

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

**Influência do habitat e da disponibilidade de substrato vegetal
na sobrevivência, crescimento e densidade de colônias da saúva
Atta laevigata (Fr. Smith) em uma área de Cerrado**

Ernane Henrique Monteiro Vieira Neto

2008

Ernane Henrique Monteiro Vieira Neto

**Influência do habitat e da disponibilidade de substrato vegetal
na sobrevivência, crescimento e densidade de colônias da saúva
Atta laevigata (Fr. Smith) em uma área de 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 2008

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

V658i Vieira Neto, Ernane Henrique Monteiro, 1982-
 Influência do habitat e da disponibilidade de substrato vegetal na sobrevivência, crescimento e densidade de colônias da saúva *Atta laevigata* (Fr. Smith) em uma área de cerrado / Ernane Henrique Monteiro Vieira Neto. - 2008.
 55 f. : il.

 Orientador: Heraldo Luis de Vasconcelos.
 Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
 Inclui bibliografia.

 1. Ecologia do cerrado - Teses. 2. Cerrados - Teses. I. Vasconcelos, Heraldo Luis de. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 581.5 (213.54)

Ernane Henrique Monteiro Vieira Neto

Influência do habitat e da disponibilidade de substrato vegetal na sobrevivência, crescimento e densidade de colônias da saúva *Atta laevigata* (Fr. Smith) em uma área de 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 2008

Prof. Dr. Emilio Miguel Bruna
University of Florida

Prof. Dr. Inara Roberta Leal
Universidade Federal de Pernambuco

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

UBERLÂNDIA
Fevereiro de 2008

*Dedicada aos meus pais, minhas irmãs e à
Fabiane, pela compreensão e apoio irrestrito.*

Agradecimentos

Ao meu orientador e amigo, Dr. Heraldo L. Vasconcelos, pelas idéias, conselhos, ajuda, recomendações e broncas durante esses anos, que foram fundamentais para a realização desse trabalho e para que me tornasse um bom aluno e um bom profissional nessa área da ciência.

Aos integrantes da banca, Dr. Emilio M. Bruna e Dra. Inara R. Leal, por aceitarem o convite e pelas sugestões valiosas que melhoraram a qualidade do trabalho.

Especialmente à Mestranda Fabiane Mundim, pela ajuda em todas as etapas desse trabalho, pela atenção, pelo apoio incondicional e por seu amor.

Ao Mestre Alan Nilo da Costa, pela amizade, ajuda valiosa no campo e pelas discussões.

Aos integrantes do LEIS, tanto os que já respiram outros ares quanto aqueles que ainda estão por lá, pela amizade, discussões e diversão, e pela ajuda no campo.

Ao Dr. Scott Powell, pelas discussões e sugestões relacionadas ao trabalho, e pela melhora na infra-estrutura de trabalho no Panga.

Ao Dr. Glauco Machado, também pelas sugestões ao trabalho.

À CAPES, pela bolsa de mestrado.

À Universidade Federal de Uberlândia pela disponibilização da Estação Ecológica do Panga e pelo fornecimento do transporte.

Ao Miguelito, quando o transporte acima mencionado falhava ou não estava disponível.

RESUMO

Vieira-Neto, Ernane H. M. 2008. Influência do habitat e da disponibilidade de substrato vegetal na sobrevivência, crescimento e densidade de colônias da saúva *Atta laevigata* (Fr. Smith) em uma área de Cerrado. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 55p.

Herbívoros generalistas normalmente aumentam em abundância em áreas degradadas. Entretanto, os mecanismos que governam este aumento são pouco conhecidos. Nesse estudo testei o efeito do habitat e da disponibilidade de recursos alimentares sobre um importante herbívoro do Cerrado, a saúva *Atta laevigata*. Através de experimentos de transplantes de rainhas entre habitats (estradas de terra e interior da vegetação) e suplementação de alimento (com e sem), determinei a importância desses fatores na sobrevivência, crescimento e densidade de colônias em diferentes fases de vida. Além disso, monitorei uma população de saúvas durante três anos e relatei parâmetros do habitat à abundância dessas formigas. Meus resultados mostraram que a sobrevivência das colônias durante a fase claustral foi significativamente maior nas estradas de terra e em áreas com vegetação esparsa. Além disso, colônias de 3 meses (fase incipiente) foram limitadas pelo habitat (sobrevivência maior nas estradas) e pela disponibilidade de substrato vegetal (sobrevivência e crescimento maiores das colônias suplementadas). Entretanto, o efeito do habitat deixou de existir para colônias de 15 meses (fase jovem); apenas a suplementação alimentar teve efeito sobre a sobrevivência e crescimento dessas colônias. Finalmente, a estrutura populacional variou pouco entre os anos de estudo, e a maior densidade de colônias pequenas foi relacionada às áreas com menor cobertura arbórea e de serapilheira e mais próximas a estradas de terra, enquanto que a densidade de colônias grandes não foi relacionada a nenhum desses parâmetros. Estes resultados indicam que a seleção de habitats para nidificação como as estradas de terra aumenta o *fitness* das colônias, através da maior sobrevivência claustral e na fase incipiente. Portanto, a maior abundância de *Atta* em áreas perturbadas é provavelmente resultante da maior sobrevivência de estágios iniciais devido a melhores condições microclimáticas e a redução na limitação por recursos alimentares nesses locais.

Palavras-chave: *Atta laevigata*, Cerrado, disponibilidade de alimento, efeitos do habitat, herbívoros, população, regulação

ABSTRACT

Vieira-Neto, Ernane H. M. 2008. Influence of habitat and plant-substrate availability on the survival, growth and density of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Fr. Smith) in an area of Cerrado. Master Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG, Brazil. 55p.

Generalist herbivores usually increase in abundance in disturbed habitats. However, the mechanisms driving this expansion are poorly known. In this study I tested the effects of habitat and availability of food resources on a keystone herbivore in Neotropical savannas, the leaf-cutter ant *Atta laevigata*. Through experimental transplants among habitats (dirt roads and vegetation) and supplementation of food (with and without), I determined the importance of these factors to the survival, growth and density of ant-colonies during different life-stages. Furthermore, I monitored an ant population for three years and related habitat parameters to the abundance of ant-colonies. My results showed that the survivorship during the claustral phase was significantly higher in dirt roads and in areas with a sparser tree cover. In addition, 3-month old colonies (incipient phase) were limited by habitat (greater survival in dirt roads) and by food availability (greater survival and growth of supplemented colonies). However, the habitat effect disappeared in 15-month old colonies (young phase); only food availability resulted in greater survival and growth of these colonies. Finally, population structure was similar among the study years, and the greater density of small colonies was related to lower tree-cover, litter-cover and greater proximity to dirt roads, while density of big colonies was not related to any of these parameters. The results indicate that the selection of roads as preferred nesting sites by *Atta* queens increase the fitness of the colony as a result of the increased survival during initial life-stages (claustral and incipient phases). Thus, the increased abundance of *Atta* in disturbed habitats is probably a result of the increased survival at early life-stages due to better microclimate and the release of food limitation in these habitats.

Key-words: *Atta laevigata*, Cerrado, food availability, habitat effects, herbivores, population, regulation

ÍNDICE

	Página
RESUMO	iii
ABSTRACT	iv
INTRODUÇÃO GERAL	01
CAPÍTULO 1: Como mudanças na cobertura arbórea em uma área de cerrado influenciam a sobrevivência claustral da saúva <i>Atta laevigata</i> ?	03
Introdução	04
Métodos	07
Área de estudo	07
Espécie estudada	08
Delineamento experimental	08
Análise estatísticas	10
Resultados	11
Discussão	14
CAPÍTULO 2: Conseqüências da suplementação alimentar e da abertura de estradas para a sobrevivência e crescimento de jovens colônias da saúva <i>Atta laevigata</i>	19
Introdução	20
Métodos	23
Área de estudo	23
Delineamento experimental	23
Análises estatísticas	24
Resultados	26
Discussão	29
CAPÍTULO 3: Efeitos da estrutura da vegetação sobre a abundância e distribuição da saúva <i>Atta laevigata</i> em uma área de cerrado	32
Introdução	33
Métodos	35
Área de estudo	35
Estrutura populacional	35
Parâmetros do habitat e sua relação com a densidade e distribuição de <i>A. laevigata</i>	36
Análises estatísticas	37
Resultados	38
Discussão	41
CONCLUSÃO GERAL	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

Introdução Geral

O Cerrado é um bioma com grande parte de sua área já transformada em pastagens, áreas agrícolas ou urbanas (Marris 2005). Apenas 20% da vegetação original do Cerrado permanece inalterada, mantida em pequenos fragmentos de vegetação isolados uns dos outros e circundados por uma matriz inóspita (Marris 2005). Áreas fragmentadas geralmente não comportam animais de médio e grande porte (Primack & Rodrigues 2001), como predadores de herbívoros, e ainda são influenciadas por efeitos de borda que podem alterar a vegetação, aumentando a mortalidade de plantas tardias e permitindo a entrada de plantas pioneiras no sistema (Hoffmann 1996). Além disso, remanescentes de cerrado geralmente são submetidos a processos de fragmentação interna em decorrência da abertura de estradas de terra (Vasconcelos et al. 2006), que causam diversos efeitos deletérios ao sistema (revisado em Spellerberg 1998, Trombulak & Frissell 2000). Esses fatores poderiam contribuir para o aumento na abundância de herbívoros generalistas, como as formigas saúvas (gênero *Atta*), uma vez que existe preferência dessas formigas por áreas com vegetação esparsa (Jaffe & Vilela 1989, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherrett 1995, Vasconcelos *et al.* 2006) e por plantas pioneiras características de estágios sucessionais iniciais (Farji-Brener 2001). Assim, essas formigas poderiam aumentar em abundância em áreas do Cerrado brasileiro, frequentemente submetidas a processos de fragmentação e destruição da vegetação, o que desencadearia alterações na dinâmica da vegetação do Cerrado em função de intensa atividade de desfolha dessas formigas (exemplo em Costa *et al.* 2008). No entanto, o conhecimento da biologia básica desses insetos herbívoros ainda é deficiente em muitos aspectos, especialmente no que concerne a regulação de suas populações por locais de nidificação, características do habitat e disponibilidade de alimento (plantas palatáveis).

Surpreendentemente, nos poucos estudos populacionais existentes para saúvas (sendo a maioria realizada em florestas tropicais), apenas alguns parâmetros como densidade e distribuição têm sido abordados (e.g., Rockwood 1973, Jonkman 1979a, Fowler 1983, Fowler *et al.* 1984, 1986, Fowler 1987, 1988, Vasconcelos 1988, Perfecto & Van der Meer 1993). Evidências experimentais para possíveis fatores reguladores de saúvas inexistem, mesmo que a compreensão desses fatores seja útil tanto para a adoção de estratégias corretas de criação e manejo de áreas naturais fragmentadas no Cerrado, quanto para o controle da ação desses importantes herbívoros em áreas naturais ou agrícolas onde a densidade de suas populações é elevada. Assim, neste estudo, apresento evidências experimentais de fatores que limitam a sobrevivência e o crescimento de colônias de saúvas no cerrado. No primeiro capítulo demonstro o efeito das estradas de terra e locais com vegetação esparsa na sobrevivência claustral das colônias, um período cuja mortalidade é normalmente alta. No segundo capítulo, determino os efeitos da suplementação alimentar e do habitat sobre a sobrevivência e crescimento de colônias incipientes (3 meses de idade) e jovens (15 meses). Finalmente, no terceiro capítulo mostro resultados do monitoramento de uma população de saúvas durante três anos, com ênfase na estrutura da população e nos efeitos de parâmetros do habitat sobre a abundância das colônias.

CAPÍTULO 1

Como mudanças na cobertura arbórea em uma área de cerrado influenciam a sobrevivência claustral da saúva *Atta laevigata*?

Introdução

Os efeitos que alterações antrópicas podem exercer em habitats naturais têm sido uma grande preocupação da pesquisa ecológica. Na região Neotropical, a perda ou fragmentação da vegetação de florestas e savanas têm decorrido principalmente de desmatamentos e criação de estradas (Laurance *et al.* 1999, Coffin 2007), normalmente resultando em efeitos negativos para o ambiente. Sabe-se, por exemplo, que a incidência de luz e vento aumenta em clareiras e bordas próximas à estradas, o que pode alterar o microclima local (Camargo & Kapos 1995). Além disso, a criação de estradas ou clareiras normalmente resultam em uma abrupta interrupção da vegetação, criando uma barreira para a dispersão e deslocamento de muitas espécies de plantas e animais (Sekercioglu & Sodhi 2007). Por exemplo, algumas aves não conseguem cruzar nem mesmo estreitas estradas entre duas manchas de vegetação, o que poderia interferir negativamente na sua busca por alimento, locais de nidificação e parceiros para acasalamento (Askins *et al.* 2007).

