

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

**Padrões de forrageamento e biomassa vegetal
consumida por *Atta laevigata* (Hymenoptera:
Formicidae) em uma área do Cerrado Brasileiro**

Alan Nilo da Costa

2007

Alan Nilo da Costa

Padrões de forrageamento e biomassa vegetal consumida por *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em uma área do Cerrado Brasileiro

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 - 2007

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

C837p Costa, Alan Nilo da, 1979-

Padrões de forrageamento e biomassa vegetal consumida por *Atta laevigata* (Hymenoptera : Formicidae) em uma área do cerrado brasileiro / Alan Nilo da Costa. - 2007.

56 f. : il.

Orientador: Heraldo Luis Vasconcelos

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Inseto - Teses. 2. Interação inseto-planta - Teses. I. Vasconcelos, Heraldo Luis. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 595.7

Alan Nilo da Costa

Padrões de forrageamento e biomassa vegetal consumida por *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em uma área do Cerrado Brasileiro

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 2007

Prof. Dr. Emílio Miguel Bruna
University of Florida - UF

Prof. Dra. Terezinha Maria Castro Della Lucia
Universidade Federal de Viçosa - UFV

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

UBERLÂNDIA
Fevereiro - 2007

*Dedicado a Melissa e Alyssa
pela paciência e carinho.*

Agradecimentos

Agradeço...

Ao meu amigo e orientador Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos pelo apoio, enorme paciência e inestimável ajuda na realização deste projeto.

Ao Professor Dr. Emilio Miguel Bruna e ao Biólogo Ernane Henrique Monteiro Vieira-Neto pela ajuda na análise dos dados e redação dos textos.

Aos amigos Ernane, Fabiane, Bruna, Alana, Estefane, Renata, Cauê, Frederico, Melissa e Marco Aurélio pela ajuda nos trabalhos de campo.

Aos botânicos Dr. Glein Monteiro Araújo, Dr. Ivan Schiavini, Dr. Jimi Naoki Nakajima, Polyanna Duarte e Eric Koiti Okiyama Hattori pela ajuda na identificação do material botânico.

Ao National Search Foundation (NSF), a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto e concessão de bolsas de pesquisa.

A Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e a Universidade da Florida (UF) pelo fornecimento de equipamentos e pessoal.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	iii
ABSTRACT.....	iv
INTRODUÇÃO	01
CAPÍTULO 1: Padrões de forrageamento da saúva <i>Atta laevigata</i> em uma área do Cerrado Brasileiro.....	03
Introdução	04
Material e Métodos	06
Área de estudo	06
Determinação das plantas atacadas.....	08
Comparação entre os recursos disponíveis e os utilizados	10
Análise dos dados	10
Resultados.....	12
Diversidade de plantas atacadas.....	12
Nível de desfolha e tipo de material cortado.....	15
Exploração do território de forrageio	17
Seleção das plantas atacadas	19
Discussão	21
Dieta generalista.....	21
Seleção das plantas atacadas	23
Padrão de desfolha	25
Exploração do território de forrageio	26
Efeito da herbivoria por saúvas na vegetação	27
CAPÍTULO 2: Estimativa da biomassa vegetal consumida pelas saúvas (<i>Atta</i> spp.) em uma área do Cerrado Brasileiro	29
Introdução	30
Material e Métodos	31
Local de estudo	31
Biomassa vegetal consumida pelas formigas	32
Produção de biomassa vegetal	33
Resultados.....	34
Discussão	37

CONCLUSÕES GERAIS.....	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42
ANEXOS	49
Anexo 1: Plantas exploradas por <i>Atta laevigata</i> no Cerrado	50
Anexo 2: Mapa das plantas atacadas pela colônia A de <i>Atta laevigata</i>	53
Anexo 3: Mapa das plantas atacadas pela colônia B de <i>Atta laevigata</i>	54
Anexo 4: Mapa das plantas atacadas pela colônia C de <i>Atta laevigata</i>	55
Anexo 5: Mapa das plantas atacadas pela colônia D de <i>Atta laevigata</i>	56

RESUMO

Costa, Alan N. 2007. Padrões de forrageamento e biomassa vegetal consumida por *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em uma área do Cerrado Brasileiro. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 56p.

As formigas cortadeiras de folhas do gênero *Atta* (Formicidae: Attini) são consideradas herbívoros altamente generalistas, sendo frequentemente referidas como os herbívoros prevalentes na região neotropical. Contudo, a maioria dos estudos com as formigas cortadeiras foram realizados nas florestas tropicais. No Cerrado existe somente limitado conhecimento sobre os padrões de forrageio destas formigas. Neste estudo determinei a diversidade de plantas atacadas por *Atta laevigata*, os padrões de seleção das plantas atacadas, além do total de biomassa vegetal consumida por colônias de *Atta* spp. As colônias de *A. laevigata* apresentaram um comportamento generalista, atacando 102 espécies de plantas, utilizando entre 73 – 89% das espécies de plantas disponíveis na área de forrageamento. Houve clara distinção entre a composição de espécies de plantas atacadas e a composição de espécies disponíveis na comunidade de plantas no entorno dos ninhos. Eu estimei que as saúvas consomem 17,7% das folhas produzidas por árvores, arbustos e cipós no cerrado. Isto é aproximadamente de duas a três vezes maior do que o dano causado por todos os outros insetos herbívoros combinados no Cerrado. Ademais, esta estimativa de herbivoria por saúvas é mais alta do que aquelas calculadas para florestas tropicais (variando entre 1,6 – 17%). Em função da sua seletividade, da freqüente desfolha total das plantas atacadas e da exploração heterogênea da área ao redor dos ninhos, as saúvas provavelmente têm forte influência na vegetação do Cerrado. Isto é particularmente verdade para as áreas altamente fragmentadas e perturbadas, onde as populações de saúvas são muito elevadas.

Palavras-chave: saúva; seleção; herbivoria; interação inseto-planta; savana

ABSTRACT

Costa, Alan N. 2007. Foraging patterns and plant biomass consumed by *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) in area of Brazilian Cerrado. Master's Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG, Brazil. 56p.

Leaf-cutting ants of the genus *Atta* (Formicidae: Attini) are considered highly generalist herbivores, and they have been frequently referred to as the most prevalent herbivores in the Neotropics. However, most studies on leaf-cutter ants were conducted in lowland tropical rain forests. There is only limited knowledge of the foraging patterns of these ants in Brazilian Cerrado. In this study I determined the diversity of attacked plants by *Atta laevigata*, patterns of plant selection, and the amount of plant biomass consumed. *A. laevigata* colonies had a generalist behavioral, attacking 102 plant species. This represented 73 – 89% of the available plant species. There was a clear distinction between the species composition of attacked plants by colonies and the species composition of the plant community surrounding the nests. I estimate that leaf-cutter ants harvest 17.7% of the leaves produced by cerrado trees, shrubs and vines. This is approximately 2-3 fold more damage than is caused by all other insect herbivores combined. Furthermore, these estimates of herbivory by leaf-cutters are higher than those calculated for tropical rain forests (range = 1.6-17%). Given their selectivity, the frequent defoliation of attacked plants, and the heterogeneous exploration of the area surrounding their nests, leaf-cutting ants probably have a strong influence on the Cerrado vegetation. This could be especially true for highly fragmented and disturbed sites, where *Atta* populations are greatly elevated.

Key-words: leaf-cutting ant; plant selection; herbivory; insect-plant interaction; savanna

INTRODUÇÃO GERAL

O Bioma Cerrado se distribui por cerca de 2 milhões km² pela América do Sul, cobrindo aproximadamente 22% do território brasileiro e pequenas áreas na Bolívia e Paraguai. A paisagem do Cerrado é tipicamente savânica, com uma estrutura altamente variável caracterizada pela mistura de plantas de um estrato lenhoso, incluindo árvores e arbustos, com plantas de um estrato rasteiro, composto por subarbustos e herbáceas (OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002). A longa estação seca, a freqüente ocorrência de fogo e os solos com baixa concentração de nutrientes são indicados como os principais fatores de estresse para as plantas no Cerrado, existindo pouco conhecimento sobre a influência de fatores bióticos como a herbivoria sobre a vegetação (MARQUIS *et al.*, 2002).

Os insetos herbívoros são importantes na dinâmica dos ecossistemas savânicos (ANDERSEN & LONDSALE, 1990). Contudo, estudos sobre a herbivoria por insetos no Cerrado são escassos, e muitos têm focado apenas os padrões de especificidade entre inseto e planta (revisado em MARQUIS *et al.*, 2002). Portanto, se desconhece qual a extensão da influência dos herbívoros sobre o crescimento e reprodução da plantas no Cerrado, tanto seu efeito solitário quanto em conjunto com fatores abióticos como fogo, concentração de nutrientes no solo ou disponibilidade de água.

Com a baixa densidade de mamíferos de grande porte, os insetos possivelmente são os herbívoros primários no Cerrado (MARQUIS *et al.*, 2002). Sugere-se que as formigas cortadeiras de folhas do gênero *Atta* (saúvas) seriam os principais insetos herbívoros, devido a sua alta densidade de colônias e elevada quantidade de material vegetal coletado anualmente (BUCHER, 1982; COUTINHO, 1984). No estado crítico de conservação em que se encontra o Cerrado Brasileiro atualmente, com a maior parte de área modificada para agropecuária e o restante amplamente fragmentado (MYERS *et al.*, 2000), as populações de *Atta* podem ser

substancialmente elevadas nas áreas fragmentadas e perturbadas (SCHOEREDER & COUTINHO, 1990; VASCONCELOS *et al.*, 2006). Com isto, os efeitos sobre a vegetação da intensa herbivoria pelas saúvas são provavelmente exacerbados, potencialmente interagindo com o fogo, a precipitação e propriedades do solo na determinação e dinâmica da vegetação nos fragmentos de cerrado. Contudo, inúmeros estudos ainda são necessários para esclarecer o papel desempenhado pelas saúvas na dinâmica da vegetação, sendo os resultados importantes para o estabelecimento de estratégias de conservação eficientes do Cerrado.

O presente trabalho aborda padrões gerais da atividade de forrageio das saúvas no Cerrado, sendo dividido em dois capítulos. O primeiro capítulo apresenta dados da diversidade de plantas exploradas por colônias de *Atta laevigata* Fr. Smith, além de discutir como as colônias exploram seu território de forrageio e selecionam as plantas atacadas em uma área de cerrado. No segundo capítulo são apresentados dados da biomassa vegetal consumida pelas saúvas e a primeira estimativa da parcela da produção de folhas que é consumida pelas saúvas no Cerrado.

CAPÍTULO 1

Padrões de forrageamento da saúva *Atta laevigata* em uma área do Cerrado Brasileiro

Introdução

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* (saúvas) são consideradas herbívoros altamente generalistas, atacando uma grande variedade de espécies de plantas de diversas famílias (CHERRETT, 1989). Consumindo mais vegetação que qualquer outro grupo de herbívoros de diversidade semelhante, as saúvas são também consideradas os herbívoros dominantes nas florestas tropicais (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Estudos em florestas tropicais sugerem que esta herbivoria pode ter profundos efeitos sobre a vegetação, podendo afetar a composição e diversidade das espécies de plantas na comunidade (VASCONCELOS & CHERRETT, 1998; RAO, 2001; TERBORGH *et al*, 2006).

Apesar do reconhecido papel ecológico de “herbívoros generalistas” (ROCKWOOD, 1977), existe uma seleção ativa das plantas atacadas, com as colônias de saúvas concentrando seus esforços de coleta sobre apenas parte dos recursos disponíveis (CHERRETT, 1968; ROCKWOOD, 1976 e 1977; PINTERA, 1983; SHEPHERD, 1985; ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; VASCONCELOS, 1997). As características das folhas são importantes determinantes de sua palatabilidade para as saúvas e/ou seu fungo simbionte. A concentração de compostos secundários são os principais fatores químicos para a palatabilidade das folhas (LITTLEDYKE & CHERRETT, 1978; MUDD *et al.*, 1978; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL & HOWARD, 1984; HOWARD, 1987 e 1988; NICHOLS-ORIAN, 1991). Os compostos secundários podem ter ação tóxica (HUBBELL & WIEMER, 1983) ou de redução de digestibilidade (NICHOLS-ORIAN, 1991). A concentração de nutrientes parece ter papel secundário na palatabilidade das folhas (HOWARD, 1987 e 1988), sendo muito importante nas plantas com baixa concentração de compostos secundários, como em plantas cultivadas (BERISH, 1986). Além disso, algumas características físicas das folhas podem agir

como defesas mecânicas dificultando o corte, como a dureza (CHERRETT, 1972; WALLER, 1982; NICHOLS-ORIAN & SCHULTZ, 1989; ROCE & HÖLLDOBLER, 1994), presença de tricomas (HOWARD, 1988) ou látex (STRADLING, 1978), afetando a palatabilidade das folhas.

As diferenças em palatabilidade discriminadas pelas saúvas não ocorre somente entre espécies de plantas, mas também entre indivíduos dentro de uma espécie e igualmente entre folhas de diferentes partes de uma mesma planta (FOWLER & STILES, 1980; HUBBELL & WIEMER, 1983; HOWARD, 1990). Assim, a vegetação do ponto de vista das saúvas, tanto ao nível do indivíduo quanto de toda a comunidade de plantas constitui-se em um mosaico de manchas de recursos palatáveis, que tende a variar em quantidade e qualidade ao longo do tempo (FOWLER & STILES, 1980). Essa variação espacial e temporal dos recursos explica em parte a constante mudança nos indivíduos e nas espécies de plantas atacada pelas saúvas ao longo do ano (SHEPHERD, 1985).

Apesar do fato de as saúvas poderem ser encontradas em grande densidade no Cerrado (SCHOEREDER & COUTINHO, 1990) há pouco conhecimento sobre a diversidade de plantas atacadas pelas saúvas. Aparentemente colônias de *Atta laevigata* (F. Smith) e *Atta sexdens rubropilosa* Forel apresentam grande sobreposição de suas dietas, atacando apenas uma pequena diversidade de plantas no cerrado, entre 14 a 20 espécies (SCHOEREDER & COUTINHO, 1991). Diferente da vegetação dominada por grandes árvores formando um dossel quase contínuo das florestas tropicais, a vegetação do Cerrado em sua maior extensão é formada principalmente de arbustos e árvores esparsas (OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002). Em geral, as plantas do Cerrado parecem apresentar folhas mais duras, com maior concentração de compostos secundários e com menor disponibilidade de nutrientes e água, do que as plantas típicas das florestas tropicais (MARQUIS *et al.*, 2002). Além disto, a produção

de folhas é fortemente sazonal no Cerrado, com a maior parte das plantas sendo decíduas (EITEN, 1972) e emitindo folhas jovens em apenas parte do ano.

Dada as características particulares apresentadas pela vegetação do Cerrado, quais os padrões gerais de forrageio das saúvas? Esses padrões diferem daqueles apresentados em florestas tropicais? Para responder a estas perguntas determinei: 1) as espécies de plantas atacadas por colônias de *A. laevigata* em uma área de cerrado *sensu stricto*; 2) a distribuição espacial das plantas atacadas por cada uma das colônias; 3) se existe seleção das espécies de plantas atacadas.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Estação Ecológica do Panga (EEP), sendo esta uma reserva de 404 ha de Cerrado localizada a 30 km ao sul de Uberlândia, Minas Gerais (Figura 1). O clima da região é caracterizado por duas estações bem definidas. A estação seca que se estende de maio a setembro, enquanto a estação úmida vai de outubro a abril. A precipitação anual é de 1500 mm e a temperatura média é de 23° C (Dados da Estação Climatológica da Universidade Federal de Uberlândia de 2001 – 2006).

