

Quantifiquei como a frequência de ataque de herbívoros influenciou a sobrevivência, o crescimento, a floração, a concentração de nutrientes foliares e a arquitetura das plantas. Eu comparei a taxa de sobrevivência entre as plantas controle e desfolhadas (mensalmente e trimestralmente) utilizando uma Análise de Sobrevivência (Zar 1999). Cada indivíduo em meu experimento foi vistoriado mensalmente. Para determinar se a planta estava viva ou morta

chequei primeiro se havia a presença de folhas ou ramos verdes e, em caso negativo, fiz um pequeno corte na base do caule e verifiquei se havia tecido vivo. Então, determinei o ‘evento de morte’ dos tratamentos de desfolha trimestral e mensal, o qual representava o número de dias decorridos do início do experimento até a visualização de indivíduos mortos. As análises de sobrevivência compararam se a probabilidade de sobreviver ao longo do tempo diferia entre os tratamentos, sendo que cada espécie foi analisada separadamente.

A taxa de crescimento (TC), medida como o crescimento relativo do caule, foi calculada a partir da medida inicial em diâmetro do caule (DC_1) de cada indivíduo em cada categoria experimental, para todas as seis espécies antes de aplicar o tratamento. As medidas de diâmetro foram tomadas a 15 cm do solo. Com uma cola não-tóxica marquei o local onde foi feita a primeira medida para que as próximas medidas fossem feitas sempre no mesmo local. As subseqüentes medições foram feitas aos nove (DC_2) e aos 20 (DC_3) meses depois da primeira medida, quando foram iniciados os tratamentos de desfolha. Calculei a taxa de crescimento relativo mensal para os indivíduos sobreviventes como: $(DC_2 - DC_1)/9$ para o primeiro intervalo de tempo e $(DC_3 - DC_1)/20$ para o segundo intervalo de tempo. As taxas de crescimento foram comparadas entre os tratamentos usando-se, para o primeiro intervalo de tempo, o teste de Kruskal-Wallis. Para as comparações múltiplas não paramétricas entre os tratamentos de desfolhas foi utilizado o de Teste de Nemenyi (Zar 1999). Já para o segundo intervalo utilizei o teste de Mann-Whitney, uma vez que ao após 20 meses, a maioria das plantas do tratamento desfolha mensal haviam morrido.

Comparei os padrões de ramificações das plantas expostas aos diferentes tratamentos. Para isto contei, após nove meses do início do experimento, o número de ramos terminais (RT) existentes a partir das marcas feitas a cada desfolha artificial (as contagens foram feitas após nove meses, uma vez que após este tempo as marcas feitas começavam a desaparecer e algumas plantas já começaram a morrer). Utilizei uma ANOVA para testar se o número de

RTs diferia entre as três categorias de desfolha. Eu também utilizei o teste Tukey HSD *a posteriori* para determinar as diferenças entre os tratamentos. Para atender as condições de normalidade os dados foram transformados em log (x) antes das análises. Os dados de cada espécie foram analisados separadamente.

Eu utilizei a produção de flores como um índice da capacidade reprodutiva da planta. Para isso determinei se, durante o período reprodutivo (Tabela 1) havia ou não flores em cada indivíduo vivo de *Cardiopetalum*, *Coussarea*, *Guapira* e *Maprounea*. Esta medida de presença ou ausência foi feita em duas estações reprodutivas consecutivas. Eu utilizei o teste exato de Fisher para comparar as frequências de indivíduos reprodutivos (com presença de flores) entre os tratamentos de desfolha. Foram feitos testes para cada período reprodutivo e para cada espécie separadamente.

Medi a concentração foliar de nitrogênio (N) e fósforo (P), das plantas, das três categorias de frequência de herbivoria. Assim, não foram realizadas análises para *Vochysia* e *Xylopia*, para as quais eu não tinha as três categorias de frequência. As amostras de folha para as análises foram coletadas após nove meses do início do experimento, em outubro de 2007. Para essas análises, coletei aproximadamente cinco folhas totalmente expandidas por árvore. Uma vez que a química da folha pode mudar com sua idade (Hóðar *et al.* 2008), todas as folhas coletadas tinham a mesma idade (aproximadamente um mês). Em setembro, no início da estação chuvosa, época de produção de folhas das espécies deste estudo, marquei algumas folhas que iniciavam seu crescimento e as acompanhei, até que estivessem totalmente expandidas, mas antes de se tornarem totalmente maduras, coletei as folhas. Antes das análises, as folhas foram lavadas com água destilada, secas na estufa a 60°C durante três dias e depois moídas. As amostras passaram inicialmente por uma digestão nitro-perclórica. Para analisar o N total das folhas utilizei o método de Kjeldahl. O conteúdo de P foi determinado pela leitura do espectro de luz a 420nm no espectrofotômetro (Embrapa 1997). Todas as

análises foram feitas no Laboratório de Análises de Solos e Foliar da Universidade Federal de Uberlândia, em Uberlândia, Brasil. Utilizei uma ANOVA para testar as diferenças em conteúdo nutricional entre as três categorias do experimento e o teste Tukey HSD para compara a diferença entre os tratamentos. Realizei as análises separadamente para cada nutriente e para cada espécie.

Resultados

O tratamento de desfolha teve um efeito significativo sobre a sobrevivência das seis espécies arbóreas estudadas (Survival analyses, $p < 0,001$ para todas as espécies, Figura 1). Para nenhuma destas espécies houve morte entre as plantas controle durante os 629 dias deste estudo. Eventos de morte ocorreram somente entre as plantas desfolhadas e estes se concentraram nos períodos de seca (entre os dias 135-299 e 521-629 deste estudo). Entre as plantas desfolhadas trimestralmente, a mortalidade foi maior para *Cardiopetalum* e *Maprounea* do que para *Coussarea* e *Guapira*. Padrão similar foi observado entre as plantas desfolhadas mensalmente; porém neste caso as diferenças em sobrevivência entre as espécies foi menor (Figura 1). De forma geral, a mortalidade foi maior entre as plantas desfolhadas mensalmente do que entre as desfolhadas trimestralmente (37,6% das plantas cortadas trimestralmente e 85% das plantas cortadas mensalmente morreram antes do término do estudo). Nenhuma das plantas de *Xylopia* e *Vochysia* (espécies para as quais não há dados para o tratamento desfolha trimestral) desfolhadas mensalmente sobreviveu até o final do estudo (Figura 1), sugerindo que estas espécies são as menos tolerantes à desfolha por saúvas.

