



ALEXANDRE ROGER DE ARAÚJO GALVÃO

**BIOMASSA E CARBONO FORRAGEADOS POR
Atta laevigata (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM
EUCALIPTAIS NO CERRADO**

**LAVRAS – MG
2020**

ALEXANDRE ROGER DE ARAÚJO GALVÃO

**BIOMASSA E CARBONO FORRAGEADOS POR
Atta laevigata (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM EUCALIPTAIS NO
CERRADO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Entomologia da área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Doutor.

Dr. Ronald Zanetti Bonetti Filho
Orientador

Dr. Alexandre dos Santos
Co-orientador

**LAVRAS – MG
2020**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Galvão, Alexandre Roger de Araújo.

Biomassa e carbono forrageados por *Atta laevigata*
(Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais no Cerrado / Alexandre
Roger de Araújo Galvão. - 2020.
99 p. : il.

Orientador(a): Ronald Zanetti.

Coorientador(a): Alexandre dos Santos .

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2020.

Bibliografia.

1. Entomologia Florestal. 2. Manejo Integrado de Pragas. 3.
Formigas Cortadeiras. I. Zanetti, Ronald. II. Alexandre dos Santos.
III. Título.

ALEXANDRE ROGER DE ARAÚJO GALVÃO

**BIOMASSA E CARBONO FORRAGEADOS POR *Atta laevigata*
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM EUCALIPTAIS NO CERRADO**

**BIOMASS AND CARBON FORAGE BY *Atta laevigata*
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) IN EUCALIPTALS IN THE CERRADO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Entomologia da área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 04 de setembro de 2020
Dr^a. Carla Rodrigues Ribas (DBI/UFLA)
Dr. Vincent Fourcassie (Université Toulouse III - FRA)
Dr. Khalid Haddi (DEN/UFLA)
Dr. Paulo Fernando Trugilho (DCF/UFLA)

Dr. Ronald Zanetti Bonetti Filho
Orientador

Dr. Alexandre dos Santos
Co-orientador

**LAVRAS – MG
2020**

A minha Avó Stela Filgueira e tia Silvana pelo seu amor e suas orações. Aos meus pais, Stalin e Regina por serem minha maior fortaleza. Aos meus irmãos, Ayla e Stalin Junior pela nossa união e ao Nicolas que tenho como filho, pelo tempo que deixamos de estar juntos e todo o apoio nesses 10 anos de estudos.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Entomologia (DEN) pela oportunidade de realização do Doutorado.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq) pelo financiamento da pesquisa (Processo - 409719/2016-1).

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo incentivo e fomento da minha pesquisa durante esses 4 anos.

Ao professor Dr. Ronald Zanetti pela orientação durante esse período de aprendizado, pela confiança e pela amizade.

Ao meu coorientador Dr. Alexandre Santos e a Dr^a Isabel Santos pelo auxílio inicial nas análises estatísticas e pela valiosa contribuição no decorrer desse trabalho.

Ao pesquisador Dr. Vincent Fourcassie pelo apoio nas análises de dados e sugestões para a finalização deste trabalho.

Ao Prof Dr Paulo Fernando Trugilho pelo apoio nas análises de carbono e sugestões no trabalho.

A todos os professores do Departamento de Entomologia pelas aulas e conhecimento adquirido.

A Vallourec Florestal pela liberação da área para o desenvolvimento e finalização deste trabalho.

Ao Carlos Souza pela sua acessibilidade sempre e imensa ajuda para efetivar as coletas de dados na Fazenda da Vallourec, meu muito obrigado por tudo.

A Angélica, Adriana, Luana do DEN/UFLA pelas conversas descontraídas e por sempre torcer pelas nossas conquistas.

A Eliana Andrade (Léia) pelo carinho, amizade e pelo grande auxílio e presteza na fase pré e pós coleta de campo.

A minha namorada Carol Russo pelo grande amor, confiança e paciência nessa etapa final. “Não posso mais me atrasar, ela me espera há horas”.

Aos meus grandes amigos Willian Paiva, João e Bruno pela forte amizade que construímos ao longo desses anos, pelas conversas, aprendi muito com vocês. Gratidão por tudo!

Ao Julius, Paula, Júlia e Jéssica pelo imenso apoio nas intermináveis 48 horas no campo!