A vegetação da EEP consiste em um típico mosaico de fisionomias de Cerrado, variando de campos abertos a florestas fechadas (SCHIAVINI & ARAUJO 1989; Figura 1). As colônias da saúva *A. laevigata* acompanhadas neste estudo localizavam-se no interior de uma vegetação de cerrado *sensu stricto*, com aproximadamente $61\% \pm 2$ ($\pm$ Erro Padrão) de

cobertura arbustivo-arbórea (média baseada em 60 medidas com densiômetro esférico) e as árvores apresentam uma altura média de 6 m. Próximas às colônias estudadas localizavam-se também veredas, que são brejos com solo hidromórfico cujo lençol freático atinge ou quase atinge a superfície durante a estação chuvosa. A vegetação destas veredas consistiu quase que exclusivamente de gramíneas e herbáceas, com poucos arbustos e apenas a palmeira buriti (*Mauritia flexuosa* L. F., Palmae) com hábito arbóreo.

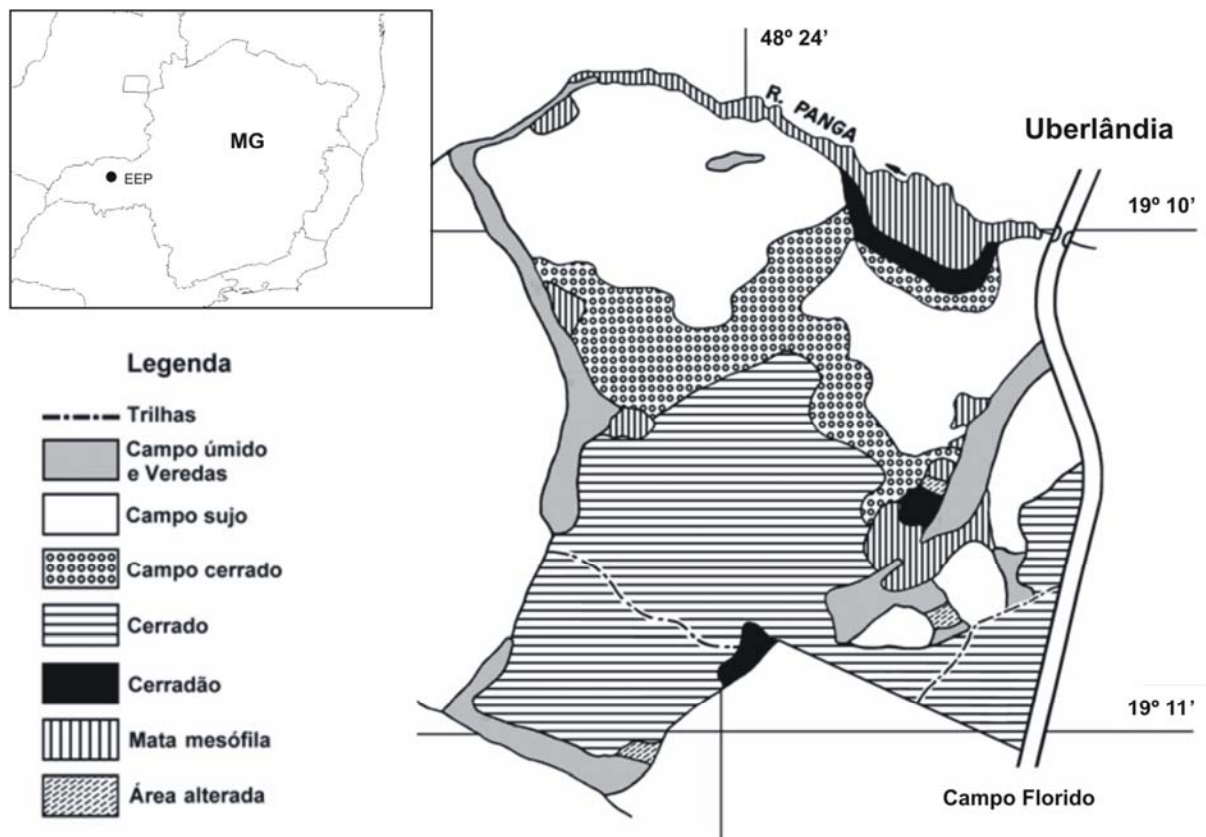


Figura 1. Mapa mostrando a localização da Estação Ecológica do Panga (EEP) dentro de Minas Gerais (MG) e representação das fisionomias vegetais do Cerrado presentes na reserva (Adaptado de SCHIAVINI & ARAUJO, 1989).

Determinação das plantas atacadas

Para a determinação das espécies de plantas exploradas por *A. laevigata* no cerrado eu acompanhei a atividade de forrageio de quatro colônias adultas (chamadas de colônias A, B, C e D) cujos ninhos (o murundu de terra solta) tinham entre 7 e 12 m² de superfície. Os ninhos estavam separados por cerca de 60 a 450 m de distância um dos outros, sendo as colônias C e D as mais próximas com territórios de forrageio adjacentes. Semelhante a outras espécies de saúvas, as colônias de *A. laevigata* constroem um complexo sistema de galerias subterrâneas, com trilhas que se estendem sobre o solo a partir dos olheiros (aberturas das galerias) até as plantas sendo atacadas (FOWLER, 1978). Como os olheiros se encontram a certa distância do ninho, a maioria entre 10 e 20 m (SILVA, 1975), foi necessário confirmar quais as trilhas que pertenciam às colônias focais. Para isso, procurei todos os olheiros dentro de um raio de 50 m do ninho e para estabelecer quais as trilhas que pertenciam a cada colônia focal eu usei uma adaptação do método descrito por FOWLER *et al.* (1993). Fragmentos de folha de plástico (1 cm²; 0.1 mm espessura), embebidos em uma solução de urina humana e água (1:1) como substância atrativa, foram colocadas em cada trilha próxima ao olheiro. Os fragmentos foram numerados com caneta de marcação permanente, com um único número para cada trilha. Depois de coletados pelas formigas, os fragmentos eram descartados em pilhas de lixo sobre o ninho, permitindo determinar quais trilhas estavam associadas a cada colônia focal. Usando folha de plástico numerada, ao invés de canudinhos coloridos como no método de FOWLER *et al.* (1993), fui capaz de testar a associação dos ninhos com um grande número de olheiros simultaneamente, pois existe um limitado número de cores em um pacote de canudos. Eu também encontrei que a solução diluída de urina humana é muito mais atrativa para as saúvas do que suco de laranja indicado no método de FOWLER *et al.* (1993).

Em cada observação as trilhas foram utilizadas como referência para se percorrer todo o território de forrageio das colônias focais. As plantas atacadas por *A. laevigata* foram facilmente reconhecidas pelo característico corte do pecíolo com a derrubada da folha inteira, com a planta atacada tendo aparência de uma planta recentemente podada. Folhas parcialmente fragmentadas abandonadas sobre a serapilheira e marcas de corte nos ramos apicais mais resistentes foram usados como evidências adicionais para identificação das plantas atacadas. As minhas observações foram restritas às plantas lenhosas e herbáceas possíveis de individualização e marcação, apesar de *A. laevigata* também cortar gramíneas (GONÇALVES 1967, VASCONCELOS, 1997, observações pessoais). Cada planta cortada foi identificada, marcada e mapeada. Para o mapeamento das plantas atacadas, o território de forrageio das colônias focais foi dividido em parcelas de 10 x 10 m e os vértices marcados com estacas. Com os dados de distância e grau das plantas atacadas em relação à estaca mais próxima, o mapa de distribuição das plantas foi confeccionado com uso do programa Autocad 2000 com coordenadas polares.

A atividade das colônias focais foi monitorada em intervalos médios de 10 dias, de janeiro a dezembro de 2003. O período de observações subseqüentes no qual a planta permaneceu sendo cortada sem interrupção foi determinado como um evento de corte. Ataques à mesma planta separados por intervalos de semanas ou meses foram considerados eventos de corte diferentes. Em cada evento de corte foram registrados os tipos de recursos disponíveis nas plantas atacadas (folha jovem, folha madura, flor e fruto) e quais foram removidos. Foram consideradas como jovens as folhas em evidente processo de expansão, tendo tamanho reduzido e coloração característica na maior parte das espécies. Ao final de cada evento de corte eu estimei visualmente a proporção da folhagem retirada da planta em intervalos de 10 % (1 a 10 %, 11 a 20 %, ... , 91 a 100 %), considerando a folhagem da planta atacada como um conjunto único formado pelas folhas jovens e maduras.

Comparação entre os recursos disponíveis e utilizados

Para determinação da composição e abundância das espécies de plantas disponíveis para as colônias focais eu realizei um levantamento florístico usando o método de transecto (BROWER & ZAR, 1977). Foram estabelecidos, nas áreas de forrageamento das colônias, entre 4 a 6 transectos em faixa com 1 m de largura e comprimento entre 10 – 25 m. Os transectos foram distribuídos paralelamente ao longo do território de forrageio para amostrar de forma representativa o território de cada colônia. Foram incluídas no levantamento apenas as plantas com mais de 30 cm de altura. Na identificação de todas as espécies de plantas fez-se a comparação de amostras com a coleção vegetal do *Herbarium Uberlandense* do Instituto de Biologia – UFU.

Análise dos dados

Para comparar a riqueza de espécies de plantas utilizadas com aquela disponível no território de forrageio das colônias, elaboraram-se curvas de rarefação no programa EstimateS (COLWELL, 2005) as quais permitem a comparação de riqueza de espécies entre amostras de mesmo tamanho.

Como medida de equitabilidade entre as espécies de plantas utilizadas pelas colônias, foi utilizada a razão entre a diversidade observada e a máxima esperada de espécies de plantas atacadas pelas das colônias (VASCONCELOS & FOWLER, 1990). A razão entre a diversidade observada e a máxima esperada varia entre 0 a 1; quanto mais próximo de um o valor obtido maior é a equitabilidade da dieta. A diversidade da dieta foi calculada pelo índice inverso de Simpson (BROWER & ZAR, 1977).

Como medida de preferência das diferentes espécies de plantas exploradas eu determinei um índice de utilização (IU) como segue abaixo:

$$IU_i = CRD_i / AR_i$$

Para cada espécie, o índice de utilização consistiu na razão entre a sua contribuição relativa na dieta (CRD) pela sua abundância relativa (AR) no território de forrageio da colônia. Para isto, primeiro a contribuição de cada espécie na dieta foi calculada multiplicando-se o número de eventos de corte da espécie pelo percentual médio de folhas removidas nos eventos. Depois este resultado foi dividido pelo somatório dos resultados de todas as espécies para se obter a contribuição relativa da espécie na dieta da colônia. A abundância relativa de cada espécie foi calculada dividindo-se o número de plantas da espécie amostradas pelo total de plantas amostradas no levantamento realizado na área de forrageamento das colônias. Para as espécies de plantas atacadas pelas colônias que não tiveram indivíduos amostrados no levantamento usou-se um valor de abundância relativa (AR) igual ao das espécies que tiveram apenas um indivíduo amostrado no levantamento da colônia em questão.

Para comparar a composição das dietas das colônias à composição de espécies de plantas presentes nos territórios de forrageio foi usado um escalonamento multidimensional não métrico (da sigla em inglês MDS). Com uma tabela contendo uma lista comum das espécies de plantas atacadas por todas as colônias e mais as espécies presentes nos territórios de forrageio que não foram atacadas, comparou-se a contribuição relativa na dieta das espécies de plantas com a sua abundância relativa no território das colônias. As análises foram feitas no programa Systat 10.2.

Resultados

Diversidade de plantas atacadas

As quatro colônias de *A. laevigata* coletaram material vegetal de um total de 102 espécies de plantas, pertencentes a 41 famílias (Anexo 1). A maioria das espécies cortadas tem hábito arbóreo (61 spp.), com o restante sendo lianas (26 spp.), cipós (12 spp.), herbáceas (2 spp.) e hemiparasitas (1 spp.). Entre as espécies arbóreas, as plantas atacadas apresentaram uma altura média de 2,4 m (amplitude 0,2 – 9,0 m). Individualmente, as colônias utilizam entre 55 e 68 espécies de plantas, atacando entre 406 a 812 plantas diferentes (Tabela 1). Apenas de 5 a 8% das plantas atacadas foram desfolhadas mais de uma vez, ocorrendo de 7 a 10% mais eventos de corte.

Apesar da diversidade de plantas atacadas, as colônias utilizaram os recursos de forma bastante heterogênea. As cinco espécies mais cortadas corresponderam a uma grande parte (39 a 61%) dos eventos de corte de cada colônia, enquanto aproximadamente um terço (31 a 39%) das espécies tiveram apenas uma planta atacada (Figura 2). Como resultado existiu uma baixa equitabilidade entre as espécies utilizadas pelas colônias (Figura 2). Com base no total de eventos de corte, a espécie de planta mais frequentemente atacada pelas colônias foi *Miconia albicans*, seguida por *Guapira graciliflora*, *Xylopia aromatica*, *Maprounea guianensis* e *Coussarea hydrangeaefolia*.

Tabela 1: Diversidade da dieta de quatro colônias de *Atta laevigata* no Cerrado.

Colônia	No. de espécies atacadas	No. de plantas atacadas	No. de eventos de corte
A	55	410	442
B	62	406	437
C	63	704	784
D	68	812	880

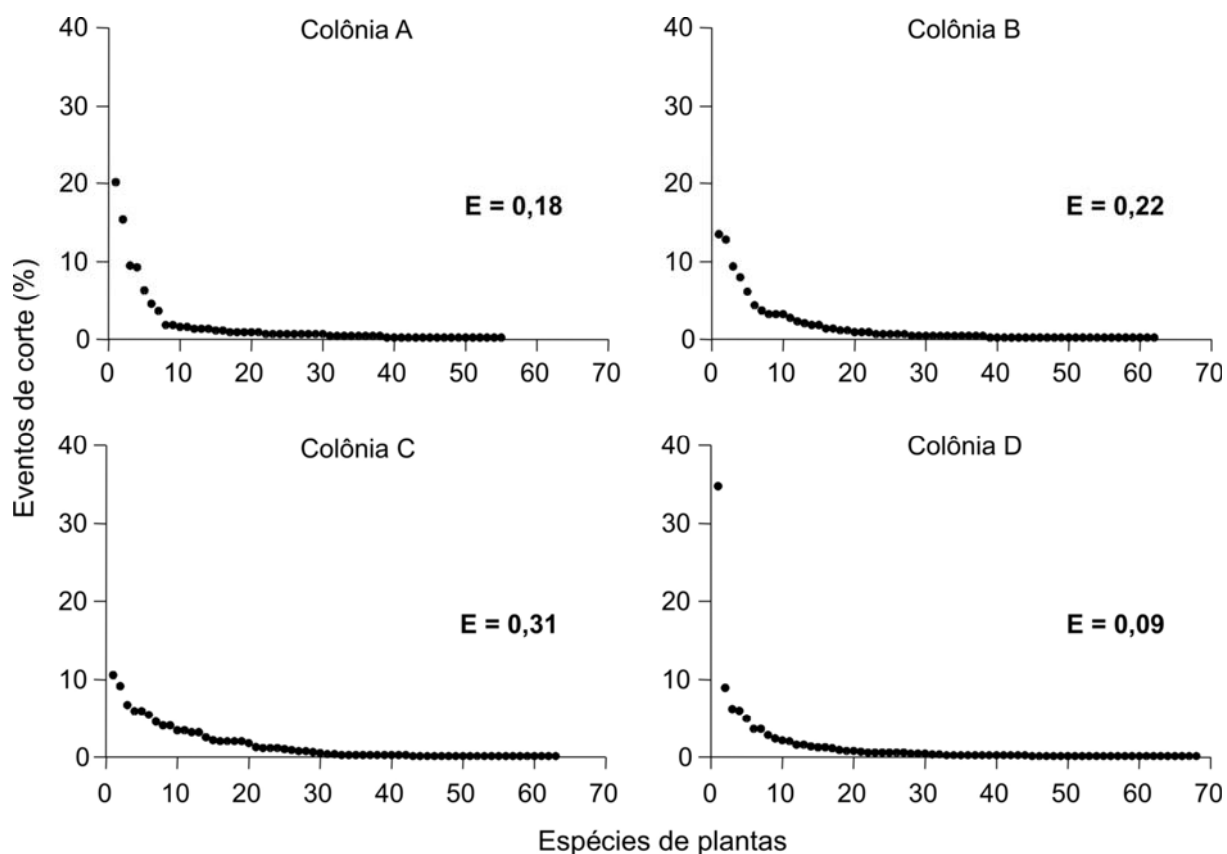


Figura 2: Curvas de diversidade-dominância mostrando a contribuição relativa de diferentes espécies de plantas na dieta de quatro colônias da saúva *Atta laevigata* no Cerrado. E: equitabilidade entre as espécies de plantas atacadas pelas colônias, quanto mais próximo de um o valor obtido maior é a equitabilidade.