Alguns grupos de animais parecem, no entanto, ser positivamente influenciados por alterações no habitat. Por exemplo, sabe-se que muitos herbívoros são favorecidos pela criação de bordas na vegetação, especialmente os generalistas como as formigas-cortadeiras do gênero *Atta* (revisto em Wirth *et al.* 2008). Populações desse inseto normalmente aumentam em áreas perturbadas (Vasconcelos 1988, Vasconcelos & Cherrett 1995). Esse aumento é normalmente atribuído ao grande número de plantas pioneiras presentes nesses habitats, de acordo com a hipótese do forrageamento palatável (Farji-Brener 2001). No entanto, acredito que seja improvável que a maior disponibilidade de pioneiras seja a única explicação para o aumento na abundância de *Atta* nesses habitats. Isso porque colônias de diferentes estágios de vida são

encontradas em locais diferentes. Enquanto colônias maduras são normalmente encontradas próximas à bordas de vegetação (Wirth *et al.* 2007), colônias jovens são normalmente encontradas diretamente nas clareiras e estradas de terra (Vasconcelos 1990, Vasconcelos *et al.* 2006). Além disso, a ecologia de forrageamento muda entre os distintos estágios de vida da saúva (Wetterer 1994). Colônias maduras de *Atta* geralmente apresentam forte preferência por algumas espécies de plantas arbóreas disponíveis na área (Farji-Brener 2001), enquanto colônias jovens preferem herbáceas e gramíneas (Wetterer 1994). No entanto, é improvável que a preferência alimentar influencie colônias de *Atta* que estejam na fase claustral, quando não existe forrageamento. Durante este estágio, a rainha cuida do fungo mutualista e dos primeiros ovos com recursos próprios, sem deixar o ninho (Fowler *et al.* 1986). A fase claustral dura aproximadamente três meses e pode ser considerada um gargalo populacional para as saúvas, dado o alto índice de mortalidade (Fowler *et al.* 1986). Somente após esse período as colônias sobreviventes finalmente começam a forragear. Nesse sentido, outros fatores, além da presença dos recursos alimentares, poderiam influenciar o estabelecimento e sobrevivência claustral de saúveiros em locais como clareiras e estradas de terra, como mudanças microclimáticas ou a diminuição dos inimigos naturais.

Sabe-se que clareiras e estradas de terra favorecem o pouso das rainhas e o estabelecimento inicial dos saúveiros, em função da menor cobertura arbórea e de serapilheira (Vasconcelos 1990, Vasconcelos *et al.* 2006). Assim, essas áreas com menor cobertura arbórea poderiam não somente ser locais onde a colonização inicial é facilitada, mas também locais favoráveis ao desenvolvimento do fungo inicial e das primeiras operárias da colônia durante a fase claustral. Porém até o momento, nenhum estudo avaliou como a sobrevivência claustral de saúveiros poderia ser influenciada por mudanças na cobertura da vegetação. Como a criação de

estradas, emudaças na cobertura arbórea de maneira geral, são cada vez mais comuns no Cerrado brasileiro (Vasconcelos *et al.* 2006), testei a hipótese de que estradas e clareiras favorecem a sobrevivência claustral de colônias da saúva *Atta laevigata* (Fr. Smith) quando comparadas a tipos de vegetação do Cerrado com proporção de cobertura arbórea gradualmente maiores. Além disso, espero que, dentro da vegetação, áreas com menor cobertura arbórea favoreçam a sobrevivência claustral dos sauveiros.

Métodos

Área de estudo

Conduzi este estudo nos anos de 2005 e 2006 na Estação Ecológica do Panga (EEP), uma reserva de Cerrado com 404 hectares, distante 40 km da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (19°10' S, 48°23' O). A região é caracterizada por um clima subtropical, com duas estações bem-definidas: um inverno seco (de Maio a Setembro) e um verão chuvoso (de Outubro a Abril). A temperatura anual média é de 22 °C, enquanto a precipitação é de aproximadamente 1650 mm. Os solos nesse local são primariamente latossolos vermelhos bem-drenados, cuja acidez varia de moderada a forte (Embrapa 1982). Solos hidromórficos pobremente drenados também podem ser encontrados. A maioria dos tipos de vegetação do Cerrado está presente na reserva (Costa & Araújo 2001). Todo o trabalho de campo foi executado na parte sul da reserva, onde se encontram a maioria das estradas de terra.

Para comparar a sobrevivência claustral de saúveiros fundados em estradas de terra e no interior da vegetação do Cerrado, selecionei três fito-fisionomias, além das estradas de terra, para a condução de transplantes experimentais de rainhas de *Atta*: o *cerradão*, o *cerrado denso* e o *cerrado sensu-stricto*. O *cerradão* é um tipo de vegetação florestal do Cerrado, caracterizado por árvores entre 8 e 12 m de altura e cobertura arbórea de até 90%, com ausência de extrato herbáceo-graminoso (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Já o *cerrado denso* e o *cerrado sensu-stricto* são exemplos de vegetação savânica, dominadas por arbustos e árvores entre 3 e 8 m de altura e com cobertura arbórea entre 30 e 70%. O *cerrado denso* tem maior proporção de cobertura arbórea do que o *cerrado sensu-stricto*, cujo extrato herbáceo-graminoso é mais

proeminente entre as árvores (*sensu* Ribeiro & Walter 1998, Oliveira-Filho & Ratter 2002). O último habitat selecionado foram as estradas de terra, análogas a clareiras na vegetação pelo fato de serem locais mantidos sem cobertura arbórea ou de serapilheira através de manutenções regulares, a fim de facilitar o deslocamento em algumas áreas da reserva e também para serem usadas como barreiras contra incêndio.

Espécie estudada

Atta laevigata é uma espécie de formiga amplamente distribuída na região Neotropical, encontrada principalmente em áreas perturbadas de florestas tropicais e savanas (Vasconcelos 1997). Colônias dessa espécie de saúva são caracterizadas normalmente por um único monte de terra, convexo, com galerias subterrâneas estendendo-se por até 25 m de distância para entradas marginais, onde se originam trilhas de forrageamento superficiais (Mariconi 1970). *Atta laevigata* pode ser facilmente reconhecida pela grande e brilhante cabeça vermelha da casta dos soldados, o que deu a essa espécie o nome popular de “saúva-cabeça-de-vidro”.

Delineamento experimental

Antes da revoada (vôo nupcial) de 2005 e 2006, montei em todos os habitats parcelas experimentais, distantes 25 m umas das outras, para o estabelecimento de novas colônias. O número de parcelas foi diferente entre os habitats, variando de 4 a 12 em 2005 e de 6 a 12 em 2006 (Tabela 1). Em cada parcela, coloquei entre 5 e 8 canos de PVC (20 cm de altura x 10 cm de diâmetro cada), distantes 1 m entre si. Enterrei cada cano 3 cm no solo previamente limpo de

serapilheira e qualquer outro detrito. No centro de cada parcela medi a cobertura da vegetação com um densiômetro esférico posicionado a 0,5 m de altura do solo.

Quando a revoada das saúvas ocorreu, em Novembro de 2005 e Novembro de 2006, coletei cuidadosamente as rainhas que tinham acabado de pousar (muitas ainda estavam removendo suas asas) e as coloquei em tubos de plástico transparentes. Mantive as rainhas em um local sombreado por, no máximo, 30 minutos, para evitar mortalidade em função de um acondicionamento prolongado. Assim que rainhas suficientes haviam sido coletadas, eu as transplantava para as parcelas, colocando uma rainha em cada cano. Antes de colocar a rainha eu checava se algum detrito havia caído dentro do cano; se sim, limpava novamente o local e só então colocava a rainha. Apesar do cano de PVC, alto e com a superfície lisa, servir para dificultar a fuga das rainhas, eu o tampava com uma tela de nylon, com malha de 2 x 2 mm e presa por uma borracha, para evitar que rainhas escapassem e para protegê-las contra predadores, principalmente o besouro escarabeídeo *Canthon virens*, especialista em predação de rainhas (Vasconcelos *et al.* 2006). Já a entrada de outros predadores, especialmente outras formigas, era apenas dificultada, mas não impedida. Dessa maneira, as rainhas possuíam um espaço limitado, mas livre de seu principal predador na área, para iniciar a fundação da colônia. Como as rainhas geralmente gastam menos de 24 h para finalizar a escavação (Autuori 1941), eu voltava após 24 h em todas as parcelas e anotava se as rainhas haviam fundado a colônia com sucesso (quando a galeria inicial estava tampada com solo) (Fowler 1987) ou se haviam morrido (nesse caso, tentei determinar a causa da morte). O sucesso na fundação da colônia significava o início do período claustral, que geralmente dura menos de 90 dias. Depois desse período, as primeiras operárias da colônia reabrem a galeria inicialmente excavada pela rainha (isto é, emergem) e começam a

forragear. Retornei, então, depois de três meses à todas as colônias que entraram na fase claustral e anotei se haviam sobrevivido ou morrido.

Análises estatísticas

Utilizei cada parcela experimental como unidade amostral, para obter uma proporção de sobrevivência claustral em cada parcela e assim reduzir o número de zeros que existiria caso cada rainha fosse considerada viva ou morta. Para cada parcela, primeiramente contei o número de rainhas que fundaram uma colônia com sucesso (i.e., iniciaram a fase claustral). Em seguida, contei o número de colônias que emergiram (i.e., sobreviveram a fase claustral) e o dividi pelo número que iniciou a fase claustral para obter a proporção de sobrevivência claustral. Considerei para a análise apenas as parcelas experimentais em que pelo menos 3 rainhas iniciaram a fase claustral, para que as proporções de sobrevivência não fossem influenciadas por um baixo número de rainhas em cada parcela. Assim, duas das 32 parcelas em 2005 (uma na estrada e uma no cerrado *sensu-stricto*) e uma de 35 (na estrada) em 2006 foram excluídas da análise. Utilizei a ANOVA, com o tipo de habitat como um fator de quatro níveis e a proporção de sobrevivência claustral como a variável dependente, para testar o efeito do habitat sobre a sobrevivência claustral. Usei o teste LSD de Fisher para determinar se os habitats eram diferentes entre si em relação a sobrevivência claustral. Finalmente, utilizei o teste t para determinar diferenças na sobrevivência claustral entre estradas e vegetação independentemente do tipo de vegetação. Os dados coletados em anos diferentes foram analisados separadamente.

Resultados

No total, 165 rainhas em 2005 e 175 em 2006 foram experimentalmente transplantadas aos quatro habitats. A proporção média de rainhas que sobreviveram ao período claustral foi significativamente diferente entre os habitats nos dois anos (2005: $F_{3, 26} = 10,64$; $p < 0,001$; Figura 1A; 2006: $F_{3, 30} = 5,15$; $p = 0,005$; Figura 1B).

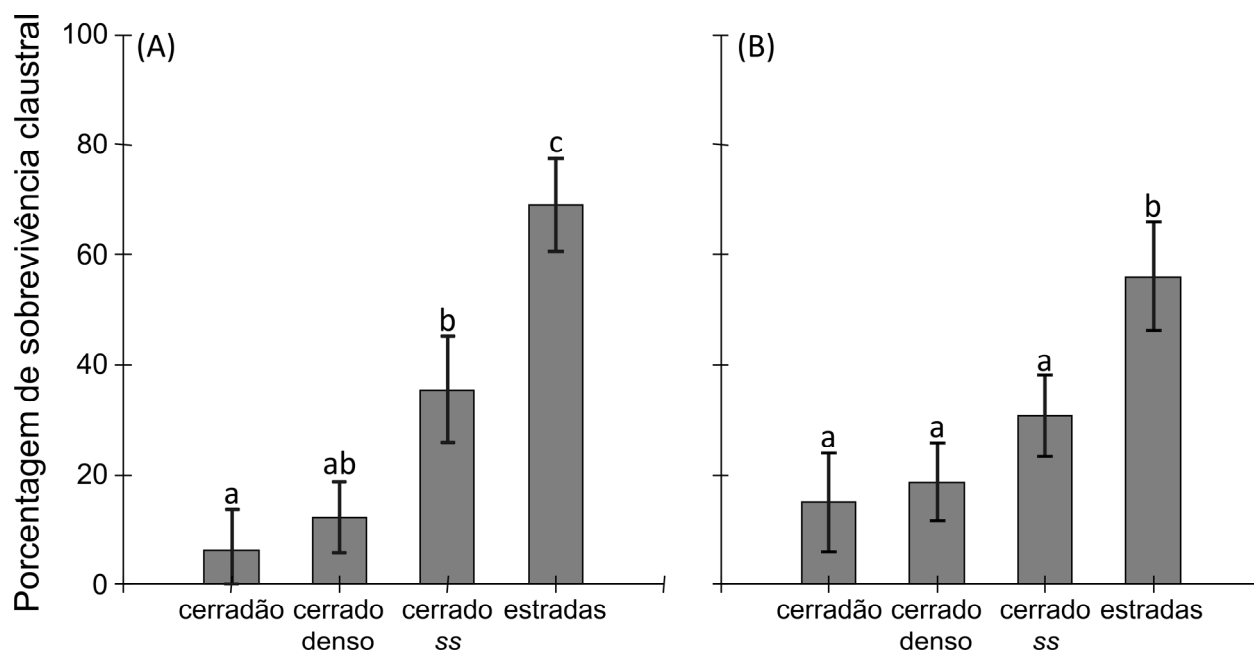


Figura 1 – Padrão de sobrevivência claustral da saúva *Atta laevigata* em habitats com variáveis níveis de cobertura arbórea em (A) 2005 e (B) 2006. A cobertura arbórea diminui da esquerda para a direita em cada figura. As Barras representam a proporção média de sobrevivência claustral, enquanto linhas verticais representam ± 1 EP. Letras diferentes sobre as barras significam diferenças significativas entre os habitats (Fisher's LSD: $p < 0,05$).