Aos estagiários e bolsistas IC Bruno D'Armada, Mari Tavares e Thaiany Alvarenga, pelo auxílio pós-coletas de campo na contagem de formigas em vídeos, pesagem e medição dos fragmentos.

A todos os amigos do Laboratório de Entomologia Florestal, pelos momentos de descontração, principalmente nas tardes de café e nas festinhas. Sentirei saudades de todos vocês.

Ao Isaac Konig pela grande ajuda nas traduções dos resumos.

A Maíra pela grande disponibilidade e ajuda nas análises de carbono.

A república Quengal 2.0 que me acolheu com todo amor e carinho e a República Puxadinho pelos dias de festinha no fim de semana.

Ao Real Madeira F.C e ao IBIS T.F.C pelos dias de descontração no futebol e pelas amizades construídas.

Quando ouvi o astrônomo erudito

Quando ouvi o astrônomo erudito,
Quando as provas, os números foram enfileirados diante de mim,
Quando me foram mostrados os mapas e diagramas a somar, dividir e medir,
Quando, sentado, ouvia o astrônomo muito aplaudido, na sala de conferências,
Senti-me logo inexplicavelmente cansado e enfermo,
Até que me levantei e saí, parecendo sem rumo
No ar úmido e místico da noite, e repetidas vezes
Olhei em perfeito silêncio para as estrelas.

Walt Whitman

RESUMO GERAL

As plantações de eucalipto no Brasil têm se mantido crescente nos últimos anos, pois é matéria prima para produtos de grande relevância mundial, como celulose, papel e energia. Além desses produtos, tais plantações são importantes para a estocagem de carbono, fomentando o mercado de créditos de carbono por empresas e governos. No entanto, as expectativas de produção de madeira e estocagem de carbono podem ser comprometidas pela herbivoria de inseto-praga, com destaque para as formigas cortadeiras. Muitos estudos abordaram o papel da herbivoria dessas formigas sobre a produção de madeira, mas poucos os relacionaram com o forrageamento de carbono e sua relação com os fatores climáticos do bioma Cerrado, onde é cultivada a maioria dos eucaliptais brasileiros e predomina a de ocorrência de *Atta laevigata*; uma das espécies mais importantes economicamente para os eucaliptais. Entender essa relação é importante para conhecer o papel desses herbívoros na acumulação de carbono nas plantas e no solo e sua contribuição no efeito estufa. Portanto, o objetivo deste trabalho foi avaliar como a temperatura e umidade relativa do ar influenciam o forrageamento de biomassa carbono por *Atta laevigata* em eucaliptais no bioma Cerrado. O trabalho foi dividido em três capítulos. O primeiro revisou o papel das formigas cortadeiras em cada etapa do ciclo do carbono na planta e no solo. O segundo avaliou como a temperatura e umidade relativa do ar influenciam a atividade de forrageamento da *A. laevigata* em diferentes estações do ano em plantios de eucalipto. O terceiro estimou a biomassa e o carbono forrageados pelas formigas cortadeiras, em função da temperatura e umidade do ar em eucaliptais no Cerrado. Os resultados permitiram concluir que a atividade de forrageamento é predominantemente diurna em três estações do ano, ao contrário do que é relatado, sendo mais intensa em temperaturas entre 15 a 26°C e umidade relativa entre 66 a 80%. A acumulação de biomassa seca e de carbono varia ao longo do ano, com maior valor no verão e menor na primavera. A quantidade anual de carbono forrageado para uma única trilha ativa de um ninho de *Atta laevigata* de 72.87 m² foi de 17kg de carbono, correspondendo á quantidade de carbono estocado 6.96 árvores por ano.

Palavras-chave: Bioma. Aquecimento global. Ciclo de carbono. Florestas. Forrageamento. Formigas cortadeiras