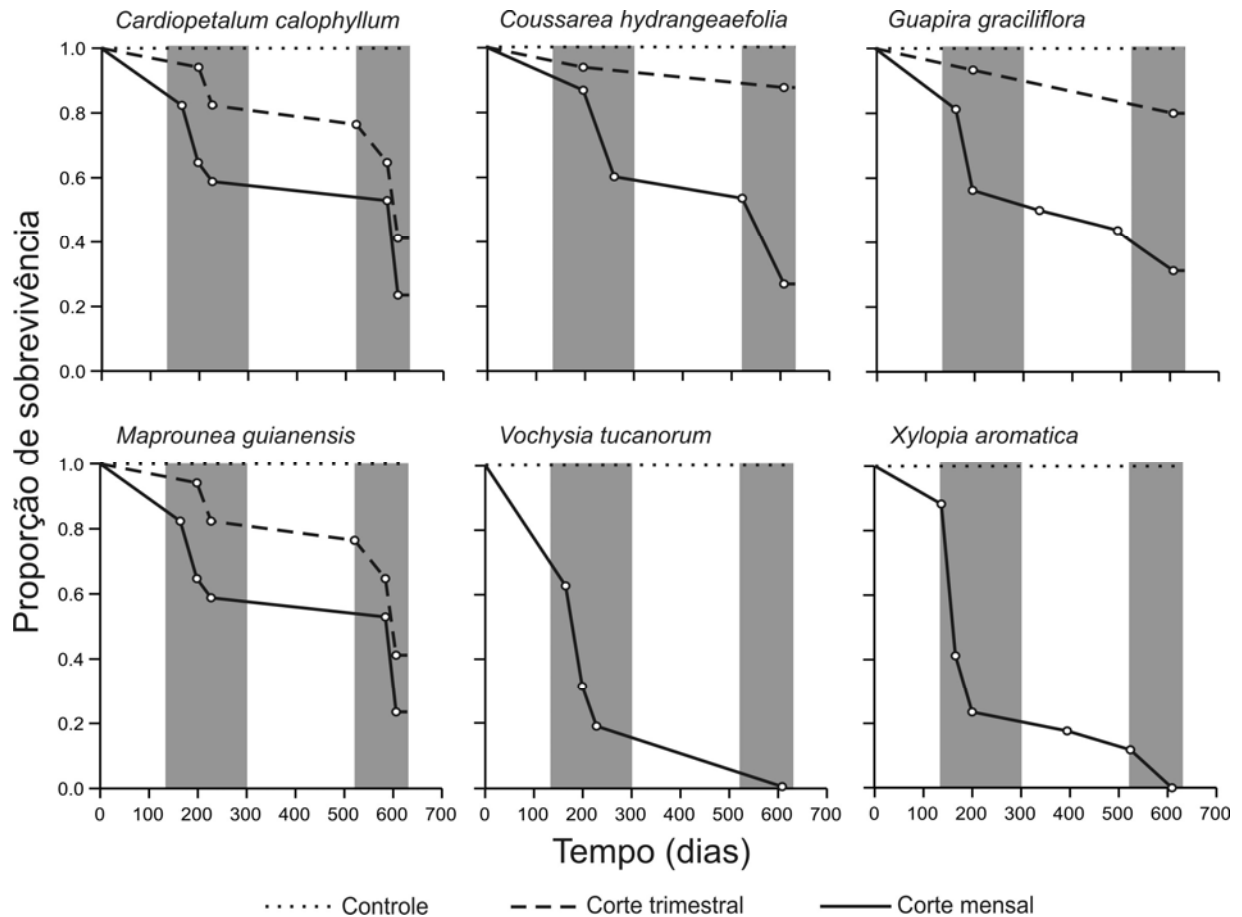


Figura 1. Padrão de sobrevivência de seis espécies de árvores do Cerrado submetidas a diferentes frequências de desfolha (sem desfolha = controle, corte trimestral e mensal) durante 629 dias. Note que para as espécies *Vochysia tucanorum* e *Xylopia aromatica* não há dados para o tratamento “corte trimestral”. Os círculos abertos representam os eventos de morte. As faixas em cinza representam os períodos de seca (maio a setembro).

O diâmetro inicial do caule não teve relação com a sobrevivência das plantas (Survival analyses: teste t , $p > 0,12$ para todas as espécies). Entretanto, a maior sobrevivência de *Coussarea* e *Guapira* na categoria de corte trimestral pode estar associada à variações no diâmetro, já que estas duas espécies tinham um diâmetro médio maior que *Cardiopetalum* e *Maprounea* (Figura 2).

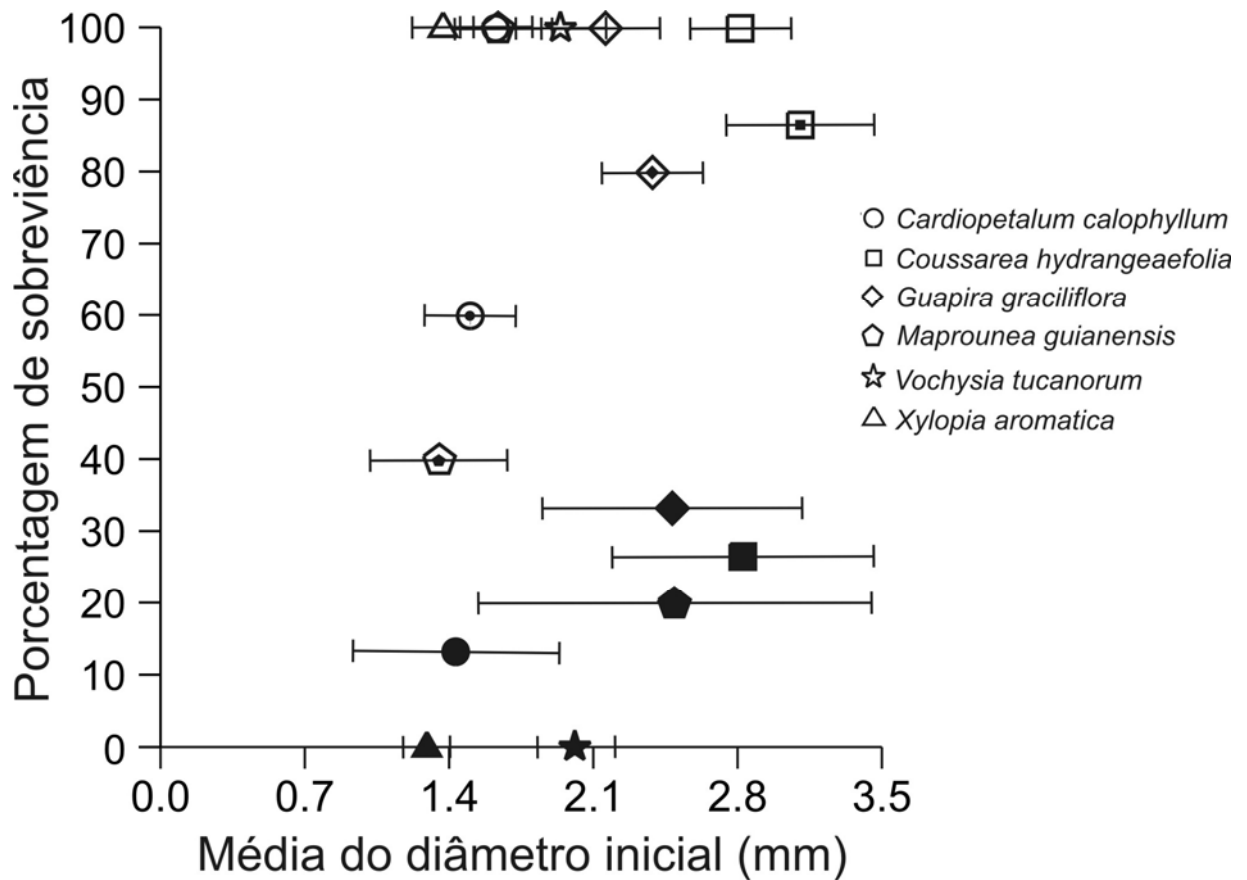


Figura 2. Diferenças no diâmetro inicial e a sobrevivência dos indivíduos de seis espécies arbóreas do Cerrado submetidos a diferentes freqüências de desfolha após 629 dias. As linhas horizontais em cada símbolo representam o erro padrão, enquanto cada preenchimento é referente a um tipo de freqüência de corte. Os símbolos sem preenchimento representam as plantas controle, enquanto aqueles com preenchimento parcial representam o corte trimestral e os símbolos com preenchimento total representam o corte mensal.

A freqüência de corte teve um efeito forte e negativo sobre a taxa de crescimento (TC) de todas as espécies estudadas (Tabela 2). Após nove meses de experimento, a TC foi significativamente maior nas árvores controle do que nas árvores dos dois tratamentos de desfolhas ($P < 0,05$). Além disso, para nenhuma das espécies de planta, houve diferenças na TC entre as árvores desfolhadas mensalmente e as trimestralmente (Tabela 2). Após 20 meses de experimento, plantas controle continuaram crescendo mais do que aquelas submetidas a cortes trimestrais ($P < 0,001$), o que foi consistente com o resultado dos primeiros nove meses.