As colônias utilizaram a maior parte das espécies presentes no seu território de forrageio (Figura 3). Com base no mesmo número de plantas atacadas, as colônias utilizaram semelhantes números de espécies, com exceção da colônia B (Tabela 2). Com a variação na riqueza de espécies entre os territórios de forrageio, a parcela das espécies utilizadas variou entre as colônias (Tabela 2). A colônia B utilizou a menor parcela das espécies de plantas disponíveis por ter o território de forrageio com a maior riqueza de espécies disponíveis. As colônias A e C utilizam proporções intermediárias das espécies disponíveis. Com território de forrageio com menor riqueza de espécies, a colônia D utilizou a maior proporção.

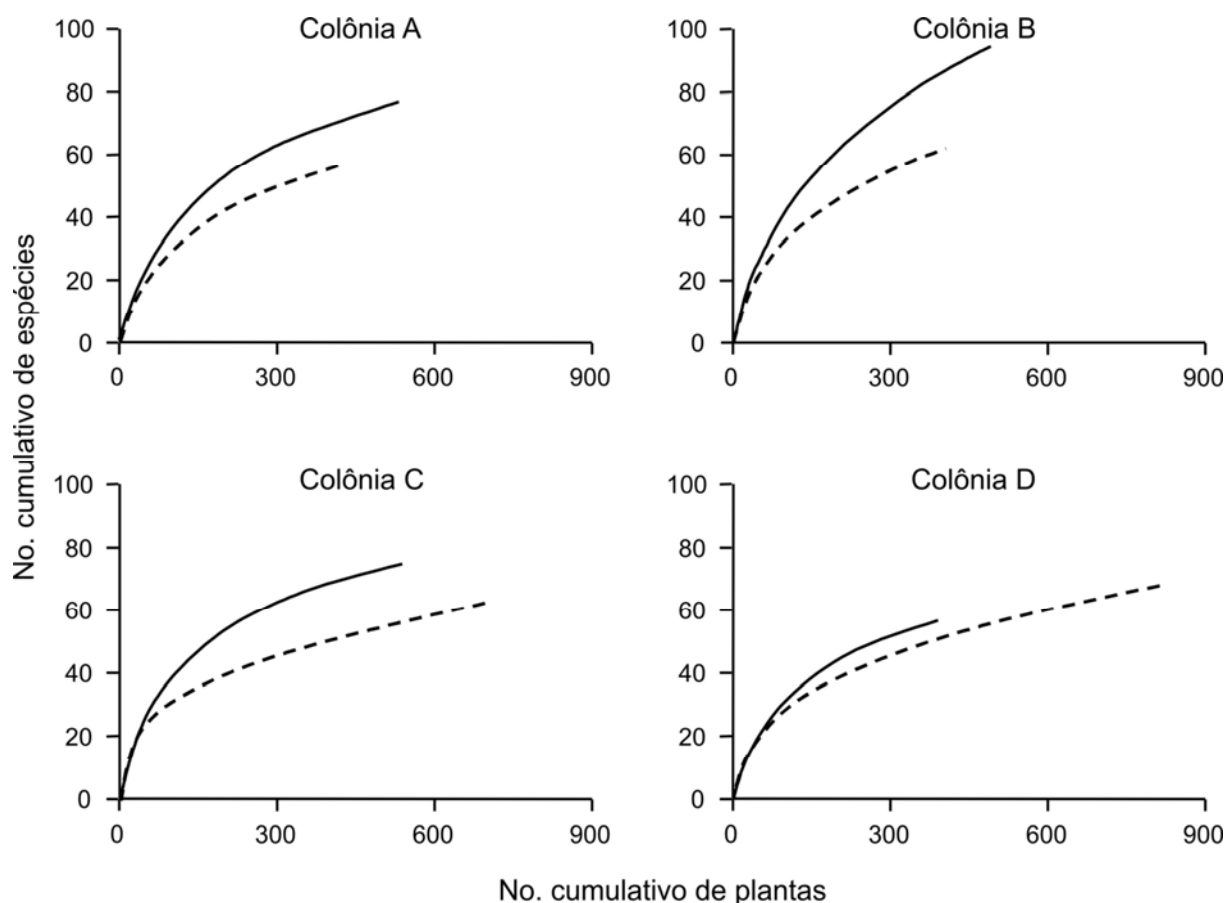


Figura 3: Comparação entre a o número de espécies de plantas utilizadas e o número disponível na área de forrageamento das colônias de saúva *Atta laevigata* no Cerrado. Linha contínua representa as espécies disponíveis e linha descontínua representa as espécies atacadas.

Tabela 2: Comparação entre a riqueza de espécies de plantas atacadas com a riqueza disponível no território de forrageio das colônias. Todos os valores são estimativas para amostras de mesmo tamanho (n = 389 plantas).

Colônia	No. de espécies atacadas ($\pm$ Desvio Padrão)	No. de espécies disponíveis ($\pm$ Desvio Padrão)	Parcela das espécies utilizadas (%)
A	54 ($\pm$ 1)	68 ($\pm$ 2)	79 %
B	61 ($\pm$ 1)	84 ($\pm$ 3)	73 %
C	51 ($\pm$ 3)	68 ($\pm$ 2)	75 %
D	50 ($\pm$ 3)	56	89 %

Nível de desfolha e tipo de material cortado

Na maior parte dos eventos de corte a desfolha resultou na remoção de uma pequena parte ($< 10\%$) ou de toda a folhagem (entre 91 - 100%) da planta atacada (Figura 4). As demais categorias de desfolha corresponderam a menos de um quarto (24%) dos eventos de corte. Em metade dos eventos de corte com desfolha mínima ($< 10\%$) ocorreu apenas a remoção das folhas jovens apicais dos ramos, mesmo existindo folhas maduras na planta. Entre as espécies de maior importância na dieta das colônias, *Maprounea guianensis* representou a maioria (61%) das espécies, cujos eventos de corte com grande frequência resultaram na total remoção da folhagem (Figura 5). Como ocorreu com *Bredemeyera floribunda*, em aproximadamente um terço (30%) das espécies a distribuição da desfolha nos eventos de corte foi bi-modal (Figura 5). Somente em *Miconia albicans* e *Cardiophyllum calophyllum* a maioria dos eventos tiveram a remoção de apenas uma pequena fração das folhas disponíveis (Figura 5).

Com base no total de eventos de corte, folhas jovens foram cortadas na quase totalidade (99,6%) dos eventos nos quais estavam disponíveis, enquanto folhas maduras foram cortadas em menor proporção (77,6%) a sua disponibilidade. Contudo, na maioria das espécies atacadas as folhas maduras foram cortadas em um maior número de eventos do que folhas jovens (Figura 6). *Miconia albicans* teve a menor frequência de eventos com corte de folhas maduras entre as espécies com mais de 1% de participação no total de eventos de corte, enquanto *Miconia chamissois* apresentou a maior frequência. Flores e frutos foram cortados em apenas uma pequena parcela dos eventos de corte (18 e 0,6%, respectivamente). Entre as 10 espécies com flores cortadas pelas colônias, mais de 95% das plantas pertenciam a *Miconia albicans*. Apesar da importância aparentemente reduzida na dieta, flores e frutos foram vistos sendo coletados em meio à serapilheira com grande frequência e em maior

variedade, sem provavelmente terem sido derrubados da vegetação pelas operárias das colônias focais.

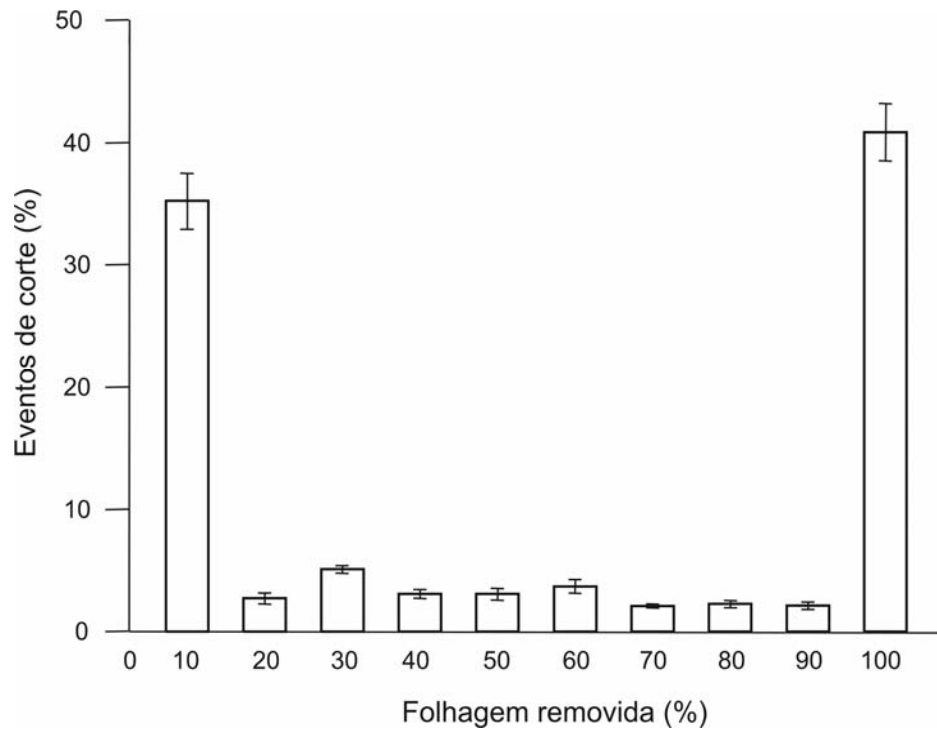


Figura 4: Quantidade de folhagem removida das copas das plantas pelas saúvas durante os eventos de corte. Colunas representam as médias das quatro colônias e as barras verticais representam os respectivos desvios padrões.

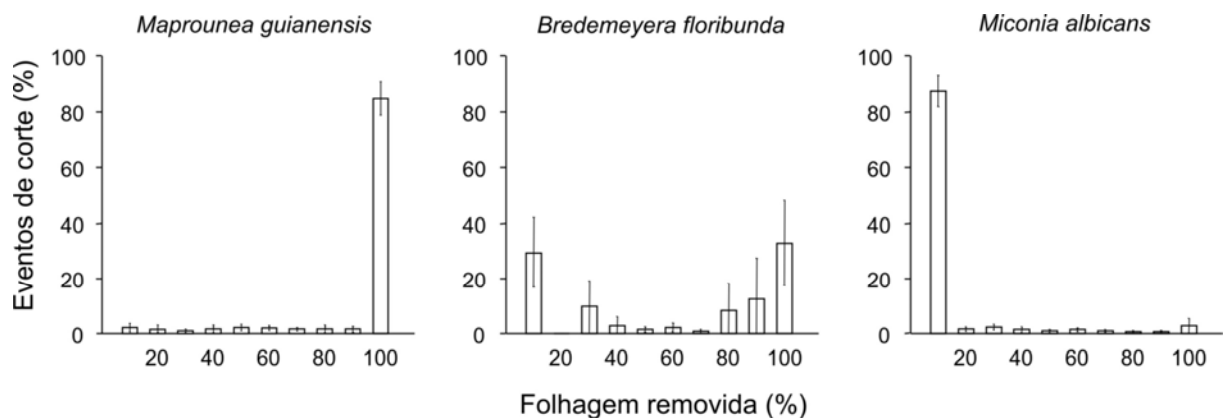


Figura 5: Quantidade de folhagem removida das copas de três espécies de árvores durante os eventos de corte realizados por quatro colônias de *Atta laevigata*.

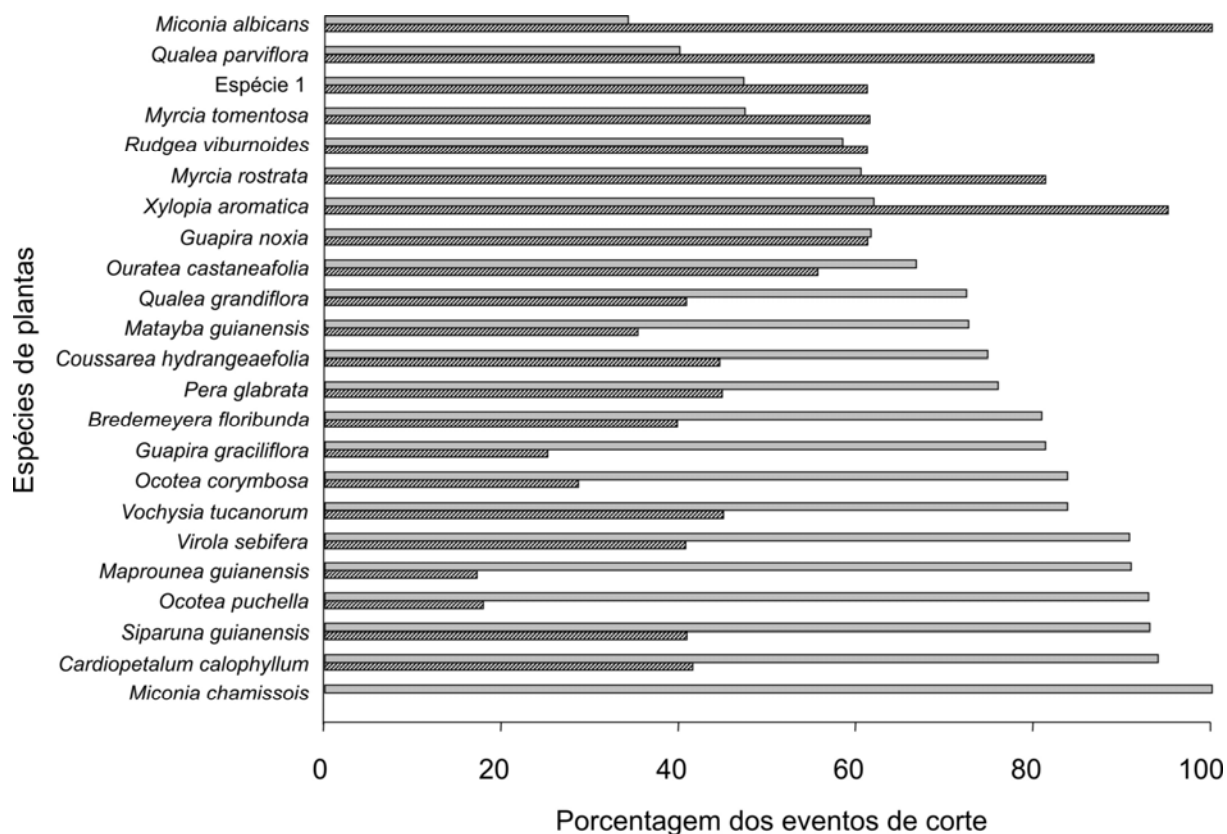


Figura 6: Exploração de folhas jovens (barra cinza escuro) e maduras (barra cinza claro) entre as 23 espécies de plantas mais freqüentemente cortadas por quatro colônias da saúva *Atta laevigata*. Os valores representam a porcentagem do total de eventos de corte em que cada tipo de folha foi cortado pelas formigas.

Exploração do território de forrageio

As colônias exploraram de forma heterogênea seu território de forrageio, direcionando sua atividade para apenas parte da área disponível ao redor do ninho (Anexo 2-5). Em geral, as áreas não exploradas apresentavam evidências de atividade de outras colônias como olheiros e trilhas. As plantas cortadas pelas colônias A e B no interior das áreas de veredas próximas aos ninhos foram todas da espécie *Miconia chamissois* (Anexo 2 e 3). Nas demais áreas no entorno das colônias com dominância de gramíneas e baixa densidade de plantas lenhosas a atividade das colônias foi reduzida.