ABSTRACT

Eucalyptus plantations in Brazil have been growing in recent years, as they are raw materials for products of great global importance, such as cellulose, paper and energy. These plantations are also important for carbon storage, encouraging the market for carbon credits by companies and governments. However, wood production and carbon storage expectations can be compromised by insect pest herbivory, with emphasis on leaf-cutting ants. Many studies have addressed the role of these ants on wood production, but few have linked them to carbon foraging and its relationship to the climatic factors of the Cerrado biome, where most Brazilian eucalyptus is cultivated and the occurrence of *Atta laevigata*, one of the most economically important species for eucalyptus, predominates. Understanding this relationship is important to know the role of these herbivores in the accumulation of carbon in plants and soil and their contribution to the greenhouse effect. Therefore, the objective of this work was to evaluate how the temperature and relative humidity of the air influence the foraging of carbon biomass by *Atta laevigata* in eucalyptus in the Cerrado biome. The work was divided into three chapters. The first reviewed the role of leaf-cutting ants at each stage of the carbon cycle in the plant and soil. The second evaluated how the temperature and relative humidity of the air influence the foraging activity of *A. laevigata* in different seasons of the year in eucalyptus plantations. The third estimated the biomass and carbon foraged by leaf-cutting ants, depending on the temperature and air humidity in eucalyptus trees in the Cerrado. The results allowed to conclude that the foraging activity is predominantly daytime in three seasons, contrary to what is reported, being more intense in temperatures between 15 to 26°C and relative humidity between 66 to 80%. The accumulation of dry biomass and carbon varies throughout the year, with greater value in the summer and less in the spring. The annual amount of carbon foraged by a single active trail from a 72.87 m² *Atta laevigata* nest was 17 kg of carbon, corresponding to the amount of stored carbon of 6.96 trees per year.

Key words: Biome. Biomass. Carbon cycle. Forest plantations. Foraging. Leaf-cutting ants

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 2

- Figura 1. Número médio de formigas sem carga observado (preto) e estimado (azul) por cinco minutos na trilha de forrageamento para cada hora do dia durante as estações do ano em cinco ninhos diferentes no período de 48 horas. As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança 51
- Figura 2. Número médio de formigas com carga observado (preto) e estimado (azul) por cinco minutos na trilha de forrageamento para cada hora do dia durante as estações do ano em cinco ninhos diferentes no período de 48 horas. As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança 52
- Figura 3. Número médio total de formigas (com cargas + sem cargas) observado (preto) e estimado (azul) por cinco minutos na trilha de forrageamento para cada hora do dia durante as estações do ano em cinco ninhos diferentes no período de 48 horas. As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança 53
- Figura 4. Atividade de forrageamento do total de formigas de *Atta laevigata* em função da temperatura do ar (°C) e umidade relativa do ar (%) nas estações (Inverno, Primavera, Verão e Outono) 54
- Figura 5. Probabilidade de observar o número de formigas sem carga (A e B), de formigas com cargas (C e D) e do total de formigas retornando para o ninho, em função da umidade relativa do ar e temperatura durante o verão, primavera, outono e inverno. Os símbolos representam os dados observados das cinco colônias com presença (cima) e ausência (baixo) de formigas retornando ao ninho no verão (círculo vermelha), primavera (círculo verde), outono (círculo azul escuro) e inverno (círculo azul claro). A linha em negrito corresponde a probabilidade de observar atividade na trilha (atividade de pelo menos uma formiga no intervalo de cinco minutos) e as linhas pontilhadas correspondem ao intervalo de confiança de 95% 55

ARTIGO 3

Figura 1 - Número médio de cargas transportadas por <i>Atta laevigata</i> nas estações do ano em plantio de eucalipto no Cerrado. Letras diferentes correspondem a diferença significativa ($p < 0,05$)	76
Figura 2 - Número médio de cargas carregadas por <i>A. laevigata</i> de dia e a noite em cada estação do ano em plantios de eucalipto no Cerrado. * Significativo a 0.05 pelo teste qui-Quadrado χ^2	77
Figura 3 - Número de cargas retornando para o ninho em função da temperatura (°C) nas estações	78
Figura 4 - Número de cargas retornando para o ninho em função da umidade relativa do ar (%) nas estações	78
Figura 5 - Estimativa do acúmulo de biomassa seca forrageada por <i>A. laevigata</i> entre as horas do dia em plantios de eucalipto no Cerrado.....	79
Figura 6. Acúmulo de biomassa seca em Kg, médias das temperaturas e umidade relativa do ar (%) em cada estação	80
Figura 7. Acúmulo de carbono em Kg acompanhado pelas médias das temperaturas e umidade relativa do ar (%) entre as estações.....	81

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 2

Tabela 1 - Tamanho dos ninhos nas diferentes estações do ano no município de Curvelo – MG..... 48