Tabela 2. Incremento mensal do caule (em mm), de seis espécies de árvores sujeitas a diferentes níveis de desfolha, após o início dos tratamentos. Os valores representam a mediana, com os valores de mínimo e máximo entre parênteses. Para todas as espécies em todas as categorias, N=15 na primeira medição (nove meses). Aos 20 meses, somente para o controle, mantiveram-se N=15 por espécie, enquanto que para o tratamento trimestral, N variou de 6-13. Letras diferentes sobre os parênteses indicam diferenças significativas entre os tratamentos para cada espécie ($p < 0,05$).

	Tratamentos				
	9 meses			20 meses	
	Controle	Trimestral	Mensal	Controle	Trimestral
<i>C. callophyllum</i>	0,35 (0,18-0,71) ^a	0,00 (0,00-0,18) ^b	0,00 (0,00-0,00) ^b	0,40 (0,24-0,56) ^a	0,08 (0,00-0,08) ^b
<i>C. hydrangeaefolia</i>	0,88 (0,53-1,24) ^a	0,35 (0,18-0,71) ^b	0,00 (0,00-0,88) ^b	0,64 (0,40-0,88) ^a	0,16 (0,08-0,56) ^b
<i>G. graciliflora</i>	0,53 (0,18-1,24) ^a	0,18 (0,00-0,35) ^b	0,00 (0,00-0,35) ^b	0,40 (0,16-0,80) ^a	0,08 (0,00-0,16) ^b
<i>M. guianensis</i>	0,27 (0,00-1,06) ^a	0,18 (0,00-0,35) ^b	0,00 (0,00-0,18) ^b	0,24 (0,08-0,64) ^a	0,08 (0,00-0,16) ^b
<i>V. tucanorum</i>	0,88 (0,53-1,41) ^a	n.d.	0,00 (0,00-0,35) ^b	n.d.	n.d.
<i>X. aromatica</i>	0,35 (0,00-0,88) ^a	n.d.	0,00 (-0,05-0,18) ^b	n.d.	n.d.

Plantas sujeitas a desfolha mensal apresentaram um número significativamente maior de ramos terminais do que as plantas controle e este efeito foi observado em todas as seis espécies estudadas (ANOVA, $p \leq 0,007$ para todas as espécies; Figura 3). As árvores cortadas mensalmente também apresentaram uma tendência de ter maior número de ramificações finais do que árvores cortadas trimestralmente, porém esta tendência não foi significativa para nenhuma das espécies, excetuando-se *Cardiopetalum* (Figura 3).

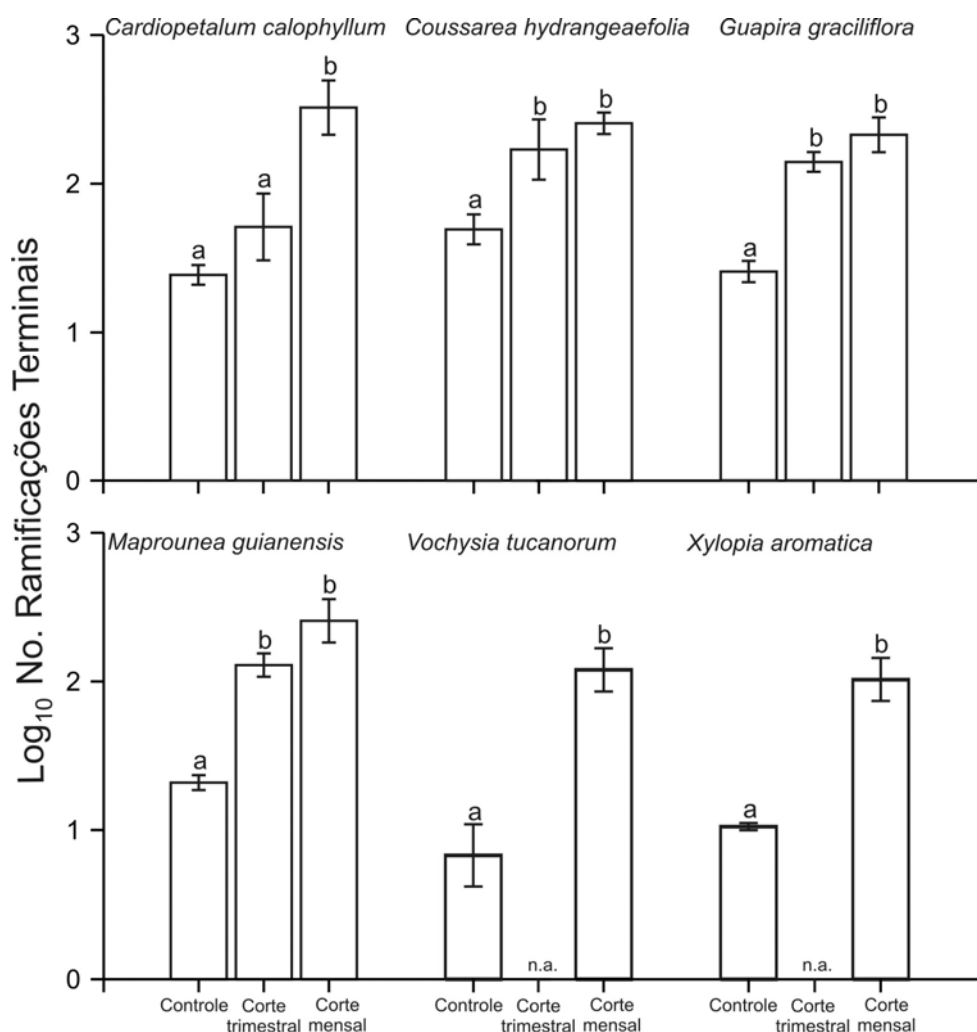


Figura 3. Número de ramificações terminais produzidas ao final de nove meses de estudo por cada uma das seis espécies nos três tratamentos de desfolha. As barras representam o logaritmo do número médio de ramificações finais produzidas pelas árvores, enquanto as linhas verticais representam o erro padrão. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre os tratamentos para cada espécie (Teste Tukey: $p < 0,05$).

O tratamento de desfolha também teve efeito sobre o investimento reprodutivo das plantas estudadas. Entretanto, o efeito variou em função do tempo decorrido após o início das desfolhas. No primeiro período, somente *Guapira* mostrou efeito do corte na presença de flor (Fisher's test: $p < 0,001$) enquanto as espécies restantes não apresentaram efeito significativo (Fisher's test: $p > 0,235$ para todas; Figura 4). Já no segundo período, o efeito do corte foi significativo para todas as espécies (Fisher's test: para todos $p < 0,001$; Figura 4). No primeiro período, as árvores do tratamento sem corte tiveram em média 65% de presença de flores contra 45,8 % de árvores que sofreram algum tipo de corte. Já no segundo período as árvores sem corte tiveram em média 76,6% de presença de flores contra 8,6% de árvores que foram cortadas.