De maneira geral, o número de colônias sobreviventes nas estradas de terra em 2005 foi aproximadamente 10 vezes maior do que no *cerradão*, cinco vezes maior do que no *cerrado*

denso e mais do que o dobro da sobrevivência claustral no *cerrado sensu-stricto*. No segundo ano, a sobrevivência nas estradas também foi maior que nos demais habitats. Colônias claustrais sobreviveram muito mais nas estradas de terra do que no *cerradão* e *cerrado denso* (aproximadamente 4 e 3 vezes maior, respectivamente), enquanto a sobrevivência foi quase 2 vezes maior do que no *cerrado sensu-stricto* (vegetação com menor cobertura arbórea, Tabela 1).

Tabela 1. Cobertura arbórea, número inicial de rainhas transplantadas, número de rainhas mortas e número de colônias que iniciaram a fase claustral iniciada para todos os habitats nos dois anos do estudo. Valores entre parênteses para a cobertura arbórea indicam o valor mínimo e máximo, enquanto que para o número inicial de rainhas valores entre parênteses representam o número de parcelas.

	<i>cerradão</i>	<i>cerrado denso</i>	<i>cerrado ss</i>	estradas
<i>2005</i>				
% de cobertura arbórea	83 (79-89)	78 (61-86)	44 (12-60)	0
Nº inicial de rainhas	20 (4)	30 (6)	55 (11)	60 (12)
Rainhas mortas por:				
predação	1	2	2	5
razões desconhecidas	8	6	8	2
Iniciaram a fase claustral	11	22	45	53
<i>2006</i>				
% de cobertura arbórea	87 (79-95)	77 (70-87)	45 (29-60)	0
Nº inicial de rainhas	30 (6)	31 (6)	59 (12)	55 (11)
Rainhas mortas por:				
predação	0	0	10	3
razões desconhecidas	4	4	3	6
Iniciaram a fase claustral	26	27	46	46

Além disso, dentro da vegetação, a sobrevivência claustral foi inversamente proporcional a cobertura arbórea, mas apenas no primeiro ano (Figura 1A). No segundo ano, houve uma tendência de maior sobrevivência em vegetações mais esparsas, mas as diferenças não foram significativas (Figura 1B). Quando considerei apenas diferenças entre estradas de terra e vegetação, independentemente do tipo de vegetação, a sobrevivência claustral foi significativamente maior nas estradas de terra que nos demais habitats nos dois anos (2005: $t = 4,76$; $gl = 28$; $p < 0,001$; 2006: $t = 3,61$; $gl = 32$; $p = 0,001$; Figura 2).

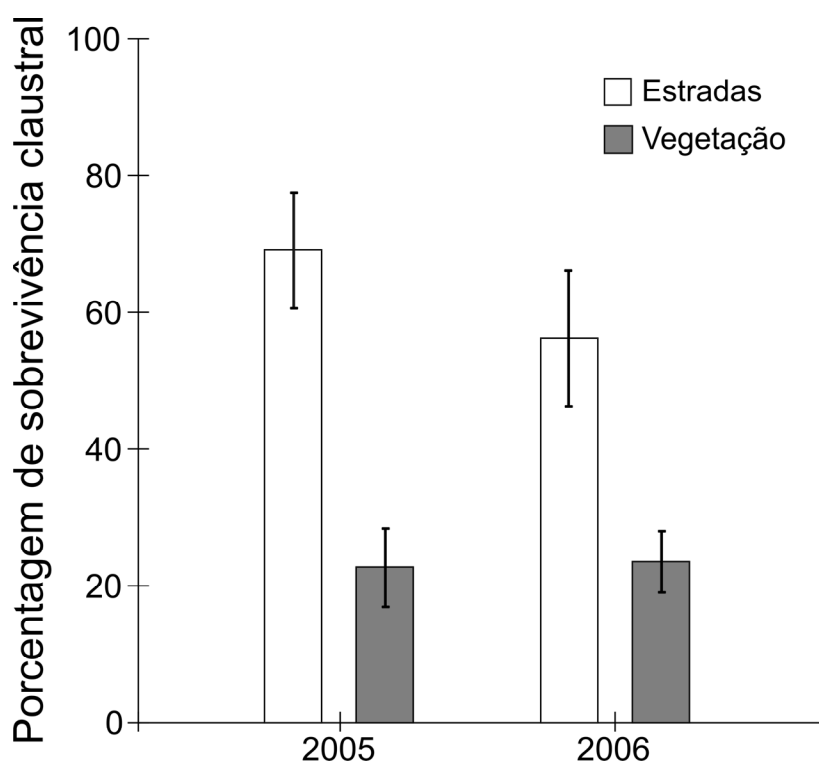


Figura 2 – Diferenças na sobrevivência claustral da saúva *Atta laevigata* entre estradas de terra e interior da vegetação, independente do tipo de vegetação, nos dois anos do estudo. As barras representam a proporção média de sobrevivência claustral, enquanto linhas verticais representam ± 1 EP.

Discussão

A abertura de pequenas clareiras e estradas de terra favorece as tentativas de colonização inicial das rainhas de *Atta* (Vasconcelos 1990, Vasconcelos *et al.* 2006). Entretanto, ainda era incerto se a subsequente sobrevivência claustral dessas colônias poderia ser influenciada por mudanças na cobertura arbórea como a criação de estradas de terra. Nesse estudo, eu demonstro pela primeira vez o importante papel das estradas para a sobrevivência dos saúveiros de *A. laevigata* no Cerrado durante o período claustral. A sobrevivência claustral foi consistentemente maior nas estradas do que no interior da vegetação, independente do tipo de vegetação, nos dois anos do estudo. Além disso, a sobrevivência claustral foi inversamente proporcional à cobertura da vegetação. Apesar dos recursos palatáveis terem sido propostos como fatores que influenciam a presença de colônias adultas de saúvas em habitats perturbados (Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2007), eles não explicam a maior sobrevivência claustral nesses habitats, pois nessa fase as colônias não forrageiam. Assim, acredito que existam pelo menos duas hipóteses adicionais que possam explicar esse elevado índice de sobrevivência de *A. laevigata* nas estradas de terra e vegetação mais esparsa: maior estabilidade estrutural e microclimática aos saúveiros iniciais e condições inapropriadas à presença dos inimigos naturais das saúvas (Wirth *et al.* 2008).

Espécies de animais que nidificam no solo normalmente selecionam habitats que conferem estabilidade estrutural e microclimática a seus ninhos (Ryti & Case 1986). Por exemplo, a espécie de formiga *Paraponera clavata* parece preferir nidificar em habitats onde o solo é mais seco, para evitar efeitos detrimenais da água em seu ninho (Elahi 2005). Como a maioria dos solos do Cerrado é dominada por solos arenosos, com grande drenagem de água para as camadas inferiores (Amorim & Batalha 2007), as saúvas poderiam apresentar maior

sobrevivência claustral nas estradas em função da maior compactação do solo nesses locais. Estudos prévios em nossa área demonstraram que a dureza do solo nas estradas é maior do que no interior da vegetação (Vasconcelos *et al.* 2006). Isso poderia indicar que a água penetra mais lentamente no solo das estradas do que dentro da vegetação. De fato, observei a água acumulando-se nas estradas durante várias horas após fortes chuvas, enquanto que dentro da vegetação raramente vi isso. Como colônias claustrais normalmente estão entre 1 e 15 cm de profundidade (Autuori 1942; Fernández-Marín *et al.* 2004), uma menor penetração de água e a maior compactação do solo poderiam conferir uma estrutura mais estável e um microclima mais favorável ao ninho que acabou de ser fundado. De fato, foi sugerido que uma possível causa de mortalidade claustral são as grandes variações de umidade na camada superficial do solo e a inundação da câmara inicial (Autuori 1950). Dado que danos estruturais durante a fase claustral possivelmente não seriam reparados pela rainha sem um custo ao ninho, nidificar em um local onde a probabilidade de colapso seja menor seria vantajoso para a sobrevivência da colônia nesse período. Além disso, é provável que a compactação do solo na estrada favoreça de alguma forma processos de manutenção de umidade, temperatura interna e trocas gasosas (Weber 1966, Hölldobler & Wilson 1990) da colônia claustral. Dessa forma, a estrada seria um local que beneficiaria a sobrevivência e o desenvolvimento do fungo, que é bastante sensível a variações no microclima (Kleineidam & Roces 2000, Roces & Kleineidam 2000, Kleineidam *et al.* 2001).

Como normalmente a mortalidade de estágios iniciais é alta na natureza, as rainhas e o fungo inicial de formigas cultivadoras de fungos podem ser vulneráveis à diversas ameaças (Fernández-Marín *et al.* 2004). As rainhas, antes e durante a fundação da colônia, normalmente são atacadas por tatús, roedores, aves e besouros, além de operárias de saqueiros adultos e outras formigas (Autuori 1950, Fowler *et al.* 1986, Vasconcelos *et al.* 2006). Por outro lado, colônias

iniciais são normalmente ameaçadas por pequenos organismos como ácaros (Autuori 1942), colêmbolos (Kweskin 2004), fungos parasitas (Currie *et al.* 1999), patógenos do solo (Fernández-Marín *et al.* 2004), além das formigas-de-correição (Swartz 1998, Powell & Clark 2004) e tatús (Autuori 1950). Os ácaros invadem a colônia para se alimentarem do fungo e sugarem os ovos, o que faz com que a rainha deixe de executar suas funções higiênicas e passe a combatê-los (Autuori 1942). A combinação da ausência de cuidado da rainha com as atividades dos ácaros quase sempre resulta na morte do fungo, o que os torna uma das principais causas de mortalidade claustral de saúveiros (Autuori 1942). Como muitos ácaros podem ser encontrados no solo ou associados à alguma planta (Gillott 2005), o solo compactado e sem vegetação nas estradas poderia fazer com que colônias claustrais estabelecidas nesses locais sejam menos susceptíveis ao ataque de ácaros. De maneira similar, os colêmbolos são um importante grupo de invasores dos jardins (Weber 1957). Alimentam-se do micélio do fungo e podem tornar-se numerosos na colônia e competir por comida diretamente com as formigas (Kweskin 2004). Podem ser encontrados em maior abundância e diversidade em solos úmidos, na serapilheira e em madeira em decomposição, e geralmente não toleram dessecação (Gillott 2005). Assim, a ausência de habitats apropriados aos colêmbolos nas estradas poderia diminuir sua abundância, beneficiando colônias claustrais estabelecidas nesses locais.