Tabela 2 - Resultados da análise de Deviance do modelo para testar a influência da hora do dia (Hcon e Hsen), temperatura do ar, umidade e estação (inverno, primavera, verão e outono) no número de formigas total e sem carga e com carga na atividade de forrageamento de *Atta laevigata* em plantio de eucalipto no Cerrado 50

ARTIGO 3

Tabela 1 - Tamanho dos ninhos nas diferentes estações do ano no município de Curvelo – MG..... 74

Tabela 2. Massa foliar (Kg), carbono (Kg) e teor de água (%) de cinco árvores de eucalipto não atacadas por formigas cortadeiras. Curvelo- MG. 2019 81

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	16
INTRODUÇÃO GERAL	16
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	18
SEGUNDA PARTE	21
ARTIGO 1- O papel das formigas cortadeiras na acumulação de carbono	21
RESUMO	21
ABSTRACT	22
1.1 Papel das formigas na acumulação de carbono pela planta	25
1.2 Papel das formigas cortadeiras na acumulação de carbono no solo	27
2. CONSIDERAÇÕES FINAIS	33
3. REFERÊNCIAS	34
ARTIGO 2- Como a temperatura e umidade relativa do ar influenciam a atividade diária e sazonal de forrageamento de <i>Atta laevigata</i> (Smith, 1858), em eucaliptais no bioma de Cerrado?	44
RESUMO	45
ABSTRACT	45
1. INTRODUÇÃO	46
2. MATERIAL E MÉTODOS	47
2.1 Área de estudo	47
2.2 Atividade de forrageamento	47
2.3 Análise de dados	48
3. RESULTADOS	49
4. DISCUSSÃO	56
5. CONCLUSÃO	61
AGRADECIMENTOS	62

6. REFERÊNCIAS	62
ARTIGO 3- Quantidade diária e anual de biomassa e carbono forrageados por <i>Atta laevigata</i> (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais no bioma Cerrado.....	69
RESUMO.....	70
ABSTRACT	71
1. INTRODUÇÃO	72
2. MATERIAL E MÉTODOS	73
2.1 Área de estudo.....	73
2.2 Número de cargas e coleta da biomassa vegetal transportada pelas formigas .	74
2.3. Carbono acumulado	74
2.4. Quantificação das folhas das plantas	75
2.3 Análise de dados	75
3. RESULTADOS	76
4. DISCUSSÃO	82
5. CONCLUSÃO.....	90
AGRADECIMENTOS	90
6. REFERÊNCIAS.....	91
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	99

PRIMEIRA PARTE

INTRODUÇÃO GERAL

As plantações florestais no Brasil totalizam 7,83 milhões de hectares e fornecem matéria-prima e energia para diferentes segmentos industriais do setor florestal brasileiro. Nas últimas décadas, a expansão desse setor foi impulsionada principalmente pela cultura do eucalipto, que proporcionou um saldo da balança comercial de US\$ 11,4 bilhões e o país se tornou um dos principais produtores de celulose no mundo, conquistando a liderança na exportação desse produto (IBÁ, 2019).

A expansão no plantio de eucalipto no Brasil também propicia ganhos ecológicos, pois reduz a pressão sobre florestas nativas, mantendo a oferta de madeira para o mercado, e também propicia ganho na qualidade química e física do solo, além disso as florestas tem papel extremamente relevante na estocagem de carbono, tanto pela biomassa da planta, como no solo (COOK et al., 2016; ZHANG et al., 2018).

As florestas de eucalipto são reconhecidamente eficientes em sequestrar e armazenar carbono durante seu ciclo de produção. Então, empresas e governos estimam a quantidade de carbono produzido, por meio da quantificação de biomassa durante seu ciclo de vida, e comercializam tal produto no mercado de créditos de carbono (MAESTRI et al., 2004; PAIXÃO et al., 2006; RUIZ-PENEDO et al., 2012). Também, alguns países, como o Brasil, possuem políticas de redução da emissão de carbono pela plantação de eucalipto em meio a pastagens e cultivos agrícolas, ampliando o potencial de uso dessas florestas.