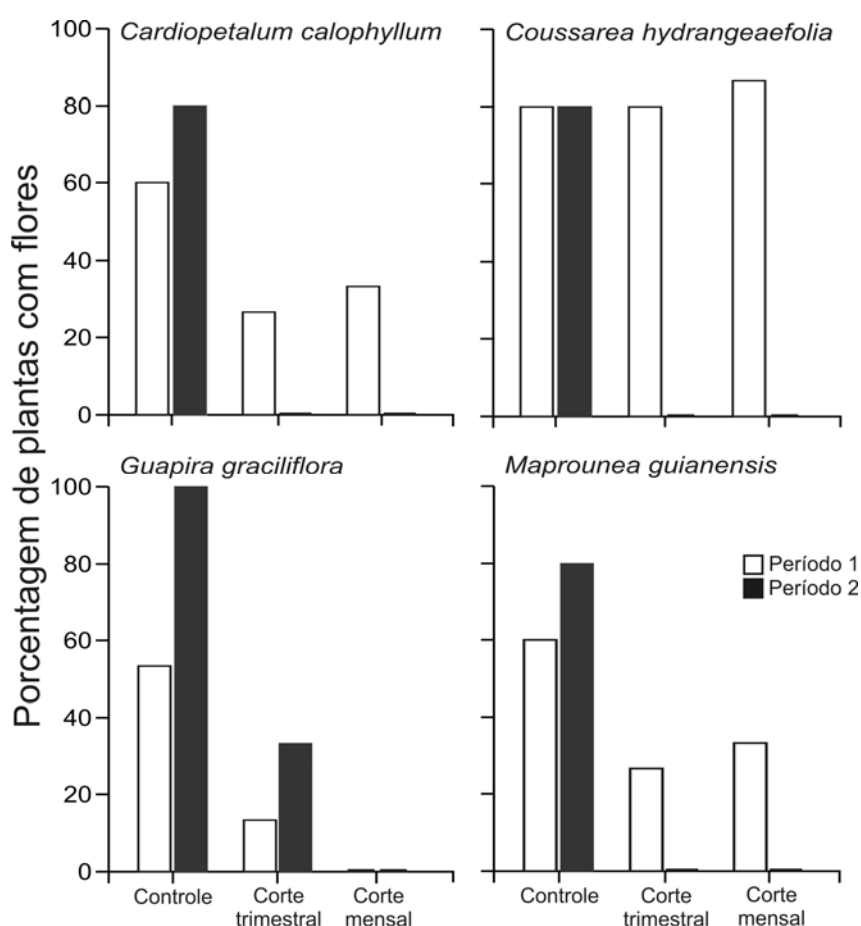


Figura 4. Diferenças na porcentagem de plantas com flores entre plantas sujeitas a diferentes níveis de desfolha durante o primeiro período reprodutivo (nove meses após o início da desfolha) e durante o segundo período reprodutivo (20 meses após o início da desfolha).

O tratamento de desfolha afetou o teor de N foliar em *Coussarea* e *Maprounea* (ANOVA: $F_{2,16}=7,73$; $p=0,005$ e $F_{2,12}=10,20$; $p=0,003$ respectivamente), mas não em *Cardiopetalum* e *Guapira* (ANOVA: $F_{2,6}=2,27$; $p=0,184$ e $F_{2,15}=2,42$; $p=0,123$ respectivamente) (Figura 6). Para *Coussarea* e *Maprounea* o teor de N foi menor nas plantas controle do que nas plantas sujeitas a desfolha mensal ou trimestral (Figura 5). Já em relação ao teor de P houve efeito significativo da desfolha apenas para *Cardiopetalum* e *Guapira* (ANOVA: $F_{2,5}=8,79$; $p=0,023$ e $F_{2,15}=4,81$; $p=0,024$ respectivamente). Para *Cardiopetalum* o teor de P foi maior nas plantas sujeitas a desfolha trimestral, enquanto que para *Guapira* o teor de P foi maior nas plantas desfolhadas mensalmente do que nas trimestralmente e controle (Figura 5).

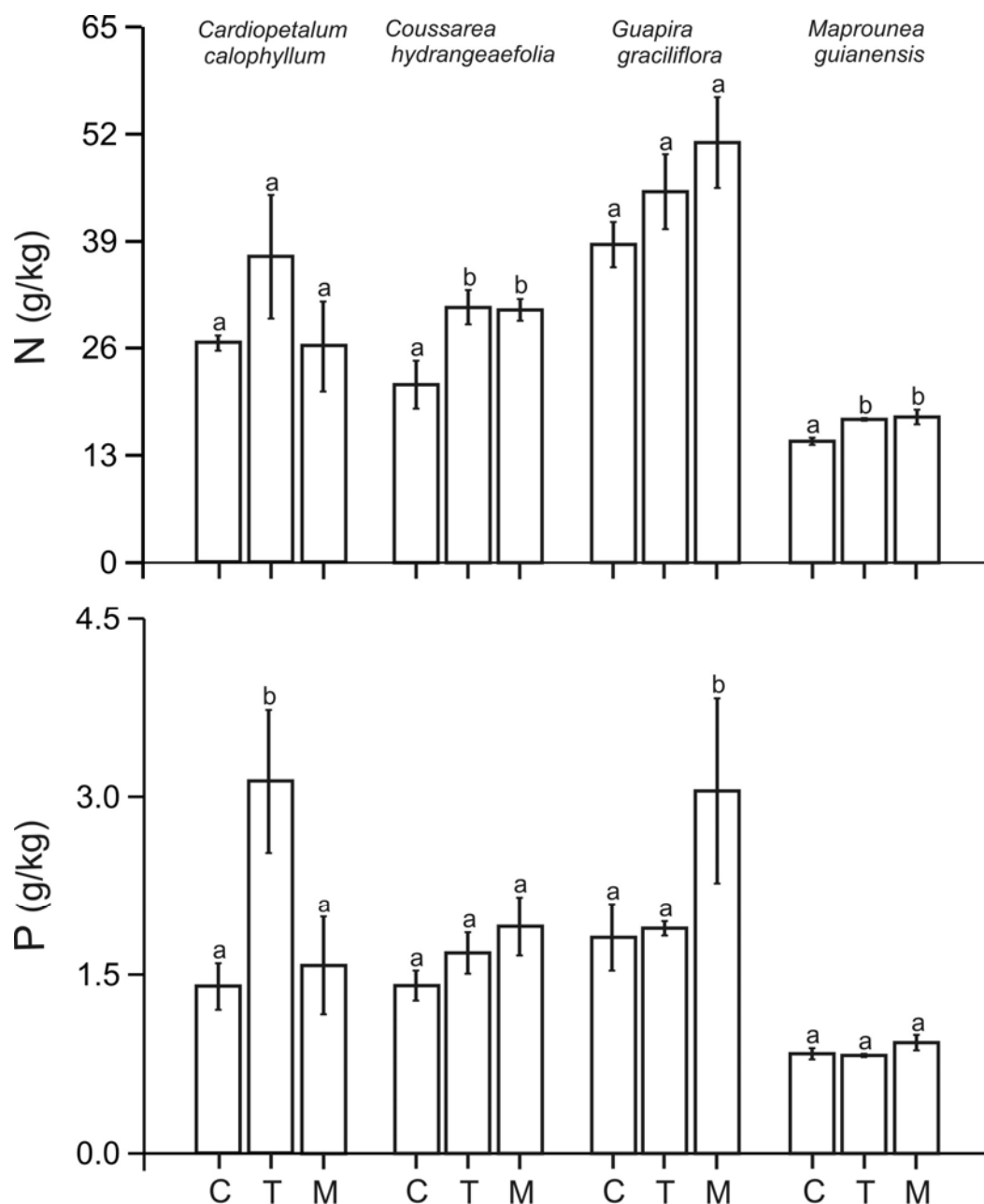


Figura 5. Teor de nitrogênio e fósforo em folhas de plantas de quatro espécies de árvores do Cerrado submetidas a diferentes níveis de desfolha. C = Controle, T = Corte trimestral e M = Corte Mensal. Os valores representam o teor médio ($\pm$ erro padrão) de nutrientes em folhas com aproximadamente 1 mês de idade, folhas estas coletadas 9 meses após o início do experimento. Letras diferentes sobre as barras significam diferenças significativas entre os tratamentos dentro de cada espécie (Teste Tukey: $p < 0,05$).