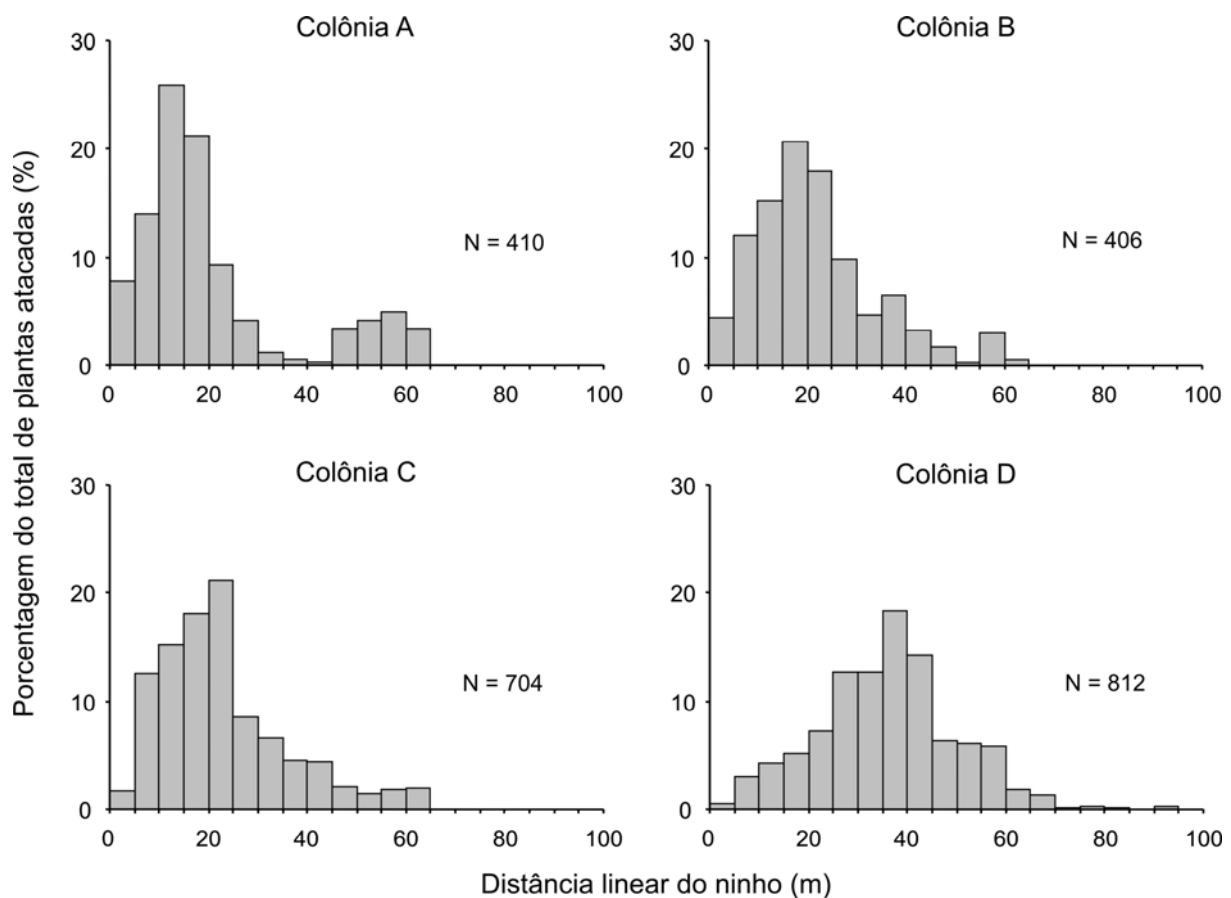


Figura 7: Distâncias das plantas atacadas ao centro do murundu de quatro colônias *Atta laevigata*.

Os esforços de forrageio se concentraram nas áreas mais próximas dos ninhos, com cerca de 80% das plantas atacadas localizadas a menos de 30 m do murundu (Figura 7). Todas as colônias foram semelhantes em relação ao que pareceu ser o limite para exploração de seu território de forrageio. A quantidade de plantas atacadas diminuiu progressivamente até a distância de 65 m do ninho, existindo poucas ou nenhuma planta atacada pelas colônias além dessa distância (Figura 7). Diferente das demais, a colônia D estava localizada em uma área de transição entre cerrado e vereda (Anexo 5), com a vegetação próxima ao ninho em parte formada quase que exclusivamente de gramíneas e a outra parte dominada por *Miconia*

albicans, que correspondeu a mais de 80% das plantas lenhosas disponíveis até 20 m do ninho. Assim, a colônia D, com apenas um terço das plantas atacadas localizadas a menos de 30 m do murundu (Figura 7), explorou áreas um pouco mais distantes do ninho com maior diversidade de plantas.

Seleção das plantas atacadas

Em parte, a utilização de uma determinada espécie de planta na dieta de uma colônia foi determinada pela sua disponibilidade. A participação relativa das espécies nos eventos de corte das colônias foi positivamente correlacionada com a sua abundância relativa no território de forrageio, com exceção da colônia A (Tabela 3).

Tabela 3: Correlação entre a participação relativa das espécies de plantas nos eventos de corte e sua abundância relativa no território de forrageio das colônias.

Colônia	Coeficiente de Spearman	Número de amostras	Probabilidade
A	0,25	55	n.s.
B	0,45	62	< 0,001
C	0,46	63	< 0,001
D	0,54	68	< 0,001

Apesar de serem pouco abundantes, as espécies com maiores índices de utilização em média foram *Coussarea hydrangeaefolia*, *Myrcia tomentosa*, *Maprounea guianensis* e *Vochysia tucanorum* (Anexo 1). Algumas espécies abundantes como *Miconia albicans* e *Matayba guianensis* apresentaram baixos índices de utilização, o que indica uma relativa rejeição destas espécies. Entre as colônias ocorreu considerável variação na preferência de

corte das espécies (Figura 8). Algumas espécies como *Guapira noxia*, *Rudgea viburnoides* e *Neea theifera* foram preferidas por algumas colônias, enquanto por outras colônias foram pouco preferidas ou até mesmo relativamente rejeitadas.

Como reflexo da seleção das plantas atacadas realizada por *A. laevigata*, a dieta de cada colônia foi diferente dos recursos disponíveis no seu território de forrageio. Na ordenação bi-dimensional (estresse = 0,0196) existiu uma distinta separação entre composição da dieta e a composição da vegetação disponível no território das colônias (Figura 9).

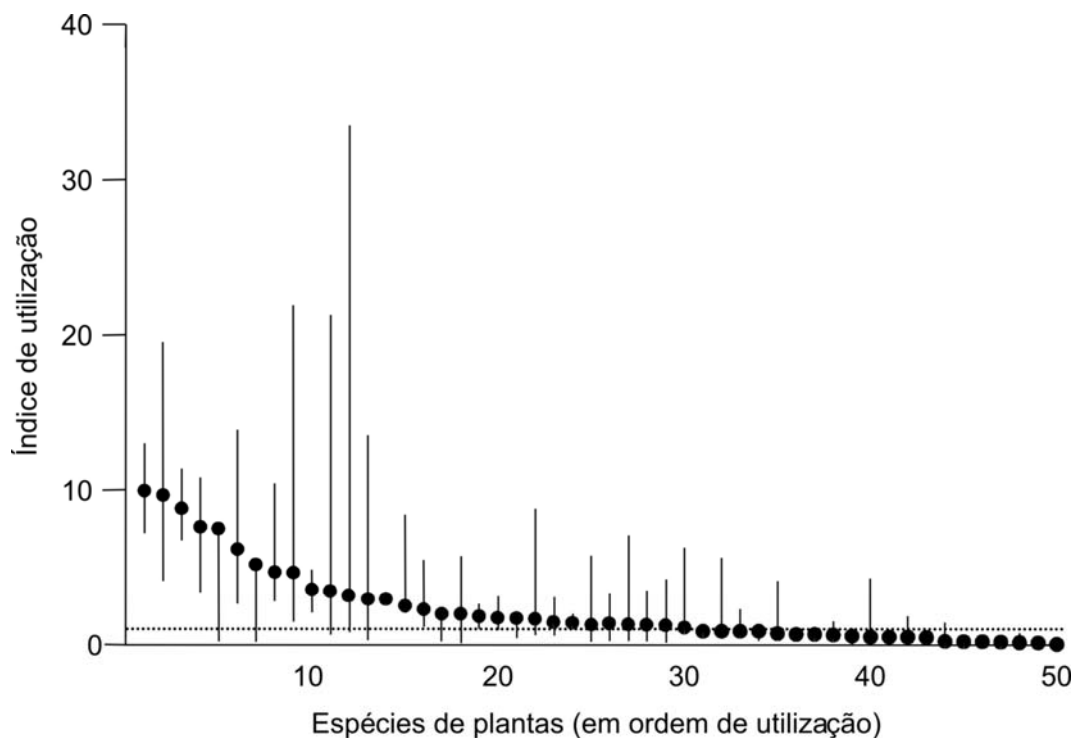


Figura 8: Índice de utilização (IU) das plantas atacadas pelas colônias de *Atta laevigata* no Cerrado. Os pontos representam a mediana dos índices de utilização das plantas atacadas por 3 ou 4 colônias. Linha vertical indica a amplitude. A linha pontilhada indica IU = 1 com os recursos consumidos na mesma proporção de sua disponibilidade no território de forrageio das colônias. Os valores acima da linha pontilhada indicam relativa preferência no corte das espécies pelas colônias, enquanto valores abaixo indicam rejeição.

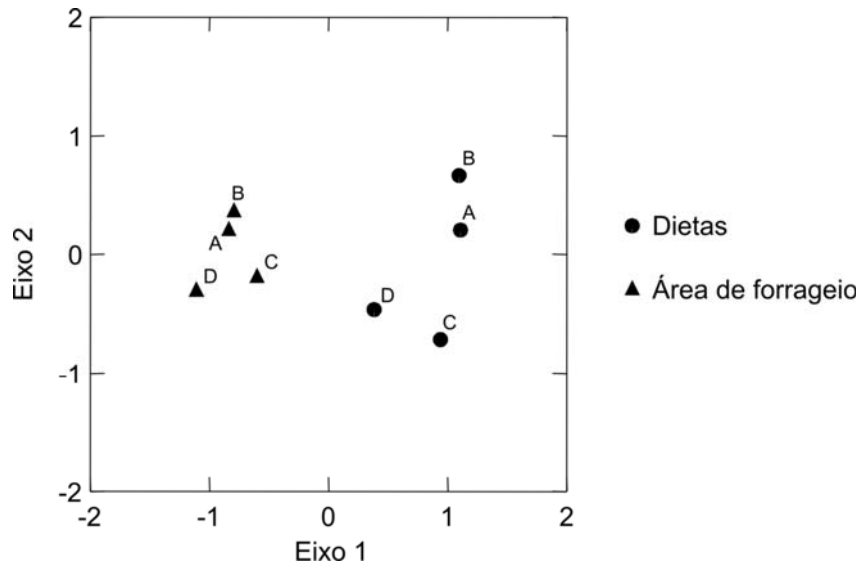


Figura 9: Comparação entre a composição da dieta (círculos) de quatro colônias da saúva *Atta laevigata* e a composição de espécies de plantas na área de forrageio (triângulos) de cada uma das colônias. As letras representam as diferentes colônias e seus respectivos territórios de forrageamento.

Discussão

Dieta generalista

A diversidade de plantas atacadas (102 spp.) pelas colônias de *A. laevigata* estudadas foi muito superior ao registrado para a mesma espécie e para *A. sexdens rubropilosa* (entre 14 – 20 spp.) em estudo anterior realizado em duas áreas de Cerrado (SCHOEREDER & COUTINHO, 1991). Apenas as plantas sendo atacadas nos dias observados foram registradas por SCHOEREDER & COUTINHO (1991), o que possivelmente representou apenas uma parcela da dieta de *A. laevigata* e *A. sexdens rubropilosa* nos locais estudados. No presente

estudo, eu registrei também as plantas que foram atacadas pelas colônias no intervalo entre os dias de observação, sendo isto importante para se obter um resultado completo da diversidade da dieta das colônias estudadas. Em estudos realizados em áreas de florestas tropicais com metodologia semelhante, as saúvas estudadas atacaram plantas de 103 a 140 espécies, apresentando dietas tão diversas quanto de *A. laevigata* no Cerrado (SHEPHERD, 1985; VASCONCELOS, 1990).

As colônias de *A. laevigata* utilizaram a maior parte (69 - 89%) das espécies de plantas disponíveis no seu território de forrageio. Estes resultados são semelhantes à proporção (86%) que ocorre na floresta tropical secundária (VASCONCELOS, 1997). Contudo, existe grande variação nos valores (entre 5 - 86%) para as inúmeras espécies de saúvas (VASCONCELOS & FOWLER, 1990; VASCONCELOS, 1997). Isto ocorre principalmente em função da área estudada, da metodologia aplicada e do tempo de coleta dos dados. Ainda, as diferenças parecem mais acentuadas dentro da mesma espécie em habitats diferentes do que entre as espécies (VASCONCELOS & FOWLER, 1990).

Como em outros ecossistemas tropicais, as diversas espécies de plantas do Cerrado devem apresentar inúmeras defesas químicas e físicas contra a ação de herbívoros. A associação entre as saúvas e seu fungo simbiote, dois organismos com características físicas e fisiológicas tão diferentes, permite romper as defesas das plantas. As formigas quebram algumas das defesas contra o fungo, que por sua vez neutraliza alguns mecanismos de defesa das plantas contra insetos (CHERRETT, 1980). Assim, as saúvas e seu fungo simbiote juntos são capazes de atacar inúmeras espécies de plantas que não conseguiriam se agissem separados (CHERRETT, 1989). Esse sistema oferece óbvias vantagens em ambientes botanicamente ricos como o Cerrado – com cerca de 10.000 espécies de plantas vasculares (CASTRO *et al.*, 1999; OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002).

Seleção das plantas atacadas

Apesar da diversidade de espécies de plantas utilizadas por *A. laevigata*, a baixa eqüitabilidade encontrada na dieta das colônias indica que as diferentes espécies não foram igualmente utilizadas. As saúvas tendem a explorar de forma heterogênea os recursos disponíveis comumente apresentando dietas com baixa eqüitabilidade (VASCONCELOS & FOWLER, 1990). A heterogeneidade já existente dos recursos no território de forrageio das colônias explicou apenas parte dessa baixa eqüitabilidade. A concentração do esforço de coleta em poucas espécies de plantas pode ser atribuída à seleção das plantas atacadas realizada pelas saúvas (CHERRETT, 1989).

Algumas espécies foram muito exploradas apesar de sua baixa disponibilidade no território as colônias. Entre as espécies frequentemente atacadas estão *Coussarea hydrangeaefolia* e *Maprounea guianensis*. As plantas dessas espécies foram quase sempre totalmente desfolhadas e seus índices de utilização foram altos e pouco variáveis entre as colônias, indicando grande palatabilidade das folhas para as saúvas. Ao contrário, *Miconia albicans* foi muito atacada, mas em 79% dos eventos de corte apenas as folhas jovens e flores foram cortadas. Com a reduzida utilização das folhas maduras, os índices de utilização de *M. albicans* foram muito baixos, indicando relativa rejeição das plantas dessa espécie pelas saúvas.

Muitas espécies de plantas tiveram apenas um ou dois indivíduos atacados pelas formigas. Mais de 70% dessas espécies foram raras na dieta não por serem pouco palatáveis, mas por terem sido também raras nos territórios das colônias. Contudo, este não foi o caso de *Alibertia myrcefolia*, *Himatanthus obovatus* (M. Arg.) R. E. Woodson (Apocynaceae) e *Brosimum gaudichaudii* Tréc. (Moraceae). A primeira espécie teve apenas uma planta atacada, enquanto as demais não foram utilizadas pelas colônias apesar de serem espécies comuns no território

das colônias. Para as duas últimas espécies a rejeição possivelmente deveu-se a presença de látex nas folhas. O látex funciona como uma barreira mecânica ao corte e reduz a palatabilidade das folhas para as saúvas (STRADLING, 1978).