Já patógenos virulentos como o fungo parasita *Escovopsis* podem rapidamente matar a colônia se a parte contaminada não for removida pelas operárias (Currie 2001). Entretanto, estudos prévios não encontraram *Escovopsis* em rainhas e colônias claustrais de *Atta colombica* (Currie *et al.* 1999). Além disso, poucas colônias de *A. colombica* recentemente saídas da fase claustral estavam contaminadas, o que indica que sua transmissão é horizontal (entre colônias estabelecidas) e somente ocorre algum tempo após o início do forrageamento (Currie *et al.*

1999). Apesar disso, os mecanismos de transmissão ainda são incertos, já que *Escovopsis* não foi encontrado no ar e nem no material forrageado por *A. colombica* (Currie *et al.* 1999). Entretanto, é possível que ácaros possam levar esporos desse fungo parasita de uma colônia à outra (Currie 2001). Além disso, podem existir outros patógenos tanto na vegetação quanto no solo (Fernández-Marín *et al.* 2004) que ameaçariam o fungo mutualista. De fato, grande parte da mortalidade de saúveiros durante a fase claustral de *Atta* foi atribuída à patógenos (Autuori 1941, Fowler *et al.* 1986), talvez por dependerem exclusivamente da rainha para executar funções de limpeza. Dessa forma, assim como a fundação de colônias através de uma única rainha (haplometrose; Hölldobler & Wilson 1990) e a fundação claustral foram adaptações de *Atta* para tentar eliminar contaminações nessa fase (Fernández-Marín *et al.* 2004), a seleção de estradas para estabelecimento da colônia poderia conferir às saúvas alguma vantagem adaptativa contra essas ameaças, principalmente na fase claustral quando não existem operárias para defender a colônia.

Por outro lado, formigas-de-correição da espécie *Nomamyrmex esenbeckii* (Ecitoninae), primariamente subterrâneas, desmantelam o fungo ao invadir colônias de *Atta* procurando por ovos e larvas (Powell & Clark 2004). Essas formigas poderiam atacar colônias iniciais de *Atta* devido a ausência de uma defesa eficiente (Swartz 1998), contribuindo para a elevada mortalidade desses estágios iniciais (Fowler *et al.* 1986). Entretanto, sabe-se que formigas-de-correição sobem até a superfície para atravessar estradas e até mesmo trilhas na vegetação devido à compactação do solo (O'Donnell *et al.* 2007). Assim, a mobilidade dessas formigas poderia ser reduzida no subsolo da estrada, o que poderia comprometer seu forrageamento. Dessa forma, enquanto colônias claustrais na vegetação poderiam ser encontradas e invadidas por essas formigas durante o deslocamento subterrâneo, é improvável que sejam encontradas no subsolo

das estradas, onde correições atravessam sobre a superfície. Além disso, formigas-de-correição provavelmente não sobrevivem em habitats perturbados (Swartz 1998), o que também resultaria em maior sobrevivência de as colônias claustrais fundadas nas estradas. Finalmente, os tatús podem cavar exatamente nos locais onde as rainhas abriram a galeria inicial, matando a colônia (Autuori 1950). Áreas com cobertura arbórea mais densa fazem com que as marcas características deixadas pelas rainhas durante a excavação permaneçam por mais tempo, o que não acontece em locais com vegetação mais esparsa e nas estradas (obs. pess.). Dessa forma, chuvas que comumente ocorrem durante o período claustral provavelmente lavam as marcas em locais abertos, diminuindo a probabilidade de um tatú encontrar a colônia claustral. Além disso, tatús diminuem em abundância em habitats perturbados, o que reduz a pressão de predação sobre saúveiros iniciais (Rao 2000).

CAPÍTULO 2

**Consequências da suplementação alimentar e da abertura de estradas para a sobrevivência
e crescimento de jovens colônias da saúva *Atta laevigata***

Introdução

Um importante objetivo dos estudos ecológicos é determinar quais fatores interferem na sobrevivência, distribuição e abundância dos organismos (Deslippe & Savolainen 1994). Apesar de várias populações poderem ser influenciadas por predadores, parasitóides e competidores, normalmente são os recursos os fatores mais importantes (Debouzie *et al.* 2002, Dmitriew & Rowe 2005, Hall *et al.* 2007). Mas enquanto a disponibilidade de recursos não-consumíveis (como abrigo) geralmente não é afetada por seu uso, a de recursos consumíveis (como comida) pode ser (Bayliss & Choquenot 2002). Por isso, a disponibilidade de recursos alimentares pode ter um forte efeito sobre populações animais (Abbott & Dwyer 2007).

Vários autores sugerem que populações de herbívoros podem ser limitadas por recursos alimentares (Murdoch 1966, Debouzie *et al.* 2002, Abbott & Dwyer 2007). Isto pode ocorrer em função da diferença de qualidade entre os recursos disponíveis (Farji-Brener 2001, Dmitriew & Rowe 2005). Existe variação na qualidade nutricional e quantidade de defesas (químicas e/ou físicas) entre as espécies de plantas no ambiente (Farji-Brener 2001). Mas esse padrão pode ser fortemente alterado em habitats perturbados. Sabe-se, por exemplo, que muitas espécies de herbívoros aumentam em abundância em habitats perturbados (Barbosa *et al.* 2005, Wirth *et al.* 2008), normalmente em função das condições microclimáticas mais apropriadas e menor pressão de predação (Wirth *et al.* 2008), mas também em virtude da maior disponibilidade de plantas pioneiras nesses ambientes (Farji-Brener 2001, Urbas *et al.* 2007). Plantas pioneiras são mais palatáveis, pois têm crescimento rápido e menos defesas químicas, e são comuns em ambientes em início de sucessão (Coley 1983). Dessa forma, perturbações ao habitat normalmente levam a uma agregação dessas plantas nas áreas alteradas, o que conseqüentemente atrai os herbívoros

(Farji-Brener 2001). Isso se aplica a um importante herbívoro Neotropical: as saúvas, conhecidas por sua relevância econômica e ecológica (Hölldobler & Wilson 1990). Existem evidências de que colônias maduras desse inseto aumentam em abundância em áreas em processo de sucessão secundária como clareiras, florestas secundárias, bordas de vegetação e próximo a estradas (Schoereder 1998; Vasconcelos & Cherrett 1995, Vasconcelos *et al.* 2006, Wirth *et al.* 2007), provavelmente em função da maior presença de espécies pioneiras (Farji-Brener 2001). Entretanto, para colônias incipientes (recém saídas da fase claustral) ainda não estão claros quais fatores influenciam sua sobrevivência e abundância. Apesar da pressão de predadores ter sido sugerida como possível causa da mortalidade dessas colônias (Rao 2000, Rao *et al.* 2001, Terborgh *et al.* 2001), o efeito das perturbações ao habitat e da disponibilidade de recursos alimentares continua incerto. Essa incerteza baseia-se na alta mortalidade desse tipo de colônia nos habitats em geral (Autuori 1950) e em indícios de que colônias maduras e incipientes diferem entre si no tipo de forrageamento e material coletado (Wetterer 1994). Dessa forma, recursos alimentares adequados para colônias maduras não necessariamente seriam bons para colônias incipientes. Sabe-se que o sucesso de fundação e a sobrevivência claustral aumentam em estradas (Vasconcelos *et al.* 2006, Capítulo 1) e que a falta de alimento pode afetar negativamente o fungo mutualista (Bass 1997).

Nesse estudo, testei experimentalmente o efeito da presença de estradas e da adição de alimento na sobrevivência e crescimento de colônias jovens de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado. Apesar da limitação de recursos alimentares ser prejudicial para todos os organismos vivos em qualquer idade, pode ser especialmente importante nos primeiros estágios de insetos sociais, quando a colônia ainda não está bem estabelecida no habitat (Deslippe & Savolainen 1994). Assim, minha hipótese é de que colônias recém-estabelecidas (incipientes, 3 meses de

vida) em estradas de terra sobrevivem e crescem mais do que aquelas dentro da vegetação, devido à melhores condições para o desenvolvimento do fungo mutualista. Além disso, a adição de alimento aumentaria a sobrevivência e o crescimento dessas colônias nos dois habitats. Já para colônias um ano mais velhas (15 meses, jovens), espero que não haja efeito do habitat sobre a sobrevivência e crescimento. Finalmente, espero que a adição de alimento tenha efeito significativo apenas no crescimento de colônias pequenas.

Métodos

Área de estudo

Conduzi este estudo entre janeiro e outubro de 2007 na Estação Ecológica do Panga (EEP), uma reserva com 404 hectares, distante 40 km da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (19°10' S, 48°23' O). Para maiores detalhes sobre a reserva, veja capítulo 1, página 5.

Delineamento experimental

Estabeleci um experimento fatorial para testar os efeitos do habitat e da suplementação alimentar na sobrevivência e crescimento de colônias incipientes e jovens da saúva *Atta laevigata* (veja detalhes da espécie no capítulo 1, página 5). Colônias incipientes são aquelas originadas na revoada anterior (2006), que acabaram de sair da fase claustral, tendo aproximadamente três meses de idade. Seu monte de terra normalmente tem diâmetro máximo entre 7 e 10 cm. Já as colônias jovens têm aproximadamente 15 meses de idade (previamente marcadas após a revoada de 2005), com diâmetro máximo do monte de terra entre 20 e 50 cm. Marquei um total de 369 colônias distribuídas nas estradas de terra e na vegetação, sendo 258 colônias de 3 meses e 111 colônias de 15 meses. Para cada colônia marcada medi o maior e menor diâmetro (d_1 e d_2) e a altura (h) do monte de terra, para calcular o volume de terra escavado (v) com a fórmula de uma metade de um elipsóide, dada por $v = 4.\pi. r_1.r_2.h / 6$. Em seguida, aloquei ao acaso aproximadamente metade das colônias de cada idade (incipiente e jovem) e habitat (estrada e vegetação) para suplementar com alimento. Ofereci alimento às

colônias uma vez a cada 10 dias. O alimento era uma combinação (1:1) de aveia e farelo de milho, triturados no liquidificador. Esses componentes foram escolhidos pois, previamente, mostraram-se bastante atrativos às colônias laboratoriais. A quantidade de comida oferecida a cada vez era de 45 g para as colônias incipientes. Esta quantidade é aproximadamente seis vezes o total forrageado em um dia por uma colônia incipiente no campo ($7,13 \pm 3,46$ g EP, $n = 6$). Para colônias de 15 meses, eu oferecia 90 g da mistura a cada dia de alimentação, o que corresponde a aproximadamente duas vezes o total forrageado em um dia ($41,34 \pm 8,19$ g EP, $n = 5$). Para alimentar uma colônia, eu primeiro colocava a quantidade exata de alimento para cada idade de colônia em tubos plásticos. No campo, despejava o conteúdo do tubo dentro da galeria da colônia, o que garantia que as colônias tratamento fossem as únicas a coletar o alimento suplementado. Depois de oito meses de suplementação, voltei em cada colônia, chequei se estavam vivas ou mortas e, quando vivas, medi novamente seu volume para determinar o crescimento.

Análises estatísticas

Medi a sobrevivência e o crescimento das colônias durante os oito meses do experimento. Então calculei a proporção de colônias vivas em cada tratamento do experimento. Utilizei um teste de igualdade de proporções para determinar se havia diferença nas proporções de colônias sobreviventes dentro de cada tratamento. Esse teste é aplicável quando se tem grupos independentes, cujos membros podem ser classificados em uma de duas categorias de uma variável resposta dicotômica (Manual do SYSTAT 12), e fornece um valor de z e a probabilidade associada da diferença entre as proporções. Já o crescimento das colônias sobreviventes foi

calculado subtraindo o volume inicial do volume após oito meses. Utilizei uma ANOVA de dois fatores, com o crescimento como variável resposta e o habitat, alimentação e a interação habitat x alimentação como variáveis preditoras. Os dados de crescimento foram transformados em logaritmos ($\log_{10} x+1$) para respeitar as condições de normalidade e homocedasticidade requeridas por testes paramétricos (Zar 1999).

Resultados

Apenas 146 colônias sobreviveram após oito meses de experimento (Tabela 1). A adição de alimento teve forte efeito na sobrevivência das saúvas.

Tabela 1. Números inicial e final, porcentagem de sobrevivência, crescimento médio ($\pm$ erro padrão), volume final médio ($\pm$ erro padrão) e a magnitude do crescimento (média de vezes o tamanho inicial $\pm$ erro padrão) das colônias de 3 e 15 meses de *Atta laevigata* no Cerrado para os quatro tratamentos do experimento.