Os plantios de eucalipto estão localizados principalmente no bioma Cerrado, nos Estados de Minas Gerais (24%), São Paulo (17%) e Mato Grosso do Sul (16%). O bioma Cerrado está presente em 10 estados brasileiros e ocupa o segundo maior território em extensão, com cerca de 23% do território brasileiro ou aproximadamente dois milhões de km² (RATTER et al., 1997). Cerca de 50% desse bioma é composto de áreas com agricultura (SILVA, 2018), incluindo plantios comerciais de eucalipto para produção de energia e papel e celulose, além de servir como acumuladores de carbono na madeira e no solo, contribuindo para a sua diminuição na atmosfera (MADEIRA et al., 2002; GATTO et al., 2010).

No entanto, alguns herbívoros, como as formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* (saúvas) e *Acromyrmex* (quenquéns), são responsáveis pela redução do potencial produtivo e, possivelmente, da estocagem de carbono por essas florestas. Elas são os principais herbívoros da região Neotropical, ocorrendo desde o sul dos Estados Unidos até a região central da Argentina, exceto no Chile, em algumas ilhas das Antilhas e ilha de Fernando de Noronha (MARICONI, 1970; DELABIE et al., 2011) e possuem ampla distribuição geográfica no Brasil (DELLA LUCIA, FOWLER e MOREIRA, 1993; RANDO, 2002; RANDO & FORTI, 2005).

Uma das principais espécies-praga dentre as formigas cortadeiras é *Atta laevigata*, predominante no bioma Cerrado, tanto em áreas de nativas quanto em plantios comerciais agrícolas e florestais (COSTA et al. 2008, 2019; MUNIQUE & CALIXTO 2018). As formigas cortadeiras possuem o hábito de cortar e transportar fragmentos de vegetais diversos, flores e sementes para o interior de seus ninhos, onde um fungo simbiótico é cultivado para processar esse material e suprir as necessidades nutricionais da colônia (MARICONI, 1970). Esse hábito de forragear as torna o principal inseto-praga de áreas cultivadas de florestas em praticamente toda a América (ZANETTI et al., 2014).

A atividade de forrageamento dessas formigas envolve intrincados ajustes comportamentais frente às mudanças ambientais e as necessidades da colônia (FARJIBRENER, 1993). O contato social entre os indivíduos envolvidos nesta atividade resulta em processos auto organizáveis de ajuste estratégicos durante o forrageamento (VIANA-BAILEZ & ENDRINGER, 2016). O padrão de ritmo na atividade de forrageamento de formigas cortadeiras pode ser o mesmo durante várias semanas ou meses ou podem alterar bastante em alguns dias devido às características intrínsecas às espécies ou fatores ambientais, como temperatura e umidade (CALDATO et al., 2016).

Por essas razões, esse trabalho teve o objetivo de verificar como alguns fatores climáticos influenciam o forrageamento de biomassa e de carbono por *Atta laevigata*, em eucaliptais no bioma Cerrado.

O trabalho foi dividido em três artigos. No primeiro, foi revisado sobre o papel das formigas cortadeiras no ciclo do carbono, abordando principalmente a captura e manutenção desse elemento na planta e no solo. No segundo, investigou-se como a temperatura e a umidade relativa do ar influenciam o ritmo de forrageamento de *Atta laevigata*. No terceiro artigo, foi estimada a quantidade diária e anual de biomassa e

carbono forrageados por esta espécie de formiga, o papel ecológico e econômico da *Atta laevigata* em relação à herbivoria e o acúmulo de carbono.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CALDATO N, FORTI L.C, BOUCHEBTI S. et al. Foraging activity pattern and herbivory rates of the grass-cutting ant *Atta capiguara*. **Insectes Soc**, v.63, p.421-428, 2016 doi: 10.1007/s00040-016-0479-x

COOK, R. L. et al. *Eucalyptus* plantation effects on soil carbon after 20 years and three rotations in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 359, p. 92–98, 2016 doi:10.1016/j.foreco.2015.09.035

COSTA NA, et al. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, p. 849-854, 2008

COSTA AN, et al. Adaptive foraging of leaf-cutter ants to spatiotemporal changes in resource availability in Neotropical savannas. **Ecological Entomology**, v. 44, p. 227-238, 2019

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

DELLA LUCIA, T. M. C.; FOWLER, H. G.; MOREIRA, D. D. O. **Espécies de formigas cortadeiras no Brasil**. In: DELLA LUCIA, T. M. C. (Ed.). As formigas cortadeiras. Viçosa, MG: Folha de Viçosa, p. 26-31, 1993