Discussão

Os resultados deste estudo indicam que para diversas espécies arbóreas do Cerrado o aumento na frequência de herbivoria tem efeito negativo na capacidade de tolerância, em componentes do sucesso reprodutivo (sobrevivência, investimento reprodutivo e crescimento) e em outras características da planta (como arquitetura e concentração de nutrientes foliares). Quando submetidas a baixas frequências de herbivoria, essas plantas são capazes de se manter vivas, crescer e investir em partes reprodutivas. Porém, quando submetidas à uma alta frequência de herbivoria, estas espécies não conseguem manter esses processos básicos e acabam morrendo rapidamente, o que é consistente com a hipótese de que a tolerância depende da frequência de herbivoria.

Para algumas espécies de árvores, a produção e manutenção de tecido fotossintético pela planta após o ataque de herbívoros parecem ser de grande prioridade, inclusive mais do que a reprodução (Pratt *et al.* 2005). Isso ocorre porque a herbivoria diminui a performance da planta, resultando na baixa sobrevivência dos indivíduos que não possuem reservas para repor a área fotossintetizante perdida (Hódar *et al.* 2008). Meus resultados mostraram que a mortalidade das plantas desfolhadas foi alta quando comparada com as árvores que não foram desfolhadas. Além disso, quando a frequência de desfolha foi baixa, as plantas ficaram por mais tempo com biomassa foliar presente, o que provavelmente resultou na menor taxa de mortalidade em relação àquela da herbivoria em alta frequência. De modo geral, as plantas são capazes de repor tecido foliar perdido realocando recursos (Pratt *et al.* 2005). O padrão de realocação de recursos é caracterizado principalmente pela alocação relativa de recursos armazenados, destinados ao crescimento e/ou aos órgãos reprodutivos em detrimento da produção de biomassa vegetal. O dano por herbívoros pode alterar a relação gasto/armazenamento,

modificando o padrão de alocação (Trumble *et al.* 1993, Stowe *et al.* 2000). Meus resultados são consistentes com essas informações. A herbivoria mais freqüente provavelmente comprometeu as reservas e a alocação de material fotossintetizado e, apesar das plantas do Cerrado possuírem adaptações à seca devido ao clima sazonalmente marcante desta região, a ausência de reserva de nutrientes combinada com a escassez de água resultou na alta taxa de mortalidade no período.

Muitos trabalhos anteriores que demonstram a capacidade da planta em realocar recursos para repor tecido foliar removido por herbívoros (Pratt *et al.* 2005) mostram também que esta realocação pode reduzir a reprodução da planta quando comparada com plantas não-danificadas (Stowe *et al.* 2000, Pratt *et al.* 2005, Goheen *et al.* 2007). As espécies de árvores estudadas parecem ter compensado a herbivoria produzindo novas folhas e ramos, mas isto aparentemente teve um custo para o investimento reprodutivo. Quando a freqüência de desfolha foi alta e por um período superior a 10 meses, as plantas não conseguiram acumular reservas fotossintetizadas de nutrientes e assim não puderam investir na produção de flores (Figuras 1, 2 e 5). Portanto, com uma alta freqüência de herbivoria, o número de plantas reprodutivamente ativas na população pode diminuir, assim como a eficiência dos indivíduos ainda reprodutivos, o que pode ter conseqüências marcantes em curto prazo como a redução no banco de sementes ou no recrutamento de plântulas na população.

A realocação de recursos pelas plantas também pode ser evidenciada pelo alto teor foliar de nutrientes que promovem o crescimento (N) ou que são fundamentais para a fotossíntese (P), da planta. A concentração de nitrogênio foliar em espécies herbáceas comumente aumenta em resposta à herbivoria, provavelmente como uma tentativa por parte das plantas desfolhadas em repor área fotossintética perdida (Koricheva 1999, Moser & Schütz 2006). Os resultados apresentados indicam que o mesmo é válido para

espécies arbóreas do Cerrado. Para duas das quatro espécies avaliadas houve um aumento significativo no teor de N com o aumento na frequência de desfolhas, enquanto para as outras duas espécies a mesma tendência foi observada embora para estas, as diferenças não tenham sido significativas. Já para o teor de P, os padrões foram mais complexos, talvez porque o solo do Cerrado possui concentrações de P muito baixas (Bustamante *et al.* 2006). O teor de P variou com a frequência de desfolha em *Cardiopetalum* e *Guapira*, porém para a primeira, os teores foram maiores nas plantas desfolhadas trimestralmente enquanto que, para a segunda, nas plantas desfolhadas mensalmente.

As folhas novas produzidas pelos meristemas não-apicais para se adaptarem à herbivoria utilizam o carboidrato armazenado no tronco e nos tecidos de reservas, ou ainda o material fotossintetizado pelas folhas mais velhas ainda vivas (Begon *et al.* 2006). Dessa forma, espera-se que plantas cortadas com muita frequência cresçam menos (ou não cresçam). Meus resultados mostram que plantas desfolhadas por longos períodos, independente da frequência em que foram desfolhadas, não apresentaram qualquer incremento em diâmetro (Tabela 2). Isso ocorreu provavelmente porque os cortes sucessivos levaram a uma reposição constante de folhas que deplecionaram as reservas da planta, somado ao fato da constante ausência de área fotossintética para gerar novos recursos para a planta. Além disso, outros trabalhos a nível populacional mostraram que o aumento na frequência de herbivoria causa decréscimo no tamanho e até mesmo regressão de estágio nas plantas atacadas (Doak 1992, Ehrlén 1995, Knight 2003). Isso ocorre porque as desfolhas repetidas induzem mudanças no metabolismo da planta (Karban & Baldwin 1997). Entretanto, mostro que nenhuma regressão de estágio nas plantas com baixa frequência de corte foi observada e somente uma espécie, *Xylopia*, apresentou decréscimo na circunferência do caule quando desfolhadas em alta

freqüência. Além do efeito da herbivoria, o fogo também possui efeitos a nível populacional, fazendo com que plantas regredam do estágio adulto para o juvenil (Hoffmann 1998). No Cerrado brasileiro, incêndios tipicamente ocorrem em intervalos de um a três anos (Furley 1999). Somado à intensa e freqüente atividade das saúvas, que são comuns em áreas antropizadas ou com pouca cobertura arbórea (Vasconcelos *et al.* 2006), essa combinação de fatores pode comprometer a permanência das espécies afetadas na comunidade.

A reposição da área foliar perdida com a herbivoria provavelmente resultou em mudanças na arquitetura das plantas (Karban & Strauss 1993, Danell *et al.* 1994, Kaplan *et al.* 2008). Geralmente, os herbívoros atacam no ápice das plantas (Pratt *et al.* 2005) devido a preferência por folhas jovens (Coley 1980, Aide 1991, 1993, Boege & Marquis 2005), o que normalmente resulta em perda do meristema apical e conseqüente término da dominância apical. As plantas então retomam a ramificação e a folhagem nos meristemas não-apicais (Pratt *et al.* 2005), podendo assim repor a área foliar perdida. Entretanto, além da quantidade de material removido pelos herbívoros, a freqüência de ataque desses herbívoros também poderia influenciar no crescimento e arquitetura das plantas atacadas (e.g., Güillet & Bergstrom 2006). De fato, a herbivoria freqüente resultou em alteração da arquitetura das plantas (Tabela 2, Figura 4). Alterações semelhantes no número de ramificações terminais que determinam o desenho arquitetural da planta foram observadas em outros trabalhos de herbivoria em árvores (Karban & Strauss 1993, Danell *et al.* 1994, Pratt *et al.* 2005, Guillet & Bergstrom 2006, Fornara & Du Toit 2007, Kaplan 2008). Ao mudar a arquitetura da árvore, o herbívoro pode causar efeitos indiretos tanto na planta cortada quanto nas plantas vizinhas, influenciando a competição inter e intra-específicas. A forma arquitetural das plantas, de modo geral, determina a competição por luz, além da atração de polinizadores,

dispersores e herbívoros (Stinson & Brown 1983, Pratt *et al.* 2005). Assim, um maior número de ramos pode significar um aumento no espaço disponível para outros visitantes (polinizadores e dispersores), mas também para potenciais herbívoros, o que poderia causar mais danos tanto na planta focal quanto nas plantas vizinhas. Entretanto, essa hipótese ainda precisa ser testada em estudos futuros.