Habitat	Suplemento	N inicial	N final	% de vivos	Volume inicial (cm ³)	Volume final (cm ³)	Crescimento (cm ³)	Magnitude do crescimento
<i>Colônias de 3 meses</i>								
Estrada	Ausente	58	18	31	36,3 $\pm$ 6,8	2.410,7 $\pm$ 384,3	2.374,4 $\pm$ 382,6	103,6 $\pm$ 17,8
	Presente	61	38	62	94,1 $\pm$ 20,8	10.128,9 $\pm$ 1.227,8	10.034,9 $\pm$ 1.230,3	349,9 $\pm$ 57,8
Vegetação	Ausente	73	11	15	111,9 $\pm$ 32,6	4.182,2 $\pm$ 708,8	4.070,4 $\pm$ 693,1	82,1 $\pm$ 20,6
	Presente	66	36	55	278,5 $\pm$ 65,7	8.326,8 $\pm$ 928,1	8.048,2 $\pm$ 912,1	278,2 $\pm$ 112,4
<i>Colônias de 15 meses</i>								
Estrada	Ausente	37	9	24	1.315,6 $\pm$ 341,2	17.710,4 $\pm$ 7.421,8	16.394,9 $\pm$ 7.260,1	13,5 $\pm$ 3,9
	Presente	34	15	44	920,2 $\pm$ 180,1	37.416,5 $\pm$ 8.253,5	36.496,3 $\pm$ 8.318,7	84,2 $\pm$ 29,9
Vegetação	Ausente	18	7	39	614,6 $\pm$ 182,1	6.024,5 $\pm$ 1.653,5	5.409,9 $\pm$ 1.575,6	14,3 $\pm$ 6,6
	Presente	22	12	55	1.063,6 $\pm$ 250,9	38.991,8 $\pm$ 9.748,7	37.928,2 $\pm$ 9.638,7	61,9 $\pm$ 26,4

Colônias de 3 meses suplementadas com alimento sobreviveram significativamente mais do que colônias sem adição de alimento ($z = 6,08$; $p < 0,001$; Figura 1), tanto nas estradas quanto na vegetação (*estradas*: $z = 3,48$; $p < 0,001$; *vegetação*: $z = 5,09$; $p < 0,001$). Colônias de 15 meses suplementadas também sobreviveram mais do que as não alimentadas ($z = 2,09$; $p = 0,037$; Figura 1). O habitat também exerceu efeito na sobrevivência, mas apenas para colônias de 3 meses, que sobreviveram mais nas estradas de terra do que aquelas no interior da vegetação ($z = 2,17$; $p = 0,030$; Figura 1). Já a diferença na sobrevivência de colônias de 15 meses entre estrada e vegetação não foi significativa ($z = -1,42$; $p = 0,157$; Figura 1).

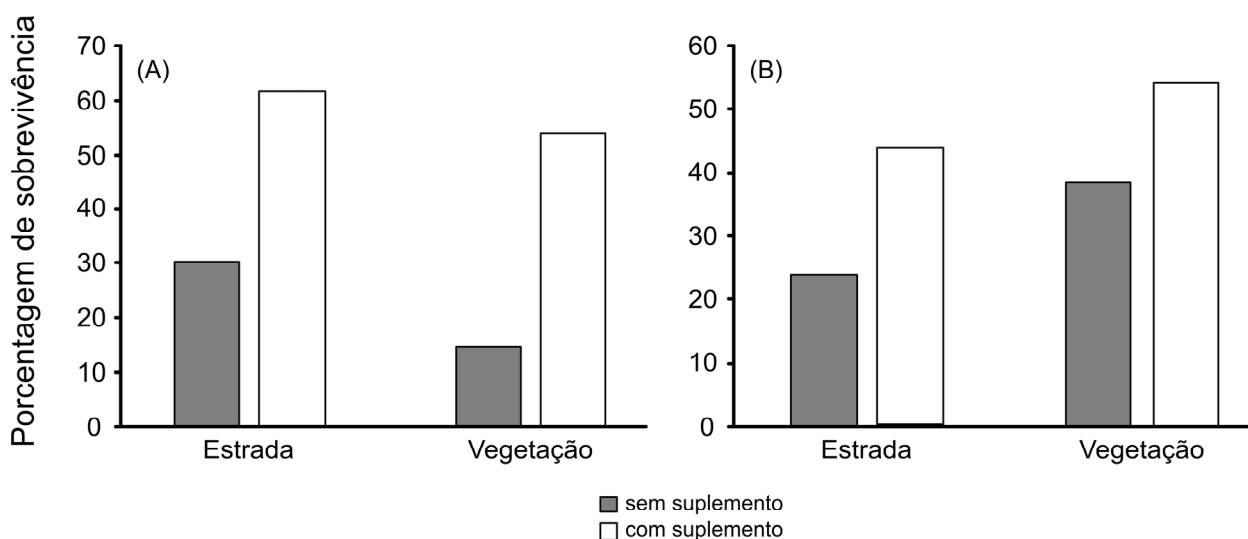


Figura 1 – Porcentagem de sobrevivência de colônias de 3 meses (A) e 15 meses (B) de *Atta laevigata* em estradas de terra e no interior da vegetação em uma área de Cerrado, após de oito meses de suplementação alimentar.

O crescimento médio das colônias sobreviventes variou bastante entre os tratamentos (Tabela 1). Tanto colônias de 3 meses quanto as de 15 meses suplementadas com alimento cresceram significativamente mais do que aquelas sem a adição de alimento (*3 meses*: $F_{1, 99} = 37,49$; $p < 0,001$; *15 meses*: $F_{1, 39} = 11,89$; $p = 0,001$; Figura 2). Já o habitat não exerceu efeito

sobre o crescimento, pois após oito meses de experimento o tamanho das colônias na estrada e no interior da vegetação não diferiu significativamente para os dois tipos de colônias (3 meses: $F_{1,99} = 0,01$; $p = 0,942$; 15 meses: $F_{1,39} = 2,36$; $p = 0,132$; Figura 2). Não houve interação entre habitat e alimento para os dois tipos de colônias (3 meses: $F_{1,99} = 0,02$; $p = 0,884$; 15 meses: $F_{1,39} = 1,13$; $p = 0,293$).

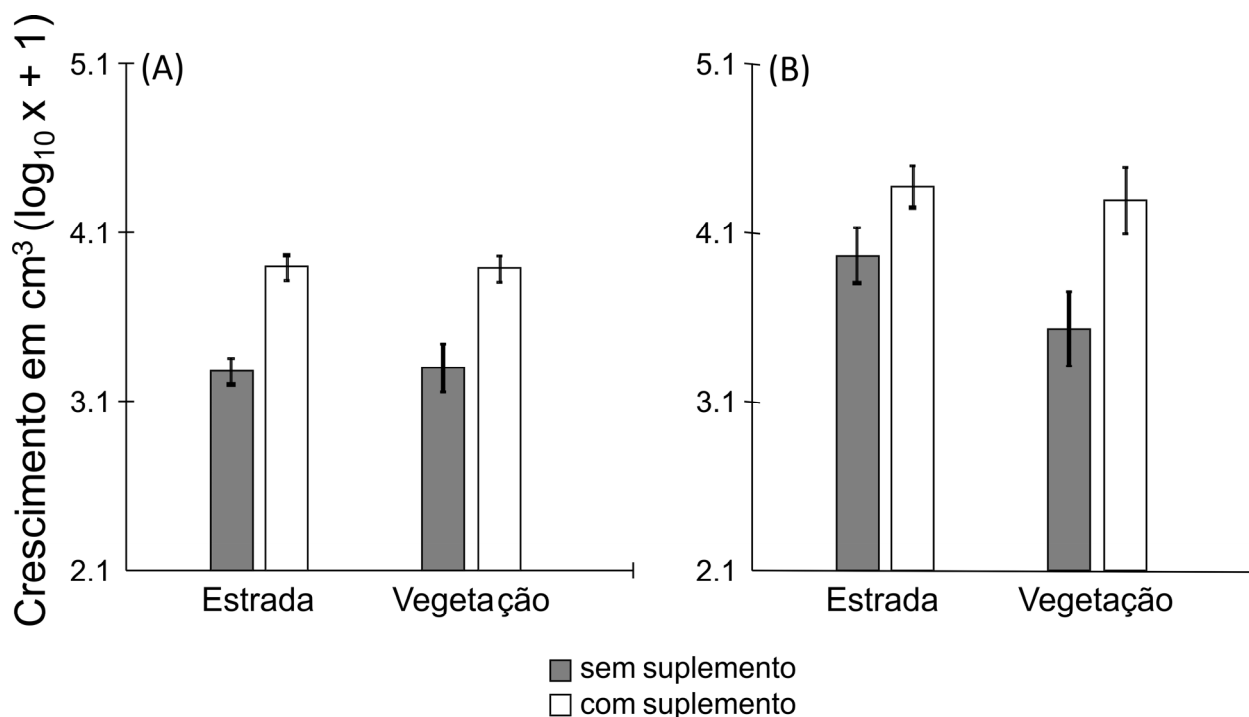


Figura 2 – Crescimento médio ($\pm$ erro padrão) das colônias 3 meses (A) e 15 meses (B) de *Atta laevigata* sobreviventes em estradas de terra e no interior da vegetação em uma área de Cerrado, após oito meses de suplementação alimentar.

Discussão

Neste estudo demonstro que tanto a sobrevivência quanto o crescimento de colônias incipientes (3 meses) da saúva *Atta laevigata* no Cerrado são fortemente influenciados pela adição de substrato vegetal para o fungo. Mostro ainda que colônias incipientes sobrevivem mais nas estradas de terra do que no interior da vegetação. Além disso, estes efeitos tendem a diminuir em colônias um ano mais velhas, indicando que o primeiro ano de vida é o mais crítico para o estabelecimento bem sucedido da colônia no habitat.

Colônias incipientes normalmente iniciam a fase pós-claustral com poucas operárias, todas pequenas e com baixa variação de tamanho, que dividem funções como o cuidado ao fungo e à prole e o forrageamento (Wilson 1983). Colônias dessa idade buscam recursos alimentares raramente usados por colônias adultas, como pequenas plantas e herbáceas, e não forrageiam a mais de 7 m da colônia (Wetterer 1994), possivelmente para evitar competição com colônias adultas ou pela incapacidade em cortar folhas de árvores (Wetterer 1994). Embora registros de limitação alimentar sejam raros para saúvas (veja Bass 1997), provavelmente pelo seu forrageamento generalista (Hölldobler & Wilson 1990), saueiros incipientes são encontrados principalmente em clareiras na vegetação em florestas tropicais (Vasconcelos 1990), locais onde herbáceas, plântulas e outras pequenas plantas são abundantes (Wetterer 1994), o que indica dependência dessas colônias em recursos limitados no ambiente. Como a falta de recursos nutricionais pode ter consequências negativas para estágios iniciais de desenvolvimento (Dmitriew & Rowe 2005), colônias incipientes poderiam estar sendo limitadas pela falta de substrato para o fungo. De fato, os resultados do experimento de adição de alimento mostraram que a suplementação de recursos é importante para a sobrevivência e crescimento de saueiros

incipientes de *Atta laevigata*. Acredito que a maior sobrevivência e crescimento de colônias alimentadas estejam relacionados à qualidade do recurso. Normalmente, colônias incipientes forrageiam em material vegetal pobre em nutrientes, como fragmentos secos de serapilheira (E.H.M. Vieira-Neto, dados não publicados). Além disso, a quantidade de material forrageado também é pequena (Wetterer 1994), o que possivelmente implica em um crescimento lento do fungo mutualista. Apesar de não possuir dados do volume do fungo em si, este estudo mostra que o volume de terra escavada por uma colônia sem suplemento foi baixo, enquanto que colônias alimentadas alcançaram volume comparável às colônias controle um ano mais velhas (Tabela 1). Além disso, colônias nesse estágio da vida são muito vulneráveis à patógenos (Currie *et al.* 1999) e predadores (Autuori 1950, Rao 2000). Assim, ao terem um suplemento alimentar de maior qualidade do que a maioria dos itens que poderiam encontrar no ambiente, as operárias poderiam sair menos vezes da colônia, reduzindo a chance de coletar algum fragmento contaminado por patógenos e ficando menos expostas aos predadores e parasitóides.

Embora plantas pioneiras e herbáceas sejam mais abundantes em habitats como clareiras e bordas de florestas (Wetterer 1994, Farji-Brener 2001), no cerrado essas plantas podem ser encontradas até mesmo em áreas não perturbadas devido à grande variação estrutural nesse ambiente (Vitt *et al.* 2007). Assim, a maior sobrevivência de colônias incipientes nas estradas não necessariamente implica maior quantidade ou qualidade de alimento nesses habitats. Uma explicação alternativa seria de que estradas, como locais perturbados, sejam menos propícias aos predadores dessas colônias, uma vez que tatus, formigas-de-correição e outros potenciais inimigos naturais diminuem em abundância nessas áreas (veja exemplo em Roland 1993, Roland & Kaupp 1995, Rao 2000). Além disso, a ausência de serapilheira nas estradas poderia diminuir a complexidade do habitat para essas formigas, facilitando o acesso às plantas e recursos

localizados na interface com a vegetação. Dessa forma, operárias dessas colônias gastariam menos energia ao deslocar-se menos e mais rapidamente fora da colônia (veja exemplo em Urbas et al. 2007, Farji-Brener *et al.* 2007), ficando menos tempo expostas no ambiente a potenciais inimigos naturais, como os forídeos (Orr 1992). Finalmente, estradas poderiam apresentar microclima mais favorável do que o interior da vegetação para o desenvolvimento inicial do fungo simbiote, embora mais evidências sejam necessárias para corroborar ou rejeitar essa hipótese.