A dureza das folhas também é um fator importante na palatabilidade das folhas para as saúvas (CHERRETT, 1972; WALLER, 1982; ROCE & HÖLLDOBLER, 1994). Contudo, mesmo espécies com folhas maduras aparentemente muito duras foram atacadas pelas saúvas. Entre essas espécies estão *Qualea grandiflora*, *Machaerium opacum* e *Palicourea rigida*. As lâminas das folhas maduras dessas espécies foram cortadas quase sempre diretamente na planta. Em geral, *A. laevigata* usa a estratégia de cortar as folhas em dois estágios (VASCONCELOS, 1997; VASCONCELOS & CHERRETT, 1996) semelhante a outras espécies de saúvas (FOWLER & ROBINSON, 1979, HUBBELL *et al.* 1980). Primeiro as folhas são derrubadas ainda inteiras pelo corte do pecíolo (1º estágio) e depois são recortadas no chão (2º estágio) para o transporte até o ninho. Assim, a mudança observada na estratégia de corte de dois para apenas um estágio pode possibilitar as operárias de *A. laevigata* explorar algumas espécies de plantas com folhas maduras muito duras.

Em geral, o índice de utilização das espécies de plantas teve grande variação entre as colônias estudadas. Colônias de *Atta cephalotes* L. e de *Atta colombica* Guérin também apresentaram a mesma variação na utilização de espécies de plantas semelhantes (ROCKWOOD, 1976). Como cada colônia tem seu próprio território de forrageio, com a composição e abundância das espécies sendo diferentes entre os territórios, ROCKWOOD (1976) sugere que cada colônia tende a coletar seu próprio material vegetal. A participação de uma espécie de planta na dieta pode ser maior tanto quanto menor a disponibilidade de recursos mais palatáveis no território da colônia (BLANTON & EWEL, 1985; VASCONCELOS & FOWLER, 1990). Assim, variação da preferência de corte entre as colônias estudadas ocorreu porque a palatabilidade das plantas de uma dada espécie pode

depende tanto da qualidade de folhas da planta em si, quanto da disponibilidade de recursos relativamente mais palatáveis no território das colônias.

Padrão de desfolha

As colônias estudadas apresentaram um peculiar padrão bi-modal no grau de desfolha das plantas atacadas. Em geral, os freqüentes eventos de corte com desfolha mínima ($< 10\%$) da planta atacada podem ser atribuídos à reconhecida preferência das saúvas por folhas jovens (HUBBELL & WIEMER, 1983). Em 84% desses eventos as folhas jovens foram as principais, quando não as únicas, folhas removidas. Os ataques às espécies *Miconia albicans* e *Xylopia aromatica* corresponderam a mais de 60% dos eventos com desfolha mínima, com corte apenas das folhas jovens que representavam apenas uma pequena parcela das folhas disponíveis.

Os inúmeros eventos com total desfolha da planta atacada podem ser atribuídos a uma grande similaridade na qualidade entre as folhas das plantas do Cerrado. Tal similaridade entre as folhas possivelmente ocorre devido ao porte reduzido, as condições homogêneas de luz pela planta e ao caráter decíduo da maior parte das espécies. Nas florestas tropicais primárias as enormes árvores são apenas parcialmente desfolhadas pelas saúvas (CHERRETT, 1968; ROCKWOOD, 1976). Nestes locais as saúvas tendem a cortar preferencialmente as folhas mais expostas à luz do sol (HUBBELL & WIEMER, 1983). HOWARD (1990) sugeriu que as folhas de partes diferentes da planta podem variar em palatabilidade, principalmente na concentração de nutrientes e de compostos secundários, devido às variações marcantes nas condições de luminosidade. Assim, nas florestas secundárias as árvores jovens crescem em áreas abertas sendo totalmente desfolhada (VASCONCELOS, 1997) como no Cerrado.

Exploração do território de forrageio

Atta laevigata apresenta uma exploração espacial heterogênea da área disponível ao redor do ninho. As trilhas de forrageio das colônias foram estabelecidas em apenas parte da área ao redor dos ninhos e muitas trilhas permaneceram sendo usadas por semanas ou até meses em alguns casos. O mesmo padrão de forrageio foi apresentado em outros estudos com colônias de *A. laevigata* (VASCONCELOS, 2002) e outras espécies de saúvas (KOST *et al.*, 2005). Tais resultados contradizem a hipótese de uma estratégia de forrageio rotativa para as saúvas (FARJI-BRENER & SIERRA, 1993). Segundo esta estratégia, as colônias deveriam mudar gradativamente o local onde se concentra a atividade de forrageio, explorando e/ou defendendo a área potencial para forrageio em todas as direções ao redor do ninho, estabelecendo constantemente novas trilhas. KOST *et al.* (2005) afirmam que a estratégia de forrageio rotativa é energeticamente dispendiosa. O custo energético para o estabelecimento de trilhas inteiramente novas é muito superior ao de manutenção de trilhas já existentes (HOWARD, 2001).

A estratégia de forrageio conservacionista proposta por CHERRETT (1968) e ROCKWOOD (1976) não explica os padrões de forrageio das colônias de *A. laevigata* observados. Na estratégia conservacionista a atividade de corte seria distribuída ao longo do território de forrageio, com desfolha apenas parcial e mudança constante da planta atacada. Com isso, não haveria super-exploração da vegetação próxima ao ninho, ocorrendo a conservação dos recursos ao longo do tempo. As plantas atacadas pelas colônias de *A. laevigata* se concentram nas áreas mais próximas do ninho e com grande frequência são totalmente desfolhadas, o que deve levar à mudança na composição da vegetação ao longo do tempo.

Efeito da herbivoria por saúvas na vegetação

Os padrões de forrageio apresentados por *A. laevigata* podem ter importantes efeitos sobre a vegetação. A desfolha pela saúva reduz o crescimento da planta atacada (RIBEIRO & WOESSNER, 1980), comprometendo a sobrevivência principalmente dos indivíduos jovens (VASCONCELOS, 1997). Com o corte das folhas, a planta tem que redirecionar seus recursos para a reposição das folhas reduzindo o investimento reprodutivo (ROCKWOOD, 1973). Além disto, a interferência no processo reprodutivo das plantas pode ocorrer pelo corte direto das flores na planta, com a possível redução da produção de frutos. Com a coleta e remoção da polpa dos frutos as saúvas podem aumentar a taxa de germinação das sementes (LEAL & OLIVEIRA, 1998), interferindo no sucesso de estabelecimento e distribuição das plantas de algumas espécies de plantas (FARJI-BRENER & SILVA, 1996; DALLING & WIRTH, 1998). Aliados à exploração heterogênea do território de forrageio, com a concentração dos esforços de coleta nas áreas próximas ao ninho e freqüente desfolha total das plantas atacadas, a atividade das colônias de *A. laevigata* pode afetar profundamente a composição da vegetação nos arredores dos ninhos.

Os efeitos da atividade das saúvas sobre a vegetação ainda podem se estender por grandes áreas no Cerrado. Isto, devido às altas densidades em que as saúvas podem ser encontradas e pela dinâmica de suas populações, com numerosas colônias migrando anualmente (WIRTH *et al*, 2003; observações pessoais). Ainda, as saúvas tendem a se beneficiar com a fragmentação da vegetação natural, pela redução da população de predadores (RAO *et al.*, 2001), com o aumento da abundância de plantas pioneiras mais palatáveis (FARJI-BRENER, 2001) e de novos locais favoráveis à fundação de colônias (VASCONCELOS *et al*, 2006). No estado crítico de conservação em que se encontra o Cerrado Brasileiro atualmente – com quase 80% de sua área modificada para agropecuária e o

restante amplamente fragmentado (MYERS *et al.*, 2000) – a intensa herbivoria das saúvas pode, potencialmente, interagir diretamente com fogo, precipitação e propriedades do solo na determinação e dinâmica da vegetação nos fragmentos.

CAPÍTULO 2

Estimativa da biomassa vegetal consumida pelas saúvas (*Atta* spp.) em uma área do Cerrado Brasileiro

Introdução

O Cerrado brasileiro é a maior extensão de savana na América do Sul. Como outras savanas, o Cerrado não é um habitat homogêneo, mas um mosaico de fisionomias de vegetação que variam de campos abertos a ambientes florestais. Com uma excepcional biodiversidade, o Cerrado apresenta cerca de 10.000 espécies de plantas vasculares, das quais aproximadamente 4.400 são endêmicas (revisado em CASTRO *et al.*, 1999; OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002). O Cerrado é também um dos mais ameaçados ecossistemas da América do Sul, com mais de 40% de sua área convertido em áreas para agropecuária e o restante já altamente fragmentado (ARROYO *et al.*, 1999; KLINK & MACHADO, 2005).

Pouco é conhecido a respeito da influência de fatores bióticos tal como a herbivoria sobre a vegetação do Cerrado. Devido à reduzida densidade de mamíferos de grande porte, no Cerrado os insetos são indicados como os herbívoros primários (MARQUIS *et al.*, 2002). Contudo, estudos sobre a herbivoria de insetos no Cerrado são escassos, e muitos têm focado apenas os padrões de especificidade entre inseto e planta (revisado em MARQUIS *et al.*, 2002). Portanto, se desconhece qual a extensão da influência dos herbívoros sobre o crescimento e reprodução das plantas no Cerrado; tanto seu efeito solitário quanto em conjunto com fatores abióticos como fogo, concentração de nutrientes no solo ou disponibilidade de água.

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* (saúvas) são amplamente encontradas por quase toda a América Tropical e Subtropical, incluindo o Cerrado. Trabalhos prévios encontraram que estes insetos são os herbívoros dominantes em muitas florestas tropicais, tanto numericamente quanto em biomassa consumida (CHERRETT, 1989; WIRTH *et al.*, 2003). Contudo, esses estudos fornecem uma estimativa indireta da quantidade de biomassa

consumida pelas saúvas (contudo veja WIRTH *et al.*, 1997) e não existindo estudos comparativos entre as Florestas Tropicais e outros biomas. No Cerrado, onde as formigas cortadeiras podem ser encontradas em altas densidades (SCHOEREDER & COUTINHO, 1990), existe a hipótese de que elas podem estar entre os consumidores primários de maior importância no bioma (COUTINHO, 1984).

Este estudo teve quatro objetivos. Primeiro, medir diretamente a quantidade e o tipo de material vegetal coletado por colônias individuais de saúvas. Segundo, determinar a relação entre o tamanho de uma colônia e a biomassa vegetal consumida. Terceiro, estimar ao nível de comunidade, a produção de biomassa vegetal ao longo de um ano. Finalmente, integrar esses dados para estimar a proporção da produção de biomassa vegetal produzida que foi consumida pelas saúvas.

Material e métodos

Local de estudo

Este estudo foi conduzido na Estação Ecológica do Panga (mais detalhes veja métodos no capítulo 1). O trabalho de campo foi conduzido em uma parcela de 18,65 ha da reserva dominada por vegetação de cerrado *sensu stricto*. *Miconia albicans* é uma espécie de planta pioneira (HOFFMANN, 1996) dominante no cerrado em estudo, representando cerca de 40% de todas as plantas com tronco maior que 5 cm de diâmetro na altura do solo (H. L. VASCONCELOS & E. M. BRUNA, dados não publicados) indicando a ocorrência de perturbação humana em algum ponto durante as últimas décadas. Na área estudada são

encontradas colônias de saúvas das espécies *Atta laevigata* e *Atta sexdens rubropilosa*, em uma densidade total de 4,8 colônias adultas por hectare, com tamanho do ninho entre 2 – 37,5 m² (E. H. M. VIEIRA-NETO, dados não publicados).

Biomassa vegetal consumida pelas formigas.

Para quantificar o material vegetal coletado por cada colônia focal de *Atta laevigata* eu usei o “método de atividade de forrageio” descrito por FOWLER *et al.* (1990). Este método requeria permanecer em um ponto fixo ao longo da trilha de forrageio da colônia (próximo ao olheiro) coletando todos os fragmentos de plantas transportados pelas formigas operárias durante um intervalo de 3 minutos. Os fragmentos foram coletados a cada 2 h durante 24 h (n = 12 coletas trilha⁻¹ . dia⁻¹).

Foram acompanhadas oito colônias focais, escolhidas em um gradiente de tamanho variando entre 2 a 38 m². Uma vez confirmado quais trilhas pertenciam às colônias focais (veja métodos Capítulo 1), todas as trilhas de cada colônia foram acompanhadas a cada dia de observação. Uma colônia (denominada colônia A) foi monitorada em intervalos de 15 dias por um ano inteiro (n = 23 dias de observação de abril 2003 a março de 2004). Os dados da colônia A foram usados para determinar a contribuição dos diferentes itens no consumo anual de biomassa vegetal por uma colônia de saúva. As sete colônias restantes foram monitoradas por curtos períodos de até quatro meses, com cada colônia sendo acompanhada por 1 a 4 períodos de observação de 24 h. O material coletado durante cada observação foi classificado dentro das seis categorias seguintes: folhas verdes e frescas, folhas mortas provenientes da serapilheira, gramíneas, ramos, flores e frutos. Todo o material vegetal foi então seco a 60° C até atingir peso constante (± 72 h) e pesado com precisão de 0,0001g.

Produção de biomassa vegetal

Na estimativa da produção anual de folhas para a serapilheira no local de estudo usei coletores de serapilheira. Os coletores com 0,55 x 0,55 m foram feitos com tela de Nylon de malha de 1 mm de diâmetro e suspensas 0,5 m acima do solo usando uma armação de cano PVC. No total, 10 coletores foram colocados em intervalos regulares ao longo de um transecto de 250 m de comprimento. Para reduzir a possível influência da atividade das saúvas sobre a produção de folhas (HAINES, 1975) estabeleci o transecto cerca de 200 m de distância das colônias focais, em uma área com baixa atividade de saúvas. O material acumulado nos coletores foi recolhido mensalmente, seco a 60° C por três dias, separado em categorias (folhas, ramos, flores e frutos) e pesado com precisão de 0,001g.

Devido ao consumo pré-abscisão de 6,8% das folhas por insetos herbívoros no Cerrado (MARQUIS *et al.*, 2001) a biomassa de folhas produzidas foi calculada multiplicando-se a biomassa de folhas acumulada nos coletores por um fator de correção de 1.068. além disso, os coletores de serapilheira acumularam também flores e frutos, ambos os quais foram itens explorados pelas saúvas. Contudo, eu não estimei a produção de flores e frutos no local estudado por duas razões. Primeiro, o número de armadilhas usadas foi menor do que o recomendado para uma medida acurada da produção de frutos em ambientes tropicais (ZHANG & WANG, 1995). Segundo, estimativas de produção de biomassa baseadas no material acumulado nos coletores de serapilheira não levam em conta as flores e frutos que foram consumidos enquanto ainda estavam na planta. Este problema poderia ser resolvido usando se um fator de correção similar ao usado para o consumo de folhas por insetos herbívoros, mas isto não foi possível por não existirem estimativas publicadas desse consumo no Cerrado.

Resultados

A biomassa vegetal consumida variou fortemente entre as oito colônias focais, de 51,0 a 500,0 kg.ano⁻¹, com grande parte dessa variação explicada pela diferença no tamanho do murundu dos ninhos (Figura 1). Foi encontrada um forte e positiva relação linear entre o tamanho do ninho (TN, em m²) e o consumo de biomassa vegetal (CV, em kg.ano⁻¹), onde $CV = 62,76 + 11,43 * TN$ ($r^2 = 0,871$, $F_{1,6} = 40.55$, $P = 0.001$). Com base nesta fórmula, a biomassa total consumida pelas colônias adultas de saúvas encontradas no local de estudo foi estimada em 825,7 kg por ano (Tabela 1).