Meus dados mostraram os efeitos negativos da herbivoria freqüente por formigas cortadeiras na sobrevivência, floração, crescimento, arquitetura e teor de nutrientes foliares em árvores do Cerrado. Inicialmente foi proposto que a tolerância das plantas dependia da intensidade dos ataques, já que Mauricio (2000) mostrou que a capacidade de tolerância das plantas é inversamente proporcional ao grau de dano sofrido. Aqui demonstro que a tolerância, em espécies arbóreas do Cerrado, diminui drasticamente ou até deixa de existir em função da alta freqüência de herbivoria. As árvores estudadas tiveram sua tolerância reduzida a zero quando submetidas a alta freqüência de herbivoria, dado que a habilidade das plantas em rebrotar ou reproduzir após sofrer a herbivoria foi seriamente comprometida. Esse efeito da alta freqüência ainda foi intensificado pelo período de seca do Cerrado, devido ao estresse hídrico e ao fato das formigas não interromperem as atividades de desfolha. Entretanto, quando a freqüência de herbivoria foi baixa, as plantas mostraram potencial para ser tolerantes aos herbívoros, já que resistiram muito tempo mantendo suas funções vitais e investimento reprodutivo, apesar de que em menor intensidade. Assim, embora o histórico evolutivo da herbivoria nas savanas Neotropicais como o Cerrado (onde herbívoros importantes como as saúvas só são muito abundantes em áreas antropizadas) seja bastante diferente daquele das savanas Paleotropicais (que sempre possuiu várias espécies de mamíferos herbívoros em alta abundância e várias espécies de plantas

tolerantes a herbivoria), espécies arbóreas do Cerrado são capazes de tolerar a herbivoria, desde que esta não ocorra em alta frequência.

Finalmente, a questão da herbivoria crônica tem sido muito debatida na literatura ecológica. Além da intensidade e da frequência, a herbivoria precisa causar mortalidade, ou regressão a estágios não reprodutivos da planta, para ser considerada crônica. Isso porque estes impactos afetariam significativamente a permanência da espécie na comunidade (Webster *et al.* 2005, Jenkins *et al.* 2007). Em savanas paleotropicals, um dos fatores bióticos que possui efeito regulador na comunidade de plantas é a ação de mamíferos herbívoros. Eles são em sua maioria generalistas (Dearing *et al.* 2000, Sorensen *et al.* 2005), forrageiam em plantas de grande porte (Bergman *et al.* 2001) e preferem folhas nos estágios maduros ao invés de jovens (Reichardt *et al.* 1984, Tahvanainen *et al.* 1985, Swihart & Bryant 2001). Estes herbívoros removem cerca de 60% do total de produção primária anual (McNaughton 1985). Devido aos períodos prolongados de atividade de desfolha e a intensidade com que removem as folhas, são considerados crônicos (Augustine & Frelich 1998, Mueller *et al.* 2005, Webster *et al.* 2005, Jenkins *et al.* 2007). Em contraste, em savanas Neotropicais não existem grandes mamíferos herbívoros (Webb 1978, Cristoffer & Peres 2003). Nestas savanas, as saúvas são os principais herbívoros, sendo generalistas e consumindo 15% da produção primária anual (Costa *et al.* 2008). Conforme mostrado aqui, ao cortar uma planta, as formigas não removem apenas as folhas, mas são também capazes de cortar ramos e até mesmo os meristemas, alterando a sobrevivência, o crescimento e padrões de investimento reprodutivo, arquitetura e alocação de nutrientes nos indivíduos atacados. Além disso, essas formigas são cada vez mais abundantes no Cerrado por serem beneficiadas por atividades antrópicas. Em função de todos esses fatores, sugiro que estas formigas possam ser consideradas herbívoros crônicos nas savanas Neotropicais.

CONCLUSÃO GERAL

Meus resultados mostraram que quando desfolhada pelas formigas a produção de folhas por árvores do Cerrado fica comprometida e por consequência a produção de flores e frutos também. O sucesso reprodutivo da planta é afetado pelo corte vegetativo. Porém a sincronia e a época de produção foram coincidentes durante os três anos do estudo. Meus dados revelaram ainda como a frequência de desfolhas, pelos insetos herbívoros, pode ter profundas consequências para a sobrevivência, crescimento do tronco, arquitetura produção de flores e o teor de nutrientes foliares das espécies arbóreas de savanas.

Estes resultados sugerem que as desfolhas pelas saúvas podem afetar a persistência do indivíduo e de seus descendentes, e assim suprimir as espécies arbóreas palatáveis às saúvas na comunidade, o que a longo prazo poderia causar mudanças na estrutura e dinâmica dos ecossistemas savânicos. Isso porque a mais dramática manifestação das saúvas no sucesso reprodutivo da planta foi a morte dos indivíduos. Generalizações sobre os efeitos dos insetos herbívoros nas plantas sejam difíceis já que a frequência de desfolha pode variar grandemente de herbívoro para herbívoro e de vegetação para vegetação. Meus resultados sugerem que o consumo de partes vegetativas das plantas pelas saúvas tem impactos não só para o indivíduo, mas também para a população e a comunidade de plantas. Estes efeitos sobre a comunidade podem ocorrer já que as saúvas: (1) cortam preferencialmente certas espécies de plantas, (2) cortam sucessivas vezes a mesma planta, (3) aumentam a mortalidade e reduzem o sucesso reprodutivo das plantas atacadas, (4) reduzem o crescimento do tronco, não permitindo assim que a planta tenha reservas de energia, fundamental para sua permanência e reprodução e, (5) modificam a arquitetura das plantas, deixando-as mais expostas aos herbívoros e influenciando na competição da mesma com as outras plantas

vizinhas. Por fim, devido a todos esses fatores as saúvas podem ser consideradas herbívoros crônicos das savanas Neotropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide T.M. (1991). Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia-superba*. *Oecologia*, 88, 511-514.
- Aide T.M. (1993). Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, 74, 455-466.
- Agrawal A.A. (2001). Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: An adaptive maternal effect? *American Naturalist*, 157, 555-569.
- Auerbach M.J. & Strong D.R. (1981). Nutritional ecology of *Heliconia* herbivores - experiments with plant fertilization and alternative hosts. *Ecological Monographs*, 51, 63-83.
- Augustine D.J. & Frelich L.E. (1998). Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conservation Biology*, 12, 995-1004.
- Augustine D.J. & McNaughton S.J. (1998). Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, 62, 1165-1183.
- Avila-Sakar G. & Stephenson A.G. (2006). Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: Whole plants. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 1021-1028.
- Batalha M.A. & Mantovani W. (2000). Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, 60, 129-145.
- Batalha M.A. & Martins F.R. (2004). Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany*, 52, 149-161.
- Bazzaz F.A., Chiariello N.R., Coley P.D. & Pitelka L.F. (1987). Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*, 37, 58-67.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4 th edition. Blackwell Publishing, Malden, MA, USA.
- Bergman C.M., Fryxell J.M., Gates C.C. & Fortin D. (2001). Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology*, 70, 289-300.
- Boege K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92, 1632-1640.