FARJI BRENER AG. Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical. **Revista De Biología Tropical**, v.41, n. 3, p. 897-899, 1993

GATTO, A. et al. Estoques de carbono no solo e na biomassa em plantações de eucalipto. **Rev Bras Cienc do Solo**. v. 34, p. 1069-1079, 2010
doi: 10.1590/s0100-06832010000400007

IBÁ - Indústria Brasileira de Árvores. Relatório IBÁ 2019. São Paulo: 2019. Disponível em: <<https://www.iba.org/datafiles/publicacoes/pdf/iba-relatorioanual2019.pdf>>. Acesso em 10 dez. 2019

MADEIRA M V. et al. Changes in carbon stocks in *Eucalyptus globulus* Labill. plantations induced by different water and nutrient availability. **For Ecol Manage**. v. 171, p.75-85, 2002 doi: 10.1016/S0378-1127(02)00462-0

MAESTRI, R. et al. Viabilidade de um projeto florestal de *Eucalyptus grandis* considerando o seqüestro de carbono. **Floresta**. v. 34, n.3, p.347-360, 2004
<https://doi.org/10.5380/ufv.v34i3.2421>

MARICONI, F.A.M. 1970. **As Saúvas**. Ed. Agronômica Ceres. 167p.

MUNIQUE LB, CALIXTO ES. Spatial and temporal variation of plant fragment removal by two species of atta leaf-cutting ants. **J Insect Behav**, v. 31, p. 255-263, 2018 doi: 10.1007/s10905-018-9673-1

PAIXÃO, F.A. et al. (2006) Quantificação do estoque de carbono e avaliação econômica de diferentes alternativas de manejo em um plantio de eucalipto. **Rev. Arvore**. v.30, n.3, p.411-420 doi: <https://doi.org/10.1590/s0100-67622006000300011>

RANDO, J. S. S. **Ocorrência de espécies de *Atta Fabricius, 1804* e *Acromyrmex Mayr, 1865* em algumas regiões do Brasil**. 2002. 105 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 2002.

RANDO, J. S. S. & FORTI, L. C. Ocorrência de formigas *Acromyrmex* Mayr, 1865, em alguns municípios do Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, Maringá, v. 27, n. 2, p. 129-133, 2005.

RATTER JA, RIBEIRO JF & BRIDGEWATER S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**. v. 80, n. 3, p. 223-230, 1997.

RUIZ-PEINADO GERTRUDIX, R., et al. Biomass models to estimate carbon stocks for hardwood tree species. **For. Syst.** v. 21, n. 1, p. 45-52, 2012
<https://doi.org/10.5424/fs/2112211-02193>

SILVA, CM. Entre fênix e Ceres: A grande aceleração e a fronteira agrícola no Cerrado. **Varia Historia**. v.34, n.65, p.409-444, 2018.

VIANA-BAILEZ AM, ENDRINGER FB. Plasticidade do comportamento de forrageamento em formigas cortadeiras. **Oecologia Aust.** v. 20, n. 3, p. 332-340, 2016

ZANETTI R, ZANUNCIO JC, SANTOS JC, et al. An overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in brazilian forest plantations. **Forests** v. 5, p. 439-454, 2014. doi: 10.3390/f5030439

ZHANG, H. et al. The dynamics of carbon accumulation in *Eucalyptus* and *Acacia* plantations in the Pearl River delta region. **Annals of Forest Science**, v. 75, n. 40, 2018.
<https://doi.org/10.1007/s13595-018-0717-7>

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1- O papel das formigas cortadeiras no ciclo do carbono

Alexandre Roger¹; Ronald Zanetti¹

Versão preliminar preparada de acordo com as normas da revista Annual Review of Entomology.

1 **Autor correspondente** - Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG, Brazil – ale.ento.ufra@gmail.com – número de telefone: +55 35 984471888