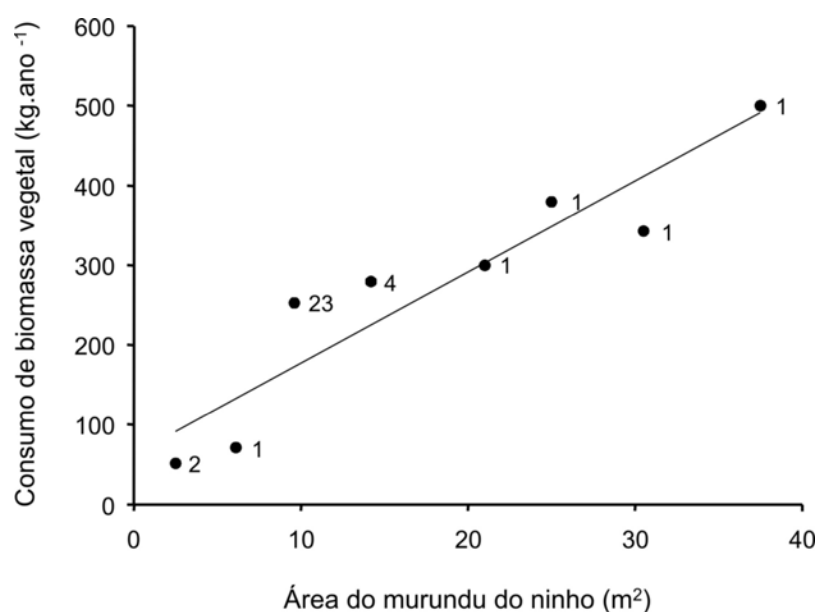


Figura 1: Relação entre o tamanho do ninho (área do murundu) e consumo de biomassa vegetal pela colônia de *Atta laevigata*. Cada símbolo representa uma diferente colônia. Números ao lado de cada símbolo indicam quantidade de períodos de observação de 24 h realizadas com cada colônia.

Tabela 1: Consumo de biomassa vegetal estimado de 89 colônias de saúvas encontradas em uma parcela de 18,65 ha com vegetação de cerrado *sensu stricto* no Brasil central. (Os dados de número e tamanhos das colônias usados para os cálculos foram fornecidos por E. H. M. VIEIRA-NETO).

Parte da planta	Consumo das formigas (kg.ano ⁻¹)	
	Média por colônia (amplitude)	Por área (ha)
Folhas	138,1 (68,3 – 391,7)	658,9
Ramos	10,6 (5,2 – 29,9)	50,4
Flores	13,1 (6,5 – 37,3)	62,8
Frutos	9,7 (4,8 – 27,5)	46,2
Gramíneas	1,6 (0,8 – 4,4)	7,4

As observações com a colônia A indicam marcada variação no consumo relativo dos diferentes itens de plantas coletados. Embora folhas frescas tenha sido o item mais comumente explorado na maior parte do ano (Figura 2A), flores foi o principal item coletado em junho, enquanto frutos o foram em novembro e dezembro (Figura 2B). Do total, folhas representaram 79,8% da biomassa consumida anualmente (dos quais 69,4% de folhas frescas e 10,4% de folhas mortas), com o restante sendo flores (7,6%), ramos (6,1%), frutos (5,6%) e gramíneas (0,9%). Assumido que estas porcentagens são representativas para todas as colônias, o consumo anual de folhas pelas saúvas foi estimado em 658,9 kg.ha⁻¹ (Tabela 1). Este resultado representa 17,7% da produção anual de folhas na área estudada, a qual foi estimada em 3731,3 kg.ha⁻¹.ano⁻¹.

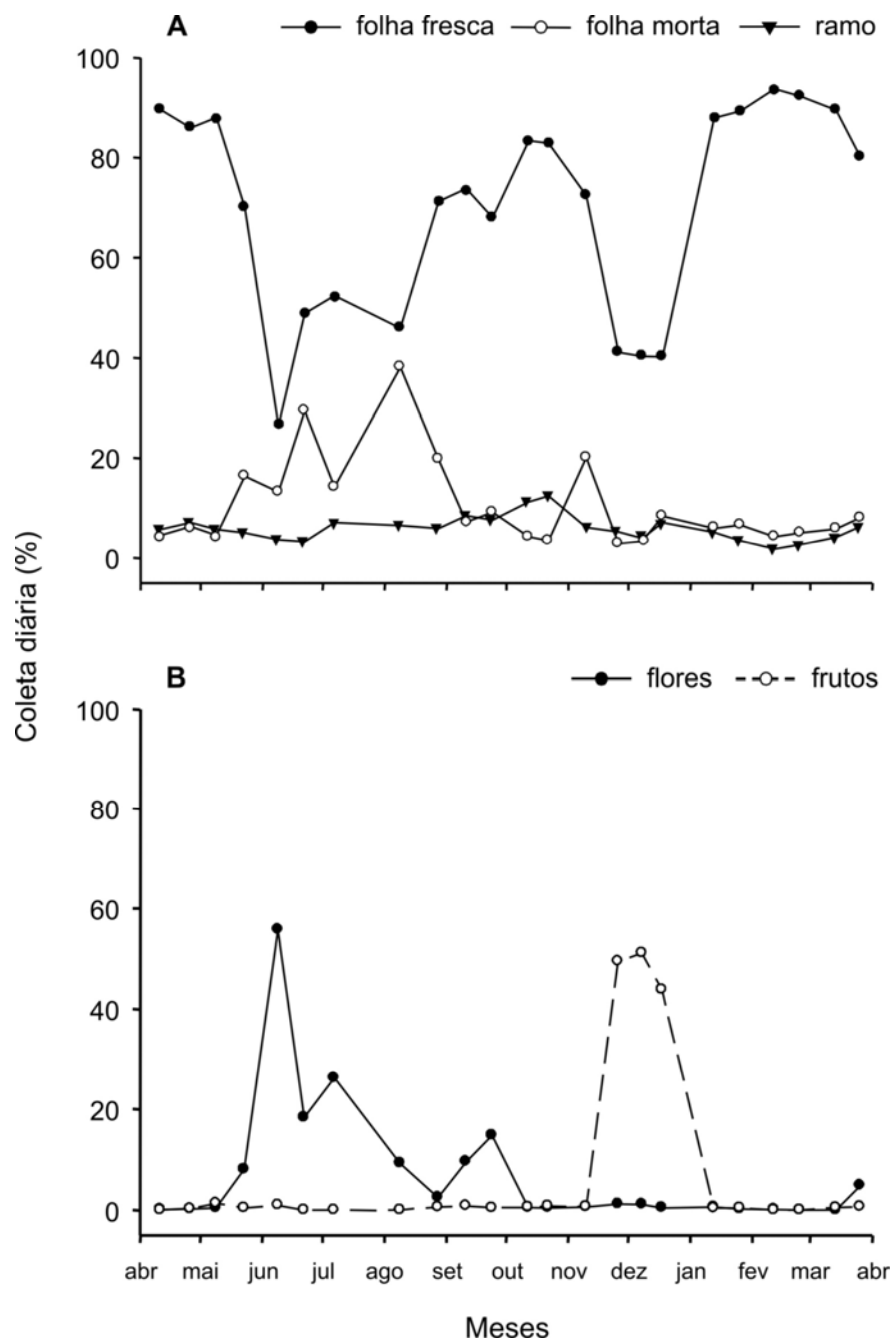


Figura 2: Variação sazonal na biomassa de partes vegetativas (A) e reprodutivas (B) de plantas coletadas por uma colônia da saúva *Atta laevigata* no cerrado *sensu stricto*. Os valores representam porcentagem da biomassa vegetal total coletada pela colônia em cada dia de observação.

Discussão

Este estudo é a primeira estimativa da quantidade de biomassa consumida pelas saúvas no Cerrado Brasileiro. Os resultados indicam que uma colônia de *A. laevigata*, a qual é a espécie dominante no Cerrado (GONÇALVES, 1960), pode coletar mais de meia tonelada de material vegetal por ano. A variação inter-colonial na quantidade de biomassa vegetal coletada (Figura 1) foi em grande parte explicada pelas diferenças nas dimensões dos ninhos. Estes resultados suportam a hipótese de que ninhos maiores abrigam uma maior força de trabalho, conseqüentemente, explorando um maior território de forrageio (FOWLER *et al.*, 1986).

Folhas frescas foram o principal item coletado por *A. laevigata* durante a maior parte do ano. Contudo, outros itens foram igualmente ou até mais importantes durante alguns períodos, o que provavelmente reflete mudanças na disponibilidade dos recursos preferidos como substrato para o fungo. Por exemplo, a coleta de folhas mortas aumentou marcadamente de meados até próximo do fim da estação seca (isto é, de junho a agosto), talvez porque a maioria das árvores é decídua ou semidecídua no cerrado (EITEN, 1972), portanto perdem suas folhas durante esta época do ano. Igualmente, o aumento na coleta de flores e frutos (Figura 2) reflete um pico de floração entre agosto e setembro e um pico de frutificação entre outubro e novembro (OLIVEIRA, 1998).

Este estudo indica que as saúvas coletam 17,7% das folhas produzidas pelas árvores, arbustos e cipós do Cerrado. Isto é de duas a três vezes maior do que a quantidade de dano causado às plantas no Cerrado por todos os outros insetos herbívoros combinados (amplitude 4,6 – 9,3%; FOWLER & DUARTE, 1991; MARQUIS *et al.*, 2001). Esta estimativa da herbivoria pelas saúvas também é maior do que aquela calculada para Florestas Tropicais

Úmidas, que varia de 1,6 a 2,5% (HAINES, 1978; WIRTH *et al.*, 2003; mas veja CHERRETT, 1989 para uma maior estimativa), indicando que o impacto de *Atta* na vegetação do Cerrado pode ser comparativamente maior.

Porque a estimativa da herbivoria foliar pelas saúvas no Cerrado é maior do que aquelas para outros ecossistemas tropicais? Embora esta disparidade pudesse ser causada pelo maior consumo por colônia no Cerrado, este não parece ser o mecanismo primário responsável, devido à estimativa do consumo por colônia calculada aqui estar dentro da variação reportada por outros estudos na Floresta Tropical (FOWLER *et al.*, 1990; WIRTH *et al.*, 1997). Ao invés disto, dois fatores estão contribuindo para a diferença entre os biomas na estimativa do consumo anual de biomassa. O primeiro destes é a diferença entre locais na densidade de colônias de saúvas. As estimativas de densidades de ninhos nas áreas de cerrado (2,7 – 6,0 ninhos.ha⁻¹; SCHOEREDER & COUTINHO, 1991; PINTO, 1998; VIANA *et al.*, 2004; E. H. M. VIEIRA-NETO, dados não publicados) são substancialmente maiores do que a densidade média de 1,7 ninhos.ha⁻¹ encontrados nas Florestas Tropicais Úmidas (CHERRETT, 1989). Segundo, a disparidade na proporção de consumo de biomassa vegetal pode também ser devido a diferenças na taxa anual de produção de folhas. A produção foliar anual nas Florestas Tropicais Úmidas, a qual pode ser altamente variável (revisado em LEIGH-JR, 1999), pode ser muito mais que duas vezes maior do que na área de cerrado estudada.

O intenso consumo de biomassa por *Atta* provavelmente apresenta importantes consequências ecológicas para o ecossistema Cerrado. Por exemplo, em muitas espécies de plantas a probabilidade de reprodução e sobrevivência é freqüentemente dependente do tamanho (HORVITZ & SCHEMSKE, 1995; BRUNA, 2003). A remoção de uma quantidade significativa de área fotossintética pelas saúvas poderia influenciar desde taxas demográficas, quanto retardar a maturidade da planta pela redução do crescimento (RIBEIRO &

WOESSNER, 1980). Além disto, espera-se uma diminuição no investimento reprodutivo das plantas maduras não somente devido à herbivoria foliar (ROCKWOOD, 1973), mas também decorrente do corte ativo de partes reprodutivas (observações pessoais). Essas mudanças no desempenho individual poderiam por fim afetar a dinâmica das espécies sendo coletadas (EHRLÉN, 1995), direcionando mudanças na composição da comunidade através do corte preferencial de certas espécies pelas saúvas (RAO *et al.*, 2001).

Finalmente, a coleta intensa de material vegetal pelas saúvas pode ter também importantes implicações para o ciclo de nutrientes dentro do ecossistema do cerrado, por fim alterando os padrões de decomposição (HARIDASAN, 2001) e contribuindo para o crescimento das árvores (FARJI-BRENER & MEDINA, 2000; MOUTINHO *et al.*, 2003; mas veja SCHOEREDER & HOWSE, 1998). Porque as populações de *Atta* podem ser substancialmente elevadas em áreas fragmentadas e perturbadas (SCHOEREDER & COUTINHO, 1990; VASCONCELOS *et al.*, 2006) estes efeitos são provavelmente exacerbados com o aumento da pressão antrópica (KLINK & MACHADO, 2005).

CONCLUSÕES GERAIS

- *Atta laevigata* possui dieta generalista no cerrado, utilizando a maior parte das espécies disponíveis no ambiente e selecionando ativamente as plantas atacadas, semelhante ao que ocorre com as saúvas encontradas em outros ambientes.
- As folhas frescas são os principais itens na dieta de *A. laevigata*, mas folhas mortas, flores e frutos podem ser importantes para as colônias em épocas específicas do ano.
- As folhas jovens quase sempre são cortadas quando disponíveis nas plantas atacadas, evidenciando uma preferência de *A. laevigata* por este tipo de folha. Contudo, as folhas maduras são as mais utilizadas pelas colônias em função da maior disponibilidade deste tipo de folha na vegetação ao longo do ano.
- As colônias *A. laevigata* exploram seu território de forrageio de forma heterogênea e concentram sua atividade de forrageio nas plantas mais próximas ao ninho.
- O tamanho da colônia de saúva determina a quantidade de material vegetal coletado.
- As colônias de *Atta* possivelmente são os herbívoros primários no cerrado, consumindo uma parcela significativa da produção anual de folhas da vegetação, que supera em duas ou três vezes o dano causado pelos demais insetos herbívoros em conjunto.

- Em função da diversidade de espécies plantas atacadas, da alta densidade de colônias e da quantidade de biomassa vegetal coletada, a herbivoria por saúvas deve ser um importante fator biótico determinante da composição e a dinâmica da vegetação no Cerrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSEN, A. N. & LONDSALE, W. Herbivory by insect in Australian tropical savannas: a review. **Journal of Biogeography**, v. 17, p. 433-444, 1990.
- ARROYO, M. T. K.; ROZZI, R.; SIMONETTI, J. A.; MARQUET, P. & SALABERRY, M. Cerrado. In: MITTERMEYER, R. A.; MEYERS, N.; GI, P. R.; MITTERMEIER, G. G. (eds.). **Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Mexico City: CEMEX, 1999, p. 148-175.
- BERISH, C. W. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. **The American Midland Naturalist**, v. 115, p. 268-276, 1986.
- BLANTON, C. M. & EWEL, J. J. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. **Ecology**, v. 66, p. 861-869, 1985.
- BROWER, J. E. & ZAR, J. H. **Field and laboratory methods for general ecology**. Dubuque: Company Publishers, 1977, 194p.
- BRUNA, E. M. Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. **Ecology**, v. 84, p. 332-347, 2003.
- BUCHER, E. H. Chaco and Caatinga – South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. In: HUNTLEY, B. J. & WALKER, B. H. (eds.). **Ecology of Tropical Savannas**. Berlin: Springer-Verlag, 1982, p. 50-79.
- CASTRO, A.; MARTINS, F. R.; TAMASHIRO, T. Y. & SHEPHERD, G. J. How rich is the flora of Brazilian cerrados?. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 86, p. 192-224, 1999.
- CHERRETT, J. M. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 2, p. 387-403, 1968.
- CHERRETT, J. M. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 41, p. 647-660, 1972.
- CHERRETT, J. M. Possible reasons for the mutualism between leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) and their fungus. **Biologie-Ecologie Méditerranéenne**, v. 7, p. 113-122, 1980.
- CHERRETT, J. M. Leaf-cutting ants. In: LIETH, H. & WERGER, M. J. A. (eds.). **Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies**. Amsterdam: Elsevier, 1989, p. 473-488.
- COLWELL, R. K. EstimateS: statistical of species richness and shared species from samples. Version 4,5. persistent <http://purl.oclc.org/estimates>

- COUTINHO, L. M. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado - A saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes minerais. **Boletim Zoológico**, v. 8, p. 1-10, 1984.
- DALLING, J. W. & WIRTH, R. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, p. 705-710, 1998.
- EHRLÉN, J. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*: II. Herbivory and population dynamics. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 297-308, 1995.
- EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review**, v. 38, p. 201-341, 1972.
- FARJI-BRENER, A. G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. **Oikos**, v. 92, p. 169-177, 2001.
- FARJI-BRENER, A. G. & MEDINA, C.A. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. **Biotropica**, v. 32, p. 120-126, 2000.
- FARJI-BRENER, A. G. & SIERRA, C. Distribution of attacked plants along trails in leaf-cutting ants (Hymenoptera, Formicidae) - consequences in territorial strategies. **Revista de Biologia Tropical**, v. 41, p. 555-560, 1993.
- FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 163-168, 1996.
- FOWLER, H. G. Foraging trails of leaf-cutting ants. **Journal of the New York Entomological Society**, v. 86, p. 132-136, 1978.
- FOWLER, R. G. & DUARTE, L. C. Herbivore pressure in a Brazilian cerrado. **Naturalia**, v. 16, p. 99-102, 1991.
- FOWLER, H. G., FORTI, L. C. & ROMAGNANO, L. F. T. (1990). Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. In: VAN DER MEER, R. K.; JAFFE, K. & CEDENO, A. (eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder: Westview Press, 1990, p. 228-241.
- FOWLER, H. G. & ROBINSON, S. W. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**, v.4, p. 239-247, 1979.
- FOWLER, H. G.; SCHLINDWEIN, M. N.; SCHLITTLER, F. M. & FORTI, L. C. A simple method for determining location of foraging ant nests using leaf cutting ants as a model. **Journal of Applied Entomology**, v. 116, p. 420-422, 1993.
- FOWLER, H. G.; SILVA, V. P.; FORTI, L. C. & SAES, N. B. Population dynamics of leaf-cutting ants: A brief review. In: LOFGREN, C. S. & VANDER MEER, R. K. (eds.). **Fire ants and leaf cutting ants: biology and management**. Boulder: Westview Press, 1986, p. 123-145.