Após o ano inicial, a mortalidade de saúveiros tende a ser menor (Autuori 1950). De fato, a mortalidade de colônias jovens (15 meses) foi menor do que a de colônias incipientes, de maneira geral. Colônias dessa idade já contam com várias câmaras de fungo e grande número de operárias com alto polimorfismo (Autuori 1941). Isto indica que colônias mais velhas são menos vulneráveis a variações no habitat, estando mais bem estabelecidas no ambiente. O fato de colônias de 15 meses não terem sofrido influência do habitat ou dos recursos alimentares em sua sobrevivência corrobora esta hipótese. Além disso, o crescimento de colônias dessa idade foi influenciado apenas pela suplementação de alimento, e não pelo habitat. Assim, acredito que, após sobreviverem ao primeiro ano, colônias dessa idade estão aptas a mudar seu forrageamento para recursos mais palatáveis (Wetterer 1994), o que aceleraria seu crescimento.

CAPÍTULO 3

**Efeitos da estrutura da vegetação sobre a abundância e distribuição da saúva *Atta laevigata*
em uma área de cerrado**

Introdução

Colônias de formigas são muitas vezes referidas como organismos sésseis (Wiernasz & Cole 1995). Entretanto, existem evidências de que muitas espécies de formigas mudam periodicamente seus ninhos (Banschbach & Herbers 1999, Brown 1999). A distribuição espacial de colônias de formigas é normalmente determinada por diversos fatores, como a qualidade e a quantidade de recursos disponíveis e a predação e parasitismo (Levings & Franks 1982, Rytí & Case 1992). Assim, formigas poderiam nidificar ou mudar seus ninhos para locais que melhorem a habilidade da colônia em defender ou obter recursos, em ocupar maior área de forrageamento e em aumentar a distância de colônias competidoras e de predadores (Holway & Case 2000, Cerdá *et al.* 2002).

Quando a estrutura do habitat é alterada naturalmente ou por atividades antrópicas, as respostas das espécies de formigas em termos de abundância e distribuição espacial podem ser variadas. Por exemplo, algumas espécies de formigas são negativamente afetadas por perturbações e alterações no habitat (Debuse *et al.* 2007, Palladini *et al.* 2007). Em contrapartida, algumas espécies de formiga parecem ser favorecidas por perturbações ao habitat, como as formigas-cortadeiras do gênero *Atta*, importantes herbívoros em vários ecossistemas neotropicais (Hölldobler & Wilson, 1990). Estudos prévios sugerem que a abundância de *Atta* aumenta em ambientes perturbados em função da menor pressão exercida por predadores como tatus, formigas-de-correição e forídeos, que diminuem em abundância nessas áreas (Rao 2000). No entanto, enquanto colônias pequenas normalmente morrem quando atacadas por predadores (Rao 2000), a mortalidade de colônias grandes atacadas por formigas-de-correição é apenas ocasional (Powell & Clark 2004). Entretanto, outros fatores além da pressão de predação poderiam

influenciar a abundância dessas formigas. É provável que populações de saúvas sejam também controladas pela disponibilidade de recursos alimentares ou pela cobertura da vegetação. Habitats cuja cobertura vegetal foi modificada, como clareiras na vegetação e estradas de terra, tendem a aumentar o sucesso de colonização e sobrevivência inicial, pois essas etapas da vida de um saúveiro são favorecidas em áreas com menor cobertura arbórea e de serapilheira (Vasconcelos *et al.* 2006, Capítulos 1 e 2). Além disso, a abundância de plantas pioneiras aumenta em florestas secundárias e bordas de florestas, o que favoreceria um aumento na abundância de colônias maduras nesses locais (Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007). Até o momento, componentes da estrutura da vegetação parecem ser os principais fatores que influenciam a distribuição de *Atta* em florestas tropicais. Entretanto, ainda faltam informações sobre a estrutura populacional e os fatores que afetam a abundância de *Atta* no Cerrado. Por exemplo, ainda é incerto se a comunidade de plantas ou outros parâmetros do habitat como cobertura arbórea e de serapilheira afetam a densidade e distribuição de *Atta*, e se colônias de idades distintas são afetadas diferentemente.

Neste estudo, monitorei a estrutura populacional da saúva *Atta laevigata* em uma área de Cerrado. Além disso, tentei determinar como a estrutura da vegetação influencia a densidade e a distribuição espacial de *Atta* no ambiente, e se o efeito desses fatores difere entre colônias jovens e maduras. Minha hipótese é de que características como cobertura arbórea e de serapilheira e a distância até estradas de terra seriam os principais fatores que influenciam a abundância de colônias jovens, enquanto que para colônia maduras esses parâmetros apresentariam efeito menos pronunciado, parcialmente em função de sua capacidade de migração (Wirth *et al.* 2003).

Métodos

Área de estudo

Conduzi este estudo de 2005 a 2007 na Estação Ecológica do Panga (EEP), uma reserva com 404 hectares, distante 40 km da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (19°10' S, 48°23' O). Para maiores detalhes sobre a reserva, veja capítulo 1, página 5.

Estrutura populacional

Monitorei uma população de *Atta laevigata* em uma área de cerrado durante três anos. Para isso, inicialmente separei as colônias em duas categorias de tamanho. A primeira foi a de colônias pequenas, cujo monte de terra apresentava área de até 2 m². Essas colônias não apresentavam uma casta de defesa (soldados), o que indica que ainda não atingiram a maturidade (Autuori 1941). A segunda categoria foi a de colônias grandes, com monte de terra com área superior a 2 m² e presença da casta de defesa. Estabeleci, nos dois primeiros anos do estudo, 10 parcelas permanentes de 400 m², distribuídas ao acaso na área, para o monitoramento de colônias pequenas, dadas as dificuldades inerentes à localização dessas colônias. No terceiro ano de estudo estabeleci 23 parcelas adicionais de 900 m² cada. Já para as colônias grandes fiz censos em toda a área, percorrendo transectos lineares distantes 15 m um do outro. Todas as colônias encontradas foram marcadas permanentemente e tiveram seu maior e menor diâmetro medidos para o cálculo de sua área, através da fórmula da área de uma elipse: $\pi.d_1.d_2 / 4$. Além disso,

colônias grandes foram mapeadas com um GPS de precisão para um acompanhamento mais preciso de sua distribuição espacial.

Parâmetros do habitat e sua relação com a densidade e distribuição de A. laevigata

Após o monitoramento da estrutura populacional, medi alguns parâmetros da vegetação para relacioná-los à abundância e distribuição das saúvas na área. Para isso, utilizei as 23 parcelas adicionais onde colônias pequenas foram monitoradas e estabeleci outras 19 parcelas de 2700 m² cada, distantes pelo menos 50 m uma da outra, para sub-amostragem dos ninhos grandes. Todas as parcelas foram mapeadas com um GPS. Primeiramente, medi a proporção de cobertura arbórea em cada parcela. Para isso, tirei fotos digitais em cinco pontos nas parcelas menores e em 11 pontos nas parcelas maiores, com a câmera posicionada a 0,5 m de altura do solo. Neste caso, a intenção não foi de quantificar a incidência de luz solar, mas sim a diferença na cobertura arbórea entre os locais (que proporciona alterações em outros fatores do habitat, como chuva e vento, além da incidência de luz). Por esse motivo, utilizei uma máquina digital simples e o software de edição gráfica Adobe Photoshop[®] ao invés de equipamentos e softwares específicos para análise de incidência luminosa. Os dados de cobertura foram expressos pela proporção de pixels escuros em cada foto. Essa técnica de amostragem indireta mostrou-se eficiente em estudos similares, pois apresenta resultados fortemente correlacionados aos de medidas diretas de cobertura arbórea (exemplo em Engelbrecht & Herz 2001). Em seguida eu determinei a presença ou ausência de serapilheira em 25 e 75 pontos escolhidos ao acaso nas parcelas de 900 m² e 2700 m², respectivamente. A cobertura de serapilheira foi então determinada pela porcentagem de pontos em cada parcela onde havia serapilheira. Finalmente,

medi a distância (em metros) do centro de cada parcela até a estrada de terra mais próxima através de um mapa digital da área de estudo criado com um GPS.

Análises estatísticas

Construí uma distribuição de frequências da densidade de colônias na área de estudo nos 3 anos. Para isso, estimei a quantidade de colônias de até 2 m² presentes em toda a área de estudo (18,65 ha) e depois calculei a densidade de cada tamanho de colônia. Além disso, utilizei análises de correlação de Pearson para determinar a relação entre o número de colônias pequenas e grandes e cada parâmetro da vegetação nas parcelas grandes e pequenas, utilizando dados do ano de 2007. Quando necessário, os dados foram normalizados através de transformações em logaritmo ($\log_{10} x+1$), raiz quadrada ou arcosseno (Zar 1999).

Resultados

De maneira geral, a estrutura populacional de *Atta laevigata* na área de estudo foi semelhante entre os três anos de monitoramento, com mais colônias pequenas (áreas até 2 m²) e menos colônias grandes (áreas maiores que 2 m²). Entretanto, houve variação na densidade de colônias entre as classes de tamanho. A densidade de colônias pequenas variou de 322,52 a 650,03 colônias por hectare, enquanto a de colônias grandes variou entre 4,77 e 6,76 (Figura 1).

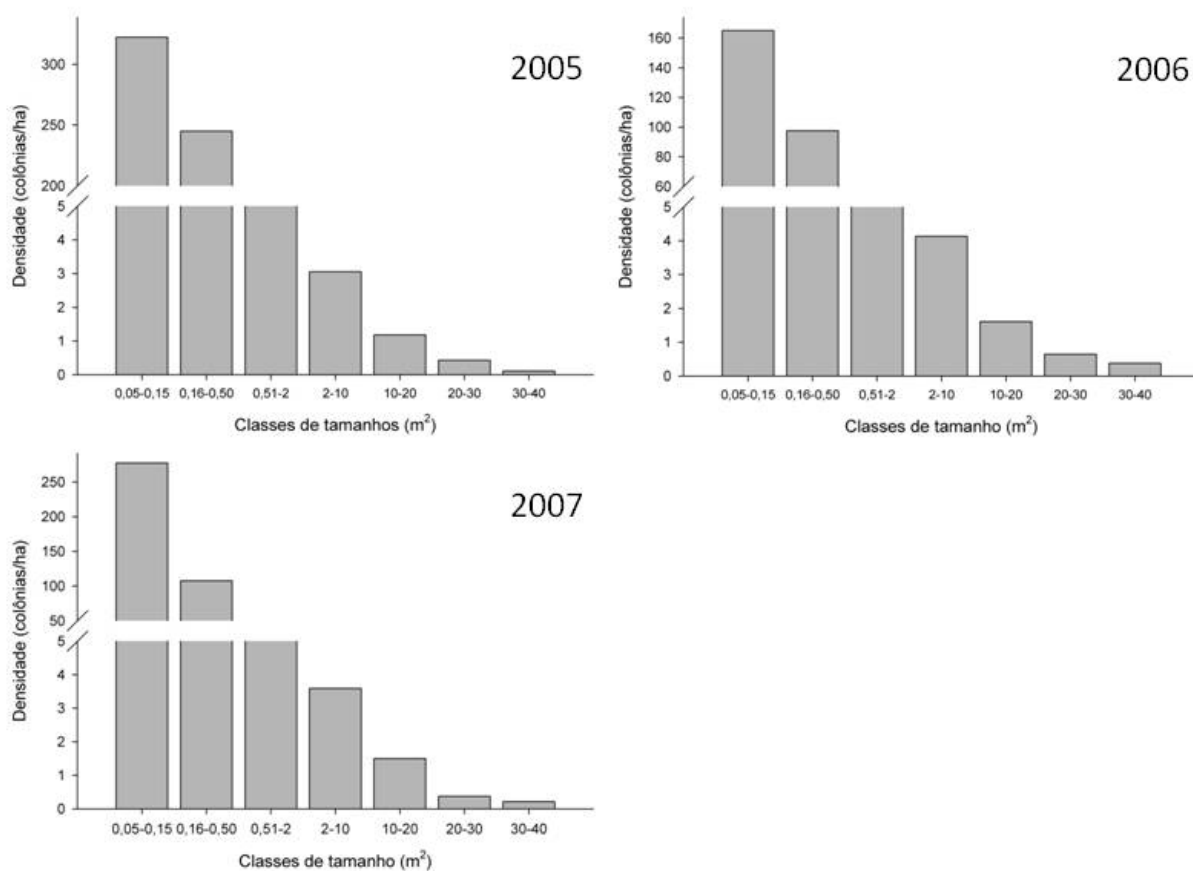


Figura 1 – Distribuição de freqüências da densidade de vários tamanhos de colônias da saúva *Atta laevigata* em uma área de Cerrado, entre os anos de 2005 e 2007.