- Boege K. & Marquis R.J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 441-448.
- Bond W.J. & Loffell D. (2001). Introduction of giraffe changes acacia distribution in a South African savanna. *African Journal of Ecology*, 39, 286-294.
- Brando P.M. & Durigan G. (2004). Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). *Plant Ecology*, 175, 205–215.
- Buse A. & Good J.E.G. (1996). Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L) under simulated climate change. *Ecological Entomology*, 21, 335-343.
- Bustamante M.M.C., Medina E., Asner G.P., Nardoto G.B. & Garcia-Montiel D.C. (2006). Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry*, 79, 209-237.
- Butterfield J., Telfer G., Fielding C. & Coulson J.C. (1999). The diapause syndrome in the seed-eating caterpillar of *Coleophora alticolella*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 92, 321-330.
- Castro A.A.J.F., Martins F.R., Tomashiro J.Y. & Shepherd G.J. (1999). How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86, 192–224.
- Cianciaruso M.V., Batalha M.A. & Silva I. A. (2005) Seasonal variation of a hyperseasonal cerrado in Emas National Park, central Brazil. *Flora*, 200, 345–353.
- Coley P.D. (1980). Effects of leaf age and plant life-history patterns on herbivory. *Nature*, 284, 545-546.
- Coley P.D., Bryant J.P. & Chapin F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895-899.
- Costa A.A. & Araújo G.M. (2001). Comparação da vegetação arbórea de cerradão e cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, 15, 63-72.
- Costa A.N. (2004). Seleção de plantas e padrão de forrageio da saúva *Atta laevigata* (Hymenoptera; Formicidae) em uma área de cerrado na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. In: *Instituto de Biologia*. Universidade Federal de Uberlândia Uberlândia, MG, p. 30.
- Costa A.N., Vasconcelos H.L., Vieira-Neto E.H.M. & Bruna E.M. (2008). Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science*, 19, 849-854.

- Crawley M.J. & Nachapong M. (1985). The establishment of seedlings from primary and regrowth seeds of ragwort (*Senecio-jacobaea*). *Journal of Ecology*, 73, 255-261.
- Cristoffer C. & Peres C.A. (2003). Elephants versus butterflies: the ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *Journal of Biogeography*, 30, 1357-1380.
- Danell K., Bergstrom R. & Iedenius L. (1994). Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody-plants. *Journal of Mammalogy*, 75, 833-844.
- Davidson D.W. (1993). The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 68, 23-35.
- Dearing M.D., Mangione A.M. & Karasov W.H. (2000). Diet breadth of mammalian herbivores: nutrient versus detoxification constraints. *Oecologia*, 123, 397-405.
- Doak D.F. (1992). Lifetime impacts of herbivory for a perennial plant. *Ecology*, 73, 2086-2099.
- Ehrlén J. (1995). Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. 2. Herbivory and population-dynamics. *Journal of Ecology*, 83, 297-308.
- Eiten G. (1972). The cerrado vegetation of Central Brazil. *Botanical Review*, 38, 201-341.
- Embrapa. (1982). *Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras do Triângulo Mineiro*. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos, Rio de Janeiro, BR.
- Embrapa. (1997). *Manual de métodos de análise do solo*. 2 nd edition. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Centro Nacional de Pesquisas do Solo, Rio de Janeiro, Brasil.
- Espinosa E.G. & Fornoni J. (2006). Host tolerance does not impose selection on natural enemies. *New Phytologist*, 170, 609-614.
- Fay P.A. & Throop H.L. (2005). Branching responses in *Silphium integrifolium* (Asteraceae) following mechanical or gall damage to apical meristems and neighbor removal. *American Journal of Botany*, 92, 954-959.
- Fornara D.A. & Du Toit J.T. (2007). Browsing lawns? Responses of *Acacia nigrescens* to ungulate browsing in an African savanna. *Ecology*, 88, 200-209.
- Fournier L.A. (1974). Quantitative method for measuring phenological characteristics of trees. *Turrialba*, 24, 422-423.

- Frankie G.W., Baker H.G. & Opler P.A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa-Rica. *Journal of Ecology*, 62, 881-919.
- Furley P.A. (1999). The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 223-241.
- Gassmann A.J. (2004). Effect of photosynthetic efficiency and water availability on tolerance of leaf removal in *Amaranthus hybridus*. *Journal of Ecology*, 92, 882-892.
- Goheen J.R., Young T.P., Keesing F. & Palmer T.M. (2007). Consequences of herbivory by native ungulates for the reproduction of a savanna tree. *Journal of Ecology*, 95, 129-138.
- Güillet C. & Bergstrom R. (2006). Compensatory growth of fast-growing willow (*Salix*) coppice in response to simulated large herbivore browsing. *Oikos*, 113, 33-42.
- Herz H., Beyschlag W. & Holldobler B. (2007). Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica*, 39, 482-488.
- Hickman K.R. & Hartnett D.C. (2002). Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 159, 23-33.
- Hobbie S.E. (1992). Effects of plant-species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 336-339.
- Hobbs N.T. (1996). Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 60, 695-713.
- Hódar J.A., Zamora R., Castro J., Gomez J. M. & Garcia D. (2008). Biomass allocation and growth responses of Scots pine saplings to simulated herbivory depend on plant age and light availability. *Plant Ecology*, 197, 229-238.
- Hoffmann W.A. (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35, 422-433.
- Hölldobler B. & Wilson E.O. (1990). *The ants*. Belknap Press, Cambridge, MA, USA.
- Hooper D.U. & Vitousek P.M. (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68, 121-149.

- Huhta A.P., Lennartsson T., Tuomi J., Rautio P. & Laine K. (2000). Tolerance of *Gentianella campestris* in relation to damage intensity: an interplay between apical dominance and herbivory. *Evolutionary Ecology*, 14, 373-392.
- Huhta A.P., Hellstrom K., Rautio P. & Tuomi J. (2003). Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology*, 166, 49-61.
- Irwin D.L. & Aarssen L.W. (1996). Effects of nutrient level on cost and benefit of apical dominance in *Epilobium ciliatum*. *American Midland Naturalist*, 136, 14-28.
- Jenkins M.A., Webster C.R. & Rock J.H. (2007). Effects of chronic herbivory and historic land use on population structure of a forest perennial, *Trillium catesbaei*. *Applied Vegetation Science*, 10, 441-450.
- Kaplan I., Halitschke R., Kessler A., Sardanelli S. & Denno R.F. (2008). Effects of Plant Vascular Architecture on Aboveground-Belowground-Induced Responses to Foliar and Root Herbivores on *Nicotiana tabacum*. *Journal of Chemical Ecology*, 34, 1349-1359.
- Karban R. & Baldwin I.T. (1997). *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Karban R. & Strauss S.Y. (1993). Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron-glaucus*. *Ecology*, 74, 39-46.
- Klink C.A. (1994). Effects of clipping on size and tillering of native and African grasses of the Brazilian savannas (the Cerrado). *Oikos*, 70, 365-376.
- Knight T.M. (2003). Effects of herbivory and its timing across populations of *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 90, 1207-1214.
- Koricheva J. (1999). Interpreting phenotypic variation in plant allelochemistry: problems with the use of concentrations. *Oecologia*, 119, 467-473.
- Lau J.A., McCall A.C., Davies K.F., McKay J.K. & Wright J.W. (2008). Herbivores and edaphic factors constrain the realized niche of a native plant. *Ecology*, 89, 754-762.
- Lavola A., Julkunen-Tiitto R., Roininen H. & Aphalo P. (1998). Host-plant preference of an insect herbivore mediated by UV-B and CO₂ in relation to plant secondary metabolites. *Biochemical Systematics and Ecology*, 26, 1-12.
- Laws R.M. (1970). Elephants as agents of habitat and landscape change in East-Africa. *Oikos*, 21, 1-&.