- FOWLER, H. G. & STILES, E. W. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. **Sociobiology**, v. 5, p. 25-41, 1980.
- GONÇALVES, C. R. Distribuição, biologia e ecologia das saúvas. **Divulgação agrônômica**, v. 1, p. 2-10, 1960.
- GONÇALVES, C. R. As formigas cortadeiras da Amazônia dos gêneros *Atta* Fabr. e *Acromymex* Mayr. **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica**, v. 5, p. 181-2002, 1967.
- HAINES, B. L. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In: GOLLEY, F. B. & MEDINA, E. (eds.). **Tropical ecological systems**. New York: Springer Verlag, 1975, p. 99-111.
- HAINES, B. L. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. **Biotropica**, v. 10, p. 270-277, 1978.
- HARIDASAN, M. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. In: MACCLAIN, M. E. VICTOTIA, R. & RICHEY, J. E. (eds.). **Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world**. New York: Oxford University Press, 2001, p. 68-63.
- HOFFMAN, W. A. The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical savanna. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 383-393, 1996.
- HÖLLDOLBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. **The ants**. Cambridge: Belknap Press, 1990, 737 p.,
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. **Ecological Monographs**, v. 65, p. 155-192, 1995.
- HOWARD, J. J. Leaf-cutting ant selection: the hole of nutrients, water and secondary chemistry. **Ecology**, v. 68 (2), p. 503-515, 1987
- HOWARD, J. J. Leaf-cutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. **Ecology**, v 69 (1), p. 250-260, 1988.
- HOWARD, J. J. Infidelity of leaf-cutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction. **Oecologia**, v. 82, p. 394-401, 1990.
- HOWARD, J. J. Cost of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, v. 49, p. 348-356, 2001.
- HUBBELL, S. P. & WIEMER, D.F. Host plant selection by an attine ant. In: JAISSE, P. (eds). **Social insects in the tropics**. Paris: University of Paris Press, 1983, p. 133-154.
- HUBBELL, S. P. & HOWARD, J. J. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. **Ecology**, v. 65. p. 1067-1076, 1984.

- HUBBELL, S. P.; JOHNSON, L. K.; STANISLAV, E.; WILSON, B. Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. **Biotropica**, v. 12, p. 210-213, 1980.
- KLINK, C. A. & MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, p. 707-713, 2005.
- KOST, C.; OLIVEIRA, E. G.; KNOCH, T. A. & WIRTH, R. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 677-688, 2005.
- LEAL, I. R. & OLIVEIRA, P. S. Interactions between fungus-growing ants (*Attini*), fruits and seed in cerrado vegetation in southeast Brazil. **Biotropica**, v. 30, p. 170-178, 1998.
- LEIGH-JR, E. G. **Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island**. Oxford University Press, New York, 1999.
- LITTLEDYKE, M. & CHERRETT, J. M. Defence mechanisms in young and old leaves against cutting by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin of Entomological Research**, v. 68, p. 263-271, 1978.
- MARQUIS, R. J.; DINIZ, I. R. & MORAIS, H. C. Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 127-148, 2001.
- MARQUIS, R. J.; MORAIS, H. C. & DINIZ, I. R. Interactions Among Cerrado Plantas and Their Herbivores: Unique or Typical?. In: OLIVEIRA, P. S. & MARQUIS, R. J. (eds.) **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002, p. 306-328.
- MOUTINHO, P. R. S., P. R. S.; NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. A. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecology**, v. 84, p. 1265-1276, 2003.
- MUDD, A.; PEREGRINE, D. J. & PEREGRINE, D. J. The chemical basis for the use of citrus pulp as a fungus garden substrate by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin of Entomological Research**, v. 68, p. 673-685, 1978.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 855-858, 2000.
- NICHOLS-ORIAN, C. M. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf-cutter ant. **Ecology**, v. 78, p. 1609-1623, 1991.
- NICHOLS-ORIAN, C. M. & SCHULTZ, J. C. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf cutter ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica**, v. 21, p. 80-83, 1989.

- OLIVEIRA, P. E. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies das espécies de cerrado. In: SANO, S. M. & ALMEIDA, S. P. (eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: Empresa Brasileira de Agropecuária, 1998, p. 169-192.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & RATTER, J. T. Vegetation physiognomies and woody flora o the cerrado biome. In: OLIVEIRA, P. S. & MARQUIS, R. J. (eds.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002, p. 91-120.
- PINTO, F. S. **Efeitos da dispersão de sementes por animais e dos fatores edáficos sobre a germinação, crescimento e sobrevivência das plântulas de lobeira, *Solanum lycocarpum***. 1998. 69 f. Dissertação (Mestrado). UnB, Brasília, DF.
- PINTERA, A. Selection of plants utilized by *Atta insularis* in Cuba (Hymenoptera; Formicidae). **Acta Entomologica Bohemoslovaca**, v. 89, p. 13-20, 1983.
- RAO, M.; TERBORGH, J. & NUNEZ, P. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. **Conservation Biology**, v. 15, p. 624-633, 2001.
- RIBEIRO, G. T. & WOESSNER, R. A. Efeito de diferentes níveis de desfolha artificial para avaliação de danos causados por saúvas (*Atta* spp.) em árvores de *Gmelina arborea* Linne e de *Pinus caribaeae* var. *hondurensis* Barr & Golf. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 9, p. 261-272, 1980.
- ROCES, F. & HÖLLDOBLER, B. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. **Oecologia**, v. 97, p. 1-8, 1994.
- ROCKWOOD, L.L. Distribution, density and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. **Journal of Animal Ecology**, v. 42, p. 803-817, 1973.
- ROCKWOOD, L. L. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). **Ecology**, v. 57, p. 48-61, 1976.
- ROCKWOOD, L. L. Foraging patterns and plant selection in Costa Rican leaf cutting ants. **Journal of the New York Entomological Society**, v. 85, p. 222-233, 1977.
- ROCKWOOD, L. L. & HUBBELL, S. P. Host plant selection, diet diversity and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. **Oecologia**, v. 74, p. 55-61, 1987.
- SCHIAVINI, I. & ARAUJO, G. M. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Sociedade e Natureza**, v. 1, p. 61-66, 1989.
- SCHOEREDER, J. H. & COUTINHO, L. M. Fauna e estudo zoosociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 34, p. 561-568, 1990.
- SCHOEREDER, J. H. & COUTINHO, L. M. Atividade forrageira e sobreposição do nicho trófico de saúvas (*Atta*) (Hym., Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 35, p. 229-236, 1991.

- SCHOEREDER, J. H. & HOWSE, P. E. Do trees benefit from nutrient-rich patches created by leaf-cutting ants. **Studies on the Neotropical Fauna and Environment**, v. 33, p. 111-115, 1998.
- SHEPHERD, J. D. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. **Biotropica**, v. 17, p. 245-252, 1985.
- SILVA, V. P. Contribuição ao estudo das populações de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, e *Atta laevigata* (Fr. Smith) no estado de São Paulo (Hym.: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 18, p. 201-250, 1975.
- STRADLING, D. J. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, p. 173-188, 1978.
- TERBORGH, J.; FEELEY, K.; SILMAN, M.; NUNEZ, P. & BALUKJIAN, B. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 253-263, 2006.
- VASCONCELOS, H. L. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. **Insectes Sociaux**, v. 37, p. 131-145, 1990.
- VASCONCELOS, H. L. Foraging activity an Amazonian leaf-cutting ant: responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. **Oecologia**, v. 112, p. 370-378, 1997.
- VASCONCELOS, H. L. Variação espaço-temporal na atividade forrageira da saúva (*Atta laevigata*). **Acta Amazonica**, v. 32, p. 141-154, 2002.
- VASCONCELOS, H. L. & FOWLER, H. G. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. In: VAN DER MEER, R. K., JAFFE, K. & CEDENO, A. (eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder: Westview Press, 1990, p. 410-419.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRETT, J. M. The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 78, p. 215-220, 1996.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRETT, J. M. Efeitos da herbivoria pela saúva *Atta laevigata* (Fr. Smith) sobre a regeneração de plantas lenhosas em área agrícola abandonada da Amazônia central. In: GASCON, C. & MOUTINHO, P. (eds.). **Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo**. Manaus: INPA, 1998, p. 171-178.
- VASCONCELOS, H. L.; VIEIRA-NETO, E. H. M.; MUNDIM, F. M. & BRUNA, E. M. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in Neotropical savannas. **Biotropica**, v. 38, p. 661-665, 2006.
- VIANA, L. R.; SANTOS, J. C.; ARRUDA, L. J.; SANTOS, G. P. & FERNADES, G. W. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an area of Cerrado vegetation. **Neotropical Entomology**, v. 33, p. 391-393, 2004.

- WALLER, D. A. Leaf-cutting ants and live oak: the role of leaf toughness in seasonal and intraspecific host choice. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 32, p. 146-150, 1982.
- WIRTH, R.; BEYSCHLAG, W., RYEL, R. J. & HÖLLDOBLER, B. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 741-757, 1997.
- WIRTH, R.; HERZ, H.; RYEL, R. J.; BEYSCHLAG, W. & HÖLLDOBLER, B. **Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama**. Berlin: Springer-Verlag, 2003.
- ZHANG, S. Y. & WANG, L. X. Comparison of three fruit census methods in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, p. 281-294, 1995.

ANEXOS

Anexo 1: Plantas exploradas por quatro colônias de *Atta laevigata* no Cerrado. (*) No total de eventos das 4 colônias. (**) Valores apenas para espécies cortadas por 3 ou 4 colônias. arb = arbusto, cip = cipó, herb = herbácea, hp = hemiparasita, demais plantas são árvores.

Família Espécie	No. colônias	Eventos de corte (%)*	Ind. mediano de Utilização (ordem)**
Anacardiaceae			
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	4	0,79	0,70 (35)
Annonaceae			
<i>Annona tomentosa</i> R. E. Fries ^{arb}	2	0,08	--
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schlecht.	4	3,22	1,14 (29)
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	4	7,98	1,32 (22)
Apocynaceae			
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	1	0,04	--
Araliaceae			
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Seem.) D. C. Frodin	2	0,16	--
Aristolochiaceae			
<i>Aristolochia esperanzae</i> O. Kuntze ^{cip}	1	0,04	--
<i>Aristolochia</i> sp ^{cip}	1	0,08	--
Bignoniaceae			
<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Mart.) ex DC.	1	0,04	--
<i>Memora cuspidata</i> Hassler ^{herb}	1	0,04	--
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	2	0,20	--
Bombacaceae			
<i>Ereotheca gracilipes</i> (K. Sch..) A. Robyns	1	0,12	--
Burseraceae			
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl. ^{arb}	3	0,24	0,81 (33)
Cecropiaceae			
<i>Cecropia pachystachia</i> Tréc.	2	0,24	--
Celastraceae			
<i>Austroplenckia populnea</i> (Reiss.) Lund	1	0,04	--
Chrysobalanaceae			
<i>Couepia grandiflora</i> Benth. & Hook. f.	1	0,08	--
Combretaceae			
<i>Terminalia brasiliensis</i> Raddi	1	0,04	--
Compositae			
<i>Dasyphyllum sprengelirum</i> (Gard.) Cabr. ^{arb}	1	0,04	--
<i>Eupatrim clematidium</i> Less. ^{arb}	1	0,12	--
<i>Gochnatia polymorpha</i> Herb. Berol ex DC.	3	0,16	1,86 (17)
<i>Vernonia polyanthes</i> Less. ^{herb}	3	0,31	0,87 (31)
Dilleniaceae			
<i>Curatela americana</i> L.	1	0,08	--
<i>Davilla elliptica</i> St. Hil. ^{arb}	1	0,04	--
Erythroxylaceae			
<i>Erythroxylum campestris</i> St. Hil. ^{arb}	1	0,04	--
<i>Erythroxylum decidum</i> St. Hil. ^{arb}	1	0,08	--
Euphorbiaceae			
<i>Maprounea guianensis</i> (Aubl.) M. Arg.	4	6,88	8,27 (3)
<i>Pera glabrata</i> (Schott.) Baill.	3	1,18	1,09 (30)
Flacourtiaceae			
<i>Casearia silvestris</i> Sw. ^{arb}	2	0,08	--

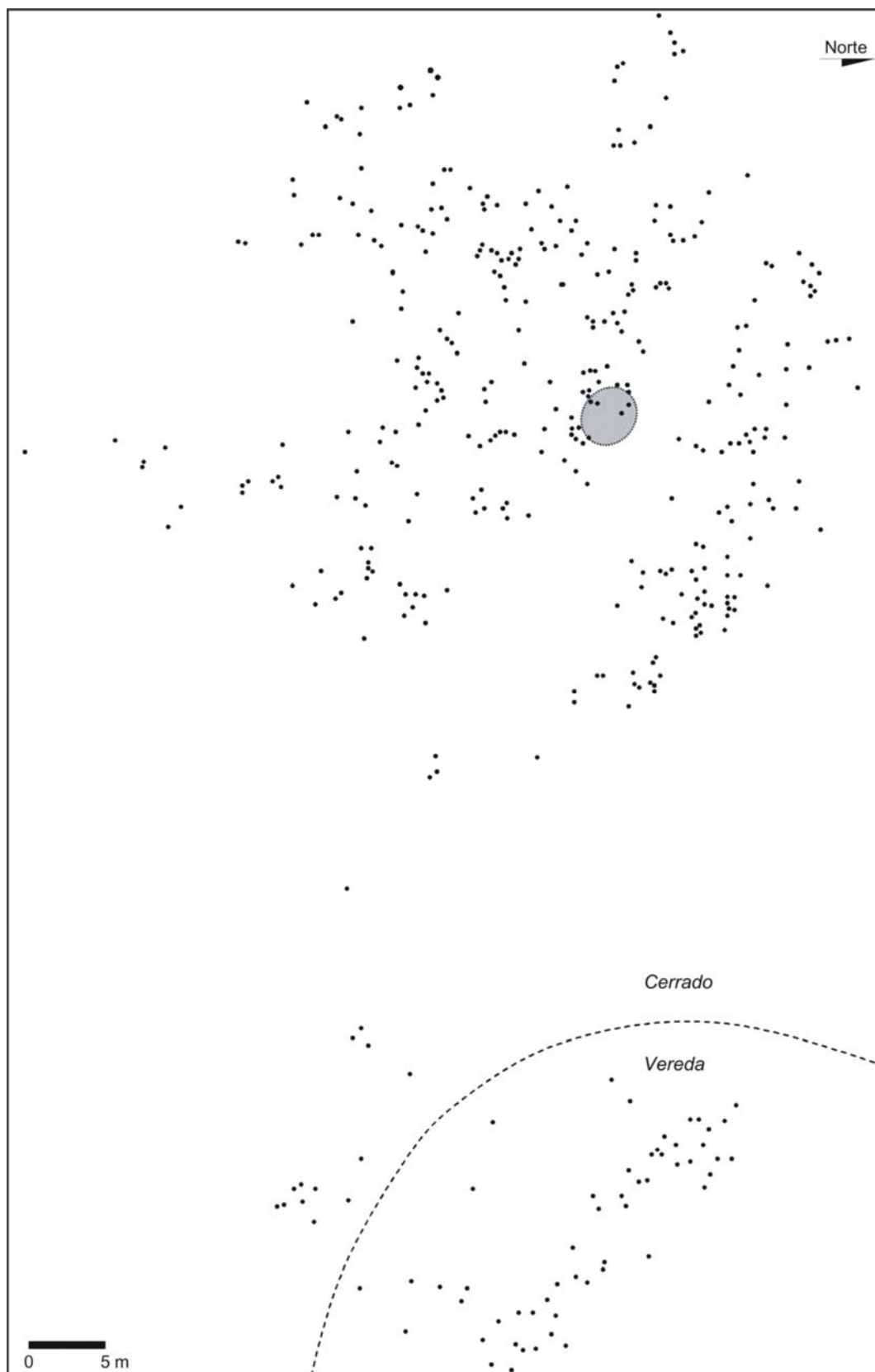
Continuação Anexo 1.