Vários parâmetros do habitat influenciaram a densidade de colônias pequenas. O número de colônias pequenas foi maior onde a cobertura arbórea ($r = -0,87$; $n = 23$; $p < 0,001$; Figura 2A), a distância até a estrada ($r = -0,72$; $n = 23$; $p < 0,001$; Figura 2C) e a cobertura de serapilheira ($r = -0,73$; $n = 23$; $p < 0,001$; Figura 2B) foram menores. Entretanto, o número de colônias pequenas não foi correlacionado ao número de colônias grandes ($r = 0,32$; $n = 19$; $p = 0,180$; Figura 3D). Já para colônias grandes, nenhum parâmetro explicou a variação na densidade (todos os $r > 0,05$; Figura 3). Não houve relação entre cobertura da vegetação e a distância da estrada ($r = 0,44$; $n = 19$; $p < 0,061$).

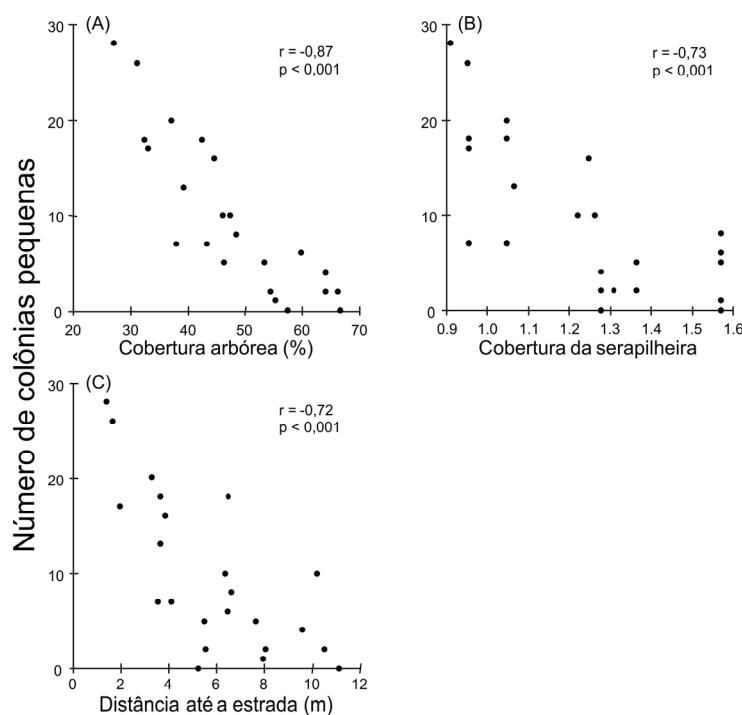


Figura 2 – Relação entre os parâmetros do habitat e o número de colônias pequenas encontradas em 23 parcelas de 900 m² em uma área de Cerrado. Os dados da proporção de cobertura da serapilheira foram transformados em arcosseno, enquanto a distância até a estrada de terra mais próxima foi transformada em raiz quadrada. O valor de r e a probabilidade associada são mostrados em cada figura.

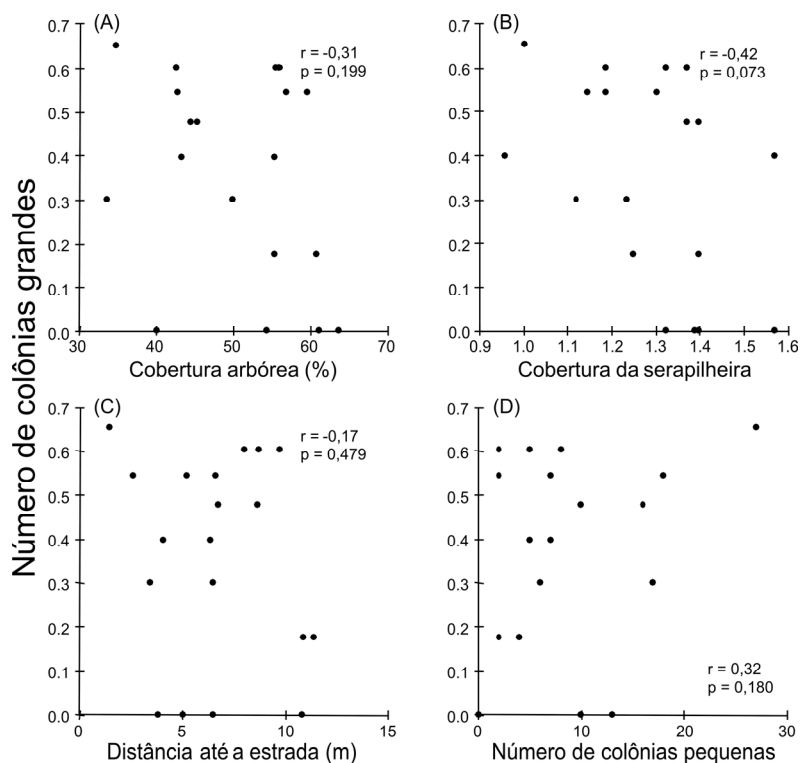


Figura 3 – Relação entre os parâmetros do habitat e o número de colônias grandes encontradas em 19 parcelas de 2700 m² em uma área de Cerrado. Dados do número de colônias grandes foram transformados em $\log_{10}(x + 1)$, enquanto a proporção de cobertura da serapilheira foi transformada em arcosseno. A distância até a estrada de terra mais próxima foi transformada em raiz quadrada. O valor de r e a probabilidade associada são mostrados em cada figura.

Discussão

Neste estudo, mostrei a existência de variação anual na densidade de colônias de *Atta laevigata* no Cerrado, em uma escala local. Parâmetros do habitat como a cobertura arbórea e de serapilheira e a distância até estradas de terra explicaram a variação na densidade de colônias pequenas. Entretanto, embora em florestas tropicais colônias grandes sejam mais comuns em áreas perturbadas (Vasconcelos & Cherrett 1995, Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2007), a distância até a estrada e a cobertura arbórea não explicaram a densidade de colônias desse porte na área de estudo. Além disso, outros parâmetros medidos também não apresentaram relação com a densidade de colônias grandes.

Habitats perturbados como clareiras na vegetação, bordas de florestas e estradas de terra são conhecidos por favorecerem a colonização de *Atta* (Jaffé & Vilela 1989, Vasconcelos 1990, Vasconcelos *et al.* 2006, Wirth *et al.* 2008). Isto é normalmente atribuída a pouca cobertura da vegetação, que poderia tornar esses habitats mais visíveis e apropriados no momento da colonização (Vasconcelos 1990). Entretanto, tanto a cobertura quanto a distância das estradas não influenciaram a abundância de colônias grandes de *Atta*. Provavelmente, em função da alta incidência de luz solar e grande variação estrutural encontrada no Cerrado (Vitt *et al.* 2007), a localização de plantas preferidas por colônias grandes de *A. laevigata* poderia ser aleatória no ambiente. Assim, localizar-se nas bordas, nas estradas ou em áreas menos cobertas da vegetação do Cerrado não seria tão vantajoso quanto o é nos mesmos habitats em áreas de floresta tropical, onde plantas pioneiras (muito palatáveis para saúvas) tendem a ser mais abundantes (Coley 1983). Ao invés disso, a densidade de *Atta* poderia ser mais alta (pelo menos em uma escala local) em áreas onde suas plantas preferidas sejam mais abundantes, independente da distância

até habitats mais abertos (Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007). Entretanto, testes desta hipótese foram feitos apenas em florestas (exemplo em Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007). Por outro lado, a densidade de colônias pequenas foi fortemente relacionada a cobertura arbórea e à distância da estrada. Mais colônias pequenas foram encontradas em áreas com menor cobertura arbórea e mais próximas a estradas. Isto está de acordo com estudos anteriores que sugerem maior sobrevivência inicial de colônias em estradas e áreas com pouca cobertura arbórea (Capítulos 1 e 2). Estes resultados também mostram uma mudança nos fatores que influenciam a abundância e distribuição de colônias pequenas e grandes. Embora recursos alimentares sejam importantes para a sobrevivência e crescimento inicial das colônias (Capítulo 2), é provável que este seja o fator mais importante para a variação na densidade e distribuição espacial de *Atta* depois que a colônia torna-se bem estabelecida no habitat. Na verdade, a ausência de relação entre a densidade de colônias pequenas e grandes reforça essa idéia, sugerindo que colônias pequenas não são limitadas pela presença de colônias grandes, assim como colônias grandes não são influenciadas pelas preferências de habitat de colônias pequenas. Eventuais limitações para a população só ocorreriam se não existissem habitats apropriados para que a colonização inicial acontecesse.

A serapilheira é sugerida como um fator importante para a colonização de *Atta* no Cerrado, dado que mais rainhas iniciam seus ninhos em áreas sem serapilheira (Vasconcelos *et al.* 2006). Além disso, colônias grandes geralmente usam galhos caídos para superar a camada de serapilheira durante o forrageamento, economizando tempo e energia (Farji-Brener *et al.* 2007). Assim, seria esperado que colônias de *Atta* fossem encontradas em maior abundância nos locais onde a cobertura de serapilheira fosse baixa. Entretanto, não encontrei relação entre a cobertura de serapilheira e abundância de colônias grandes, o que indica que a serapilheira não influencia

na escolha do habitat de uma colônia adulta. Acredito que esse padrão seja plausível, uma vez que colônias grandes de *Atta* abrem trilhas, livres de serapilheira, para otimizar seu forrageamento (Farji-Brener *et al.* 2007). Colônias pequenas, no entanto, foram fortemente influenciadas pela serapilheira, dado que encontrei mais colônias pequenas em áreas onde a cobertura de serapilheira era menor. Isto indica que a serapilheira não influencia apenas a colonização, mas também a sobrevivência e forrageamento inicial. Ao forragear em locais com pouca serapilheira, operárias de colônias pequenas gastariam menos tempo e energia fora do ninho, aumentando a eficiência de obtenção de alimento e diminuindo eventuais perdas de operárias, ainda em baixo número nos estágios iniciais da colônia (Wetterer 1994).

Mesmo que vários estudos tenham tentado determinar os fatores envolvidos na densidade e distribuição de saúvas (Rockwood 1973, Jonkman 1979a, b, Fowler 1983, Jaffe & Vilela 1989, Perfecto & Vander Meer 1993), tais pesquisas são normalmente desenvolvidas apenas sobre colônias grandes; as pequenas são normalmente ignoradas. Obviamente, existe uma razão para essa exclusão: colônias pequenas não exercem efeitos sobre a vegetação comparáveis aos de colônias grandes, sendo, portanto, frequentemente consideradas menos importantes. Mas do ponto de vista demográfico, a determinação de quais fatores influenciam a densidade e distribuição de colônias pequenas poderia nos ajudar a entender porque um grande número de colônias de *Atta* pode ser encontrado em alguns habitats.

Conclusão Geral

Neste estudo, demonstrei experimentalmente pela primeira vez os efeitos do habitat e da suplementação alimentar sobre a sobrevivência e crescimento de diferentes estágios de vida de colônias da saúva *A. laevigata* em uma área de cerrado. Meus resultados mostraram que existe limitação de sobrevivência e crescimento de *Atta*, especialmente nos estágios iniciais. Ao selecionar as estradas como locais de colonização, as rainhas de *A. laevigata* sobreviveram mais ao período claustral do que em vegetações com variáveis níveis de cobertura arbórea. Também houve uma tendência de, no interior da vegetação, haver maior sobrevivência em locais com cobertura arbórea mais esparsa. Estes resultados sugerem que a seleção das estradas é uma resposta adaptativa de *A. laevigata* à maior sobrevivência em habitats com pouca ou nenhuma cobertura vegetal, provavelmente devido a maior estabilidade estrutural do ninho, condições microclimáticas mais apropriadas ao desenvolvimento do fungo e redução na incidência de predadores. Já colônias de 3 meses localizadas nas estradas e suplementadas com alimento sobreviveram mais do que colônias controle. Além disso, a suplementação de alimento também teve efeito sobre o crescimento. Para colônias de 15 meses, não existiu efeito do habitat sendo a sobrevivência e o crescimento afetados apenas pela suplementação alimentar. Essa alteração no efeito do habitat e da suplementação provavelmente ocorre em função da mudança na ecologia de forrageamento dessas colônias. A medida que a colônia cresce, produz mais operárias com maior polimorfismo e passa a forragear em uma maior variedade de plantas. Esses resultados corroboram as hipóteses de limitação de *Atta* por locais de nidificação e recursos alimentares, e reforçam a mudança na demanda (ou dependência) de habitat em função da ontogenia da colônia. A escolha de estradas e clareiras na vegetação como local de preferencial de nidificação

(Jaffe & Vilela 1989, Vasconcelos 1990, Vasconcelos *et al.* 2006) resulta em um aumento no *fitness* das colônias de *A. laevigata*.