- Lennartsson T., Tuomi J. & Nilsson P. (1997). Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *American Naturalist*, 149, 1147-1155.
- Lorenzi H. (2002). *Árvores Brasileiras: Manual de Identificacao e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. 2 nd edition. Plantarum, Nova Odessa, SP, Brazil.
- Louda S.M. (1984). Herbivore effect on stature, fruiting, and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology*, 65, 1379-1386.
- Mantovani W. & Martins F.R. (1988). Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 11, 101-112.
- Marquis R.J., Diniz I.R. & Morais H.C. (2001). Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 127-148.
- Marquis R.J., Morais H.C. & Diniz I.R. (2002). Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? In: *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds. Oliveira PS & Marquis RJ). Columbia University Press New York, NY, US.
- Marinho-Filho J., Rodrigues F.H.G. & Juarez K.M. (2002). The cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In: *The cerrados of Brazil; ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds. Oliveira PS & Marquis RJ). Columbia University Press New York, NY, US, pp. 266-284.
- Maron J.L. (1997). Interspecific competition and insect herbivory reduce bush lupine (*Lupinus arboreus*) seedling survival. *Oecologia*, 110, 284-290.
- Maschinski J. & Whitham T.G. (1989). The continuum of plant-responses to herbivory - the influence of plant-association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, 134, 1-19.
- Mauricio R. (2000). Natural selection and the joint evolution of tolerance and resistance as plant defenses. *Evolutionary Ecology*, 14, 491-507.
- McNaughton S.J. (1983). Compensatory plant-growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40, 329-336.
- McNaughton S.J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem - the Serengeti. *Ecological Monographs*, 55, 259-294.
- Melillo J.M., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Moore B., Vorosmarty C.J. & Schloss A.L. (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234-240.

- Meyer G.A. (1998). Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of Goldenrod. *Functional Ecology*, 12, 270-279.
- Moser B. & Schutz M. (2006). Tolerance of understory plants subject to herbivory by roe deer. *Oikos*, 114, 311-321.
- Mueller R.C., Wade B.D., Gehring C.A. & Whitham T.G. (2005). Chronic herbivory negatively impacts cone and seed production, seed quality and seedling growth of susceptible pinyon pines. *Oecologia*, 143, 558-565.
- Mundim F.M., Costa A.N. & Vasconcelos H.L. (2009). Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 130, 47-54.
- Mutikainen P. & Delph L.F. (1996). Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos*, 75, 353-358.
- Mutikainen P. & Walls M. (1995). Growth, reproduction and defense in nettles - responses to herbivory modified by competition and fertilization. *Oecologia*, 104, 487-495.
- Oliveira P.E. (1998). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. In: *Cerrado: Ambiente e Flora* (eds. Sano SM & Almeida SP). Empresa Brasileira de Pesquisa, Brasília, pp. 169-192.
- Oliveira P.S. & Marquis R.J. (2002). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Oliveira-Filho A.T. & Ratter J.T. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds. Oliveira PS & Marquis RJ). Columbia University Press New York, NY, USA, pp. 91-120.
- Parra-Tabla V., Rico-Gray V. & Carbajal M. (2004). Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Plant Ecology*, 173, 153-160.
- Pratt P.D., Rayamajhi M.B., Van T.K., Center T.D. & Tipping P.W. (2005). Herbivory alters resource allocation and compensation in the invasive tree *Melaleuca quinquenervia*. *Ecological Entomology*, 30, 316-326.
- Putman R.J. (1996). Ungulates in temperate forest ecosystems: Perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology and Management*, 88, 205-214.
- Quesada M., Bollman K. & Stephenson A.G. (1995). Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology*, 76, 437-443.

Ratter J.A., Ribeiro J.F. & Bridgewater S. (1997). The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80, 223-230.

Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C. & Bowman W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955-1969.

Reichardt P.B., Bryant J.P., Clausen T.P. & Wieland G.D. (1984). Defense of winter-dormant Alaska paper birch against snowshoe hares. *Oecologia*, 65, 58-69.

Ribeiro L.F. & Tabarelli M. (2002). A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 775-794.

Rockwood L.L. (1973). The Effect of Defoliation on Seed Production of Six Costa Rican Tree Species. *Ecology*, 54, 1363-1369.

Rockwood L.L. (1975). The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica*, 07, 176-193.

Ruohomaki K., Haukioja E., Repka S. & Lehtila K. (1997). Leaf value: Effects of damage to individual leaves on growth and reproduction of mountain birch shoots. *Ecology*, 78, 2105-2117.

Schadler M., Alphei J., Scheu S., Brandl R. & Auge H. (2004). Resource dynamics in an early-successional plant community are influenced by insect exclusion. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 1817-1826.

Schaik C.P.V., Terborgh J.W. & Wright S.J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353-377.

Schowalter T.D. (1994). Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Biotropica*, 26, 312-319.

Silva J.M.C. & Bates J.M. (2002). Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *Bioscience*, 52, 225-233.

Simms E.L. & Rausher M.D. (1987). Costs and benefits of plant-resistance to herbivory. *American Naturalist*, 130, 570-581.

Simms E.L. & Triplett J. (1994). Costs and benefits of plant-responses to disease - resistance and tolerance. *Evolution*, 48, 1973-1985.

Sorensen J.S., McLister J.D. & Dearing M.D. (2005). Plant secondary metabolites compromise the energy budgets of specialist and generalist mammalian herbivores. *Ecology*, 86, 125-139.

- Stinson C.S.A. & Brown V.K. (1983). Seasonal-changes in the architecture of natural plant-communities and its relevance to insect herbivores. *Oecologia*, 56, 67-69.
- Stowe K.A., Marquis R.J., Hochwender C.G. & Simms E.L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 565-595.
- Strauss S.Y. (1997). Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*, 78, 1640-1645.
- Strauss S.Y. & Agrawal A.A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 179-185.
- Swihart R.K. & Bryant J.P. (2001). Importance of biogeography and ontogeny of woody plants in winter herbivory by mammals. *Journal of Mammalogy*, 82, 1-21.
- Tahvanainen J., Helle E., Julkuentiitto R. & Lavola A. (1985). Phenolic-compounds of willow bark as deterrents against feeding by mountain hare. *Oecologia*, 65, 319-323.
- Terborgh J., Lopez L., Nunez P., Rao M., Shahabuddin G., Orihuela G., Riveros M., Ascanio R., Adler G.H., Lambert T.D. & Balbas L. (2001). Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294, 1923-1926.
- Tikkanen O.P. & Julkunen-Tiitto R. (2003). Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia*, 136, 244-251.
- Trumble J.T., Kolodnyhirsch D.M. & Ting I.P. (1993). Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology*, 38, 93-119.
- Van Der Meijden E., Wijn M. & Verkaar H.J. (1988). Defense and regrowth alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, 51, 355-363.
- Van Der Putten W.H. (2003). Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. *Ecology*, 84, 2269-2280.
- Vasconcelos H. L. (1997). Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant: responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia*, 112, 370-378.
- Vasconcelos H. L. & Cherrett J.M. (1997). Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: Effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 357-370.
- Vasconcelos H.L. & Fowler H.G. (1990). Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. In: *Applied Myrmecology: a World Perspective* (eds. Meer R.K.V., Jaffe K & Cedeno A). Westview Press Boulder, CO, USA, pp. 410-419.

- Vasconcelos H.L., Vieira-Neto E.H.M., Mundim F.M. & Bruna E.M. (2006). Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in neotropical savannas. *Biotropica*, 38, 661-665.
- Wardle D.A., Bonner K.I. & Barker G.M. (2000). Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, 89, 11-23.
- Webb S.D. (1978). History of savanna vertebrates in new world .2. South-America and great interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 393-426.
- Webster C.R., Jenkins M.A. & Rock J.H. (2005). Long-term response of spring flora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park, USA. *Biological Conservation*, 125, 297-307.
- Werner P.A., Walker B.H. & Stott P.A. (1991). Introduction: savanna ecology and management. *Journal of Biogeography*, 17, 343-345.
- Wirth R., Beyschlag W., Ryel R.J. & Hölldobler B. (1997). Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 741-757.
- Wolda H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47, 369-381.
- Wright S.J. (1991). Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology*, 72, 1643-1657.
- Zar J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, US.