Guttiferae			
<i>Kielmeyera coriacea</i> (Spreng.) Mart.	2	0,28	--
Hippocrateaceae			
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A. C. Sm.	1	0,04	--
Lauraceae			
<i>Ocotea corymbosa</i> (Miers.) Mez	4	1,97	6,99 (5)
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mart.	3	1,06	2,74 (14)
Leguminosae			
<i>Acosmium darsycarpum</i> Yakovl.	3	0,28	0,64 (37)
<i>Acosmium subelegans</i> (Mohlenb.) Yakovl.	1	0,04	--
<i>Andira paniculata</i> Benth.	3	0,24	1,28 (24)
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud. ^{arb}	3	0,35	1,61 (19)
<i>Bowdichia virginoides</i> H. B. & K.	1	0,04	--
<i>Canavalia picta</i> Mart. ex Benth. ^{arb}	3	0,24	1,53 (21)
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	3	0,43	0,54 (39)
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	2	0,08	--
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	3	0,43	3,30 (10)
<i>Machaerium acutifolium</i> Vog.	2	0,12	--
<i>Machaerium opacum</i> Vog.	2	0,43	--
Espécie 1 ^{cip}	3	1,42	3,01 (12)
<i>Platymenia reticulata</i> Benth.	3	0,24	0,81 (32)
<i>Sclerolobium aureum</i> (Tul.) Benth.	2	0,20	--
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vog.	3	0,24	1,20 (27)
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Cov.	1	0,04	--
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	2	0,16	--
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	1	0,08	--
<i>Vigna candida</i> (Vell.) Mar., Masc. & Sta. ^{cip}	2	0,08	--
Loranthaceae			
<i>Phoradendron</i> sp ^{hm}	1	0,24	--
Lythraceae			
<i>Lafoensia pacari</i> St. Hil.	1	0,04	--
Malpighiaceae			
<i>Banisteriopsis stellaris</i> (Griseb.) B. Gates ^{cip}	3	0,20	0,13 (48)
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	3	0,12	0,21 (44)
<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss. ^{arb}	4	0,28	0,48 (40)
<i>Heteropterys anoptera</i> A. Juss. ^{cip}	1	0,04	--
<i>Heteropterys</i> sp1 ^{cip}	4	0,94	1,85 (18)
<i>Heteropterys</i> sp2 ^{cip}	4	0,79	1,27 (25)
Espécie 2 ^{arb}	1	0,04	--
Espécie 3 ^{arb}	1	0,04	--
<i>Peixotoa reticulata</i> Griseb. ^{cip}	1	0,04	--
Melastomataceae			
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana ^{arb}	4	21,12	0,20 (46)
<i>Miconia chamissois</i> Naud. ^{arb}	2	2,16	--
<i>Miconia fallax</i> DC. ^{arb}	3	0,83	0,12 (49)
Monimiaceae			
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	3	2,79	2,33 (15)
Moraceae			
<i>Ficus enormis</i> (Mart. ex Miq.) Miq.	1	0,04	--
Myristicaceae			
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	3	1,26	0,65 (36)

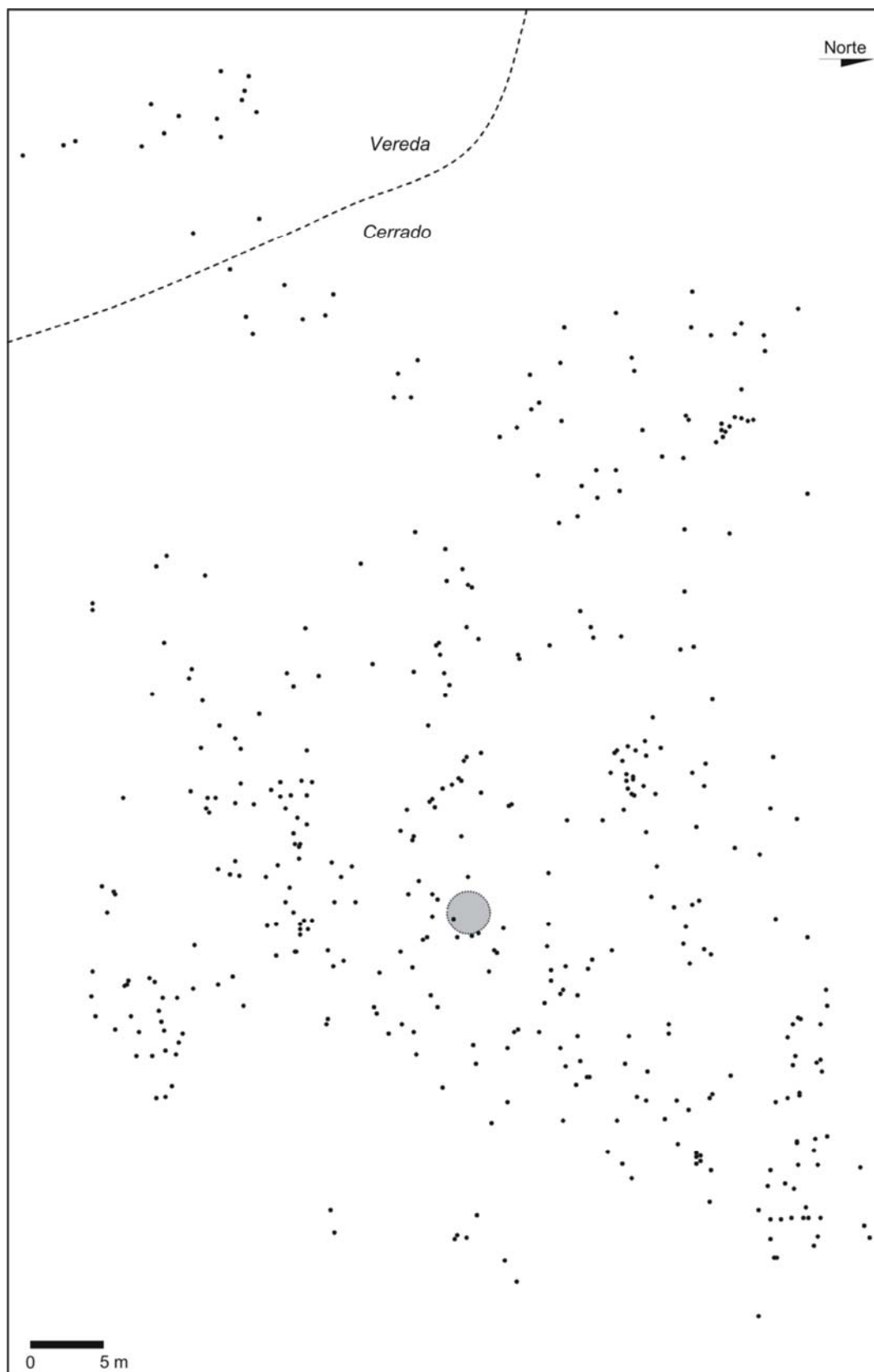
Continuação Anexo 1.

Myrsinaceae			
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntz.	4	0,47	0,47 (42)
Myrtaceae			
<i>Eugenia calycina</i> Camb. ^{arb}	4	0,20	0,03 (50)
<i>Eugenia puniceifolia</i> (H. B. & K.) DC. ^{arb}	1	0,04	- -
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	4	1,89	1,55 (20)
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	4	2,24	9,06 (2)
<i>Myrcia variabilis</i> Mart. ex DC. ^{arb}	4	0,28	0,17 (47)
<i>Psidium firmum</i> Berg ^{arb}	3	0,16	0,81 (34)
Nyctaginaceae			
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schim.) Lund	4	9,87	6,02 (6)
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lund	4	1,02	4,48 (9)
<i>Neea theifera</i> Oesrt. ^{arb}	4	0,75	2,78 (13)
Ochnaceae			
<i>Ouratea castaneaefolia</i> (DC.) Engl.	4	1,06	4,79 (7)
<i>Ouratea hexasperma</i> (St. Hil.) Baill. ^{arb}	1	0,04	- -
Polygalaceae			
<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd. ^{arb}	4	2,87	2,22 (16)
Polygonaceae			
<i>Coccoloba mollis</i> Casar ^{arb}	4	0,24	1,16 (18)
Proteaceae			
<i>Roupala montana</i> Aubl.	3	0,55	0,45 (43)
Rubiaceae			
<i>Alibertia myciifolia</i> K. Schum. ^{arb}	1	0,04	- -
<i>Alibertia sessilis</i> (Vell.) K. Schum.	2	0,12	- -
<i>Coussarea hydrangeaefolia</i> Benth. & Hook. f.	4	3,89	9,59 (1)
<i>Palicourea rigida</i> Kunth. ^{arb}	2	0,16	- -
<i>Rudgea viburnoidea</i> (Cham.) Benth.	4	1,42	3,17 (11)
Sapindaceae			
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	4	2,01	0,48 (41)
Espécie 4	2	0,12	- -
<i>Serjania erecta</i> Radlk. ^{cip}	2	0,24	- -
Smilacaceae			
<i>Smilax brasiliensis</i> Spreng. ^{cip}	4	0,94	0,60 (38)
<i>Smilax syringoides</i> Griseb. ^{cip}	1	0,04	- -
Styracaceae			
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	3	0,12	0,20 (45)
Symplocaceae			
<i>Symplocos nitens</i> (Pohl) Benth.	2	0,16	- -
<i>Symplocos platyphylla</i> (Pohl) Benth.	3	0,51	4,51 (8)
Tiliaceae			
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	1	0,04	- -
Vochysiaceae			
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	4	2,99	1,32 (23)
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	2	0,43	- -
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	3	1,18	1,22 (26)
<i>Vochysia rufa</i> Mart.	2	0,12	- -
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	4	2,01	7,35 (4)

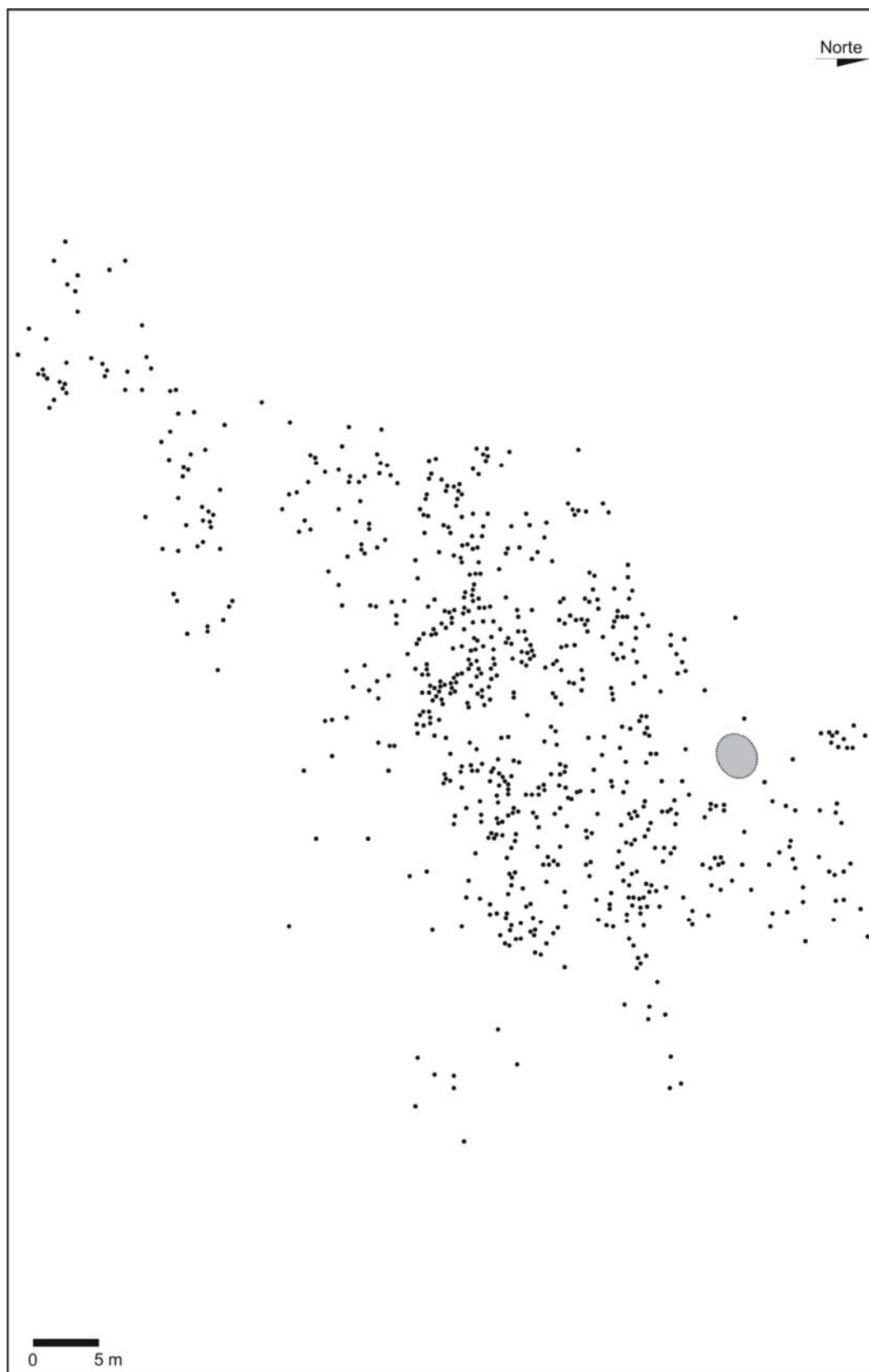
Anexo 2: Mapa das plantas atacadas pela colônia A de *Atta laevigata*. Elipse cinza representa a área aproximada do murundu em escala. A linha pontilhada indica a transição entre o cerrado e uma vereda dentro do território de forrageio da colônia.



Anexo 3: Mapa das plantas atacadas pela colônia B de *Atta laevigata*. Elipse cinza representa a área aproximada do murundu em escala. A linha pontilhada indica a transição entre o cerrado e uma vereda dentro do território de forrageio da colônia.



Anexo 4: Mapa das plantas atacadas pela colônia C de *Atta laevigata*. Elipse cinza representa a área aproximada do murundu em escala.



Anexo 5: Mapa das plantas atacadas pela colônia D de *Atta laevigata*. Elipse cinza representa a área aproximada do murundu em escala.