O relaxamento ou a ausência de forças reguladoras de populações de herbívoros pode resultar em alterações profundas na dinâmica da vegetação. Por exemplo, a perda dos predadores naturais das saúvas em ilhas de floresta tropical na Venezuela resultou em uma cascata trófica cujos efeitos negativos estão se propagando para os níveis tróficos inferiores, alterando dramaticamente a comunidade vegetal local (Terborgh *et al.* 2001, Terborgh *et al.* 2006). A população de saúvas aumentou em decorrência da perda da pressão dos predadores (Rao 2000) e, conseqüentemente, o aumento da herbivoria tem reduzido a sobrevivência das plântulas e alterado a composição da comunidade vegetal nessas ilhas (Rao *et al.* 2001, Terborgh *et al.* 2006). Nesse sentido, a degradação dos habitats de cerrado, incluindo a abertura de estradas de terra e a redução na cobertura vegetal das áreas naturais, beneficia estágios da vida de *Atta* que, naturalmente, apresentam alta mortalidade. Isto poderia resultar em aumento nas populações de *Atta* no cerrado em um futuro próximo e, conseqüentemente, no aprofundamento dos efeitos que essas formigas exercem sobre a vegetação dessas áreas (exemplo em Costa *et al.* 2008).

Referências Bibliográficas

- Abbott K. C. & Dwyer G. (2007) Food limitation and insect outbreaks: complex dynamics in plant-herbivore models. *Journal of Animal Ecology* 76: 1004-1014.
- Amorim P. K. & Batalha M. A. (2007) Soil-vegetation relationships in hyperseasonal cerrado, seasonal cerrado, and wet grassland in Emas National Park (central Brazil). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 32: 319-327.
- Askins R. A., Zuckerberg B. & Novak L. (2007) Do the size and landscape context of forest openings influence the abundance and breeding success of shrubland songbirds in southern New England? *Forest Ecology and Management* 250: 137-147.
- Autuori M. (1941) Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera-Formicidae) I. Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). *Arquivos do Instituto Biológico* 12: 197-229.
- Autuori M. (1942) Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera-Formicidae) II. O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). *Arquivos do Instituto Biológico* 13: 67-86.
- Autuori M. (1950) Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.--Hymenoptera Formicidae) V. Número de formas aladas e redução dos saúveiros iniciais. *Arquivos do Instituto Biológico* 19: 325-331.
- Banschbach V. S. & Herbers J. M. (1999) Nest movements and population spatial structure of the forest ant *Myrmica punctiventris* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 92: 414-423.

- Barbosa V. S., Leal I. R., Iannuzzi L. & Almeida-Cortez J. (2005) Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology* 34: 1-11.
- Bass M. (1997) The effects of leaf deprivation on leaf-cutting ants and their mutualistic fungus. *Ecological Entomology* 22: 384-389.
- Bayliss P. & Choquenot D. (2002) The numerical response: Rate of increase and food limitation in herbivores and predators. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 357: 1233-1248.
- Brown M. J. F. (1999) Nest relocation and encounters between colonies of the seed-harvesting ant *Messor andrei*. *Insectes Sociaux* 46: 66-70.
- Buckland S. T., Borchers D. L., Johnston A., Henrys P. A. & Marques T. A. (2007) Line transect methods for plant surveys. *Biometrics* 63: 989-998.
- Camargo J. L. C. & Kapos V. (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Cerdá X., Dahbi A. & Retana J. (2002) Spatial patterns, temporal variability, and the role of multi-nest colonies in a monogynous Spanish desert ant. *Ecological Entomology* 27: 7-15.
- Coffin A. W. (2007) From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15: 396-406.
- Coley P. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-253.

- 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.
- Currie C. R. (2001) Prevalence and impact of a virulent parasite on a tripartite mutualism. *Oecologia* 128: 99-106.
- Currie C. R., Mueller U. G. & Malloch D. (1999) The agricultural pathology of ant fungus gardens. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 96: 7998-8002.
- Debouzie D., Desouhant E., Oberli F. & Menu F. (2002) Resource limitation in natural populations of phytophagous insects. A long-term study case with the chestnut weevil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 23: 31-39.
- Debuse V. J., King J. & House A. P. N. (2007) Effect of fragmentation, habitat loss and within-patch habitat characteristics on ant assemblages in semi-arid woodlands of eastern Australia. *Landscape Ecology* 22: 731-745.
- Deslippe R. J. & Savolainen R. (1994) Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology* 63: 756-764.
- Dmitriew C. & Rowe L. (2005) Resource limitation, predation risk and compensatory growth in a damselfly. *Oecologia* 142: 150-154.
- Elahi R. (2005) The effect of water on the ground nesting habits of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Science* 5: 1-7.
- Engelbrecht B. M. J. & Herz H. M. (2001) Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 207-224.

- 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.
- Farji-Brener A. G. (2001) Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169-177.
- Farji-Brener A. G., Barrantes G., Laverde O., Fierro-Calderon K., Bascope F. & Lopez A. (2007) Fallen branches as part of leaf-cutting ant trails: their role in resource discovery and leaf transport rates in *Atta cephalotes*. *Biotropica* 39: 211-215.
- Fernández-Marín H., Zimmerman J. K. & Wcislo W. T. (2004) Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 39-48.
- Fowler H. G. (1983) Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Formicidae: Attini). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18: 121-138.
- Fowler H. G. (1987) Colonization patterns of the leaf-cutting ant, *Atta bisphaerica* Forel - Evidence for population regulation. *Journal of Applied Entomology* 104: 102-105.
- Fowler H. G. (1988) Nesting preferences of *Acromyrmex lundii pubescens* (Hymenoptera: Formicidae) in the Gran Chaco. *Biotropica* 20: 340-341.
- Fowler H. G., Pereira da Silva V., Forti L. C. & Saes N. B. (1986) Population dynamics of leaf-cutting ants: A brief review. In: *Fire ants and leaf cutting ants: biology and management* (eds. C. S. Lofgren & R. K. Vander Meer) pp. 123-145. Westview Press, Boulder.

- Fowler H. G., Robinson S. W. & Diehl J. (1984) Effect of mature colony density on colonization and initial colony survivorship in *Atta capiguara*, a leaf-cutting ant. *Biotropica* 16: 51-54.
- Gillott C. (2005) *Entomology*. Springer, The Netherlands.
- Hall S. R., Shurin J. B., Diehl S. & Nisbet R. M. (2007) Food quality, nutrient limitation of secondary production, and the strength of trophic cascades. *Oikos* 116: 1128-1143.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. (1990) *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hoffmann W. A. (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- Holway D. & Case T. (2000) Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Animal Behaviour* 59: 433-441.
- Jaffe K. & Vilela E. (1989) On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica* 21: 234-236.
- Jonkman J. C. M. (1979a) Distribution and densities of nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893 in Paraguay. *Zeitschrift fuer Angewandte Entomologie* 88: 27-43.
- Jonkman J. C. M. (1979b) Population dynamics of leaf-cutting ant nests in a Paraguayan pasture. *Zeitschrift fuer Angewandte Entomologie* 87: 281-193.
- Kleineidam C., Ernst R. & Roces F. (2001) Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften* 88: 301-305.
- Kleineidam C. & Roces F. (2000) Carbon Dioxide Concentrations and Nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux* 47: 241-248.

- Kweskin M. P. (2004) Jigging in the fungus-growing ant *Cyphomyrmex costatus*: a response to collembolan garden invaders? *Insectes Sociaux* 51: 158-162.
- Laurance W. F., Gascon C. & Rankin-de Merona J. M. (1999) Predicting effects of habitat destruction on plant communities: A test of a model using Amazonian trees. *Ecological Applications* 9: 548-554.
- Levings S. C. & Franks N. R. (1982) Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63: 338-344.
- Mariconi F. A. M. (1970) *As saúvas*. Editora Agronômica Ceres, São Paulo.
- Marris E. (2005) The forgotten ecosystem. *Nature* 437: 944-945.
- O'Donnell S., Lattke J., Powell S. & Kaspari M. (2007) Army ants in four forests: geographic variation in raid rates and species composition. *Journal of Animal Ecology* 76: 580-589.
- Oliveira-Filho A. T. & Ratter J. A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* (eds. P. S. Oliveira & R. J. Marquis) pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Orr M. R. (1992) Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labour in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 395-402.
- Palladini J. D., Jones M. G., Sanders N. J. & Jules E. S. (2007) The recovery of ant communities in regenerating temperate conifer forests. *Forest Ecology and Management* 242: 619-624.
- Perfecto I. & Vander Meer J. (1993) Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316-321.

- Powell S. & Clark E. (2004) Combat between large derived societies: A subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies. *Insectes Sociaux* 51: 342-351.
- Primack R. B. & Rodrigues E. (2001) *Biologia da Conservação*. Editora UEL, Londrina, Brasil.
- Rao M. (2000) Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16: 209-225.
- Roces F. & Kleineidam C. (2000) Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insectes Sociaux* 47: 348-350.
- Rockwood L. L. (1973) Distribution, density and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Journal of Animal Ecology* 42: 803-817.
- Roland J. (1993) Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.
- Roland J., Kaupp W. J. (1995) Reduced transmission of forest tent caterpillar (Lepidoptera, Lasiocampidae) nuclear polyhedrosis-virus at the forest edge. *Environmental Entomology* 24: 1175-1178.
- Ryti R. T. & Case T. J. (1986) Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. *Oecologia* 69: 446-453.
- Ryti R. T. & Case T. J. (1992) The role of neighborhood competition in the spacing and diversity of ant communities. *American Naturalist* 139: 355-374.
- Schoereder J. H. (1998) Nest density of leaf-cutting ants in natural ecosystems. *Revista Brasileira de Entomologia* 41: 233-234.

- Sekercioglu C. H. & Sodhi N. S. (2007) Conservation biology: Predicting birds' responses to forest fragmentation. *Current Biology* 17: R838-R840.
- Spellerberg I. F. (1998) Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 317-333.
- Swartz M. B. (1998) Predation on an *Atta cephalotes* colony by an army ant, *Nomamyrmex esenbeckii*. *Biotropica* 30: 682-684.
- Terborgh J., Feeley K., Silman M., Nuñez P. & Balukjian B. (2006) Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 94: 253-263.
- Terborgh J., Lopez L., Nunez P., Rao M., Shahabuddin G., Orihuela G., Riveros M., Ascanio R., Adler G. H., Lambert T. & Balbas L. (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Trombulak S. C. & Frissell C. A. (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- Urbas P., Araújo M. V. Jr., Leal I. R., Wirth R. (2007) Cutting more from cut forests – edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. *Biotropica* 39: 489-495.
- Vasconcelos H. L. (1988) Distribution of *Atta* (Hymenoptera - Formicidae) in "terra-firme" rain forest of central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazonica* 18: 309-315.
- Vasconcelos H. L. (1990) Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 6: 249-252.
- 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: 370-373.

- Vasconcelos H. L. & Cherrett J. M. (1995) Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 107-113.
- 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.
- Vitt L. J., Colli G. R., Caldwell J. P., Mesquita D. O., Garda A. A. & Franca F. G. R. (2007) Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology* 41: 654-663.
- Weber N. A. (1957) Fungus-growing ants and their fungi: *Cyphomyrmex costatus*. *Ecology* 38: 480-494.
- Weber N. A. (1966) Fungus-growing ants. *Science* 153: 587-604.
- Wetterer J. K. (1994) Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 98: 235-238.
- Wiernasz D. C. & Cole B. J. (1995) Spatial distribution of *Pogonomyrmex occidentalis*: Recruitment, mortality and overdispersion. *Journal of Animal Ecology* 64: 519-527.
- Wilson E. O. (1983) Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) IV. Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 55-60.
- Wirth R., Herz H., Ryel R. J., Beyschlag W. & Hölldobler B. (2003) *Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama*. Springer-Verlag, Berlin.

- Wirth R., Meyer S. T., Almeida W. R., Araújo M. V., Barbosa V. S. & Leal I. R. (2007) Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23: 501-505.
- Wirth R., Meyer S. T., Leal I. R. & Tabarelli M. (2008) Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69: 424-448.
- Zar J. H. (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.