¹ Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 3037, 37200-000, Lavras, estado de Minas Gerais, Brasil. E-mail:

ale.ento.ufra@gmail.com.br zanetti@ufla.br

E-mail: ale.ento.ufra@gmail.com.br zanetti@ufla.br

RESUMO

A emissão de gases de efeito estufa pelas ações humanas tem aumentado em proporções alarmantes a cada ano e agrava o aquecimento global. Uma das ações para amenizar tal efeito é o plantio de árvores de rápido crescimento, como o eucalipto, para o armazenamento do carbono a longo prazo. Plantações de eucalipto são propostas por governos e empresas com a finalidade de estocar carbono e fazem parte do mercado de créditos de carbono mundial. Além do eucalipto, outros tipos de acumuladores e mantenedores de carbono são conhecidos, por exemplo, os organismos que atuam no solo, como as formigas cortadeiras. O objetivo da pesquisa foi revisar o papel das formigas cortadeiras na acumulação de carbono na planta e no solo. Os resultados permitiu concluir que as formigas cortadeiras estão presentes, participam ativamente e passivamente em quase todas as etapas do ciclo de carbono na planta e no solo. A participação pode ser positiva, quando acumulam e incorporam a biomassa no jardim de fungo dentro dos ninhos. A negativa, quando desfolham as plantas causando redução da fotossíntese. Portanto, é possível manejar as populações dessas formigas para que haja um balanço líquido positivo na acumulação de carbono por essas florestas.

Palavras-chave: aquecimento global, ciclo de carbono, eucaliptais, formigas cortadeiras

ABSTRACT

The emission of greenhouse gases by human actions has increased at an alarming rate every year and aggravates global warming. One of the actions to mitigate this effect is the planting of fast-growing trees, such as eucalyptus, for the long-term storage of carbon. Eucalyptus plantations are proposed by governments and companies for the purpose of storing carbon and are part of the global carbon credit market. In addition to eucalyptus, other types of carbon accumulators and maintainers are known, for example, organisms that act in the soil, such as leaf-cutting ants. The objective of the research was to review the role of leaf-cutting ants in the accumulation of carbon in the plant and in the soil. The results allowed us to conclude that leaf-cutting ants are present, participate actively and passively in almost all stages of the carbon cycle in the plant and in the soil. The participation can be positive, when they accumulate and incorporate the biomass in the fungus garden inside the nests, and negative, when defoliating the plants causing reduction of photosynthesis. Therefore, it is possible to manage the populations of these ants so that there is a positive net balance in the accumulation of carbon by these forests.

Key words: carbon cycle, eucalyptus, global warming, leaf-cutting ants

1- INTRODUÇÃO

O crescente aumento das emissões de CO₂ na atmosfera tem implicado em mudanças no atual cenário ambiental no planeta (NOTZ & STROEVE, 2016). Esse aumento exponencial de gases nocivos liberados no meio ambiente está intimamente relacionado à intensificação na expansão de indústrias e cidades, que despejam grandes quantidades desses gases na atmosfera, além do uso intensivo da terra na agricultura, principalmente pela substituição da vegetação nativa pelos cultivos agrícolas, através da derrubada ou queima (IPCC, 2001; LASSLOP et al. 2019).

O aquecimento global pode acelerar até o final deste século, com aumento estimado da temperatura média global de 1,4 a 5,8°C (IPCC, 2001; HOEGH-GULDBERG et al. 2018). Este fato trará inúmeras consequências na saúde humana e pode estar atrelado a disseminação de doenças transmitidas por vetores (LOUIS & HESS, 2008), a diminuição no rendimento de grandes culturas em regiões subdesenvolvidas do mundo (TAUB et al. 2008; ZHAO et al. 2017), a distribuição da diversidade de espécies e na dinâmica das comunidades, pelo comportamento relacionado aos eventos do ciclo de vida dos animais (WALTHER et al. 2002; CHEN et al. 2011; OCKENDON et al. 2014).

O Brasil está em sexto lugar entre os principais emissores de gases de efeito estufa do mundo (CAT, 2020). Por isso, criou o Plano Nacional sobre Mudança do Clima e o Programa Nacional para uma Agricultura de Baixo Carbono (Programa ABC), incentivando as práticas que possibilitam o manejo adequado da produção sem diminuir níveis de estocagem de carbono, como o programa de integração lavoura-pecuária-floresta cultivada (AMARAL et al. 2011). O objetivo é aumentar a taxa fotossintética das plantas por unidade de área e manter parte do carbono estocado nas florestas cultivadas.

Nos ecossistemas terrestres a principal forma de absorção de CO₂ atmosférico é por meio da fotossíntese pelas plantas, onde é convertido a carboidratos, necessários ao processar a síntese dos tecidos da madeira, raízes, folhas, sementes e frutos (PACHECO & HELENE, 1990). O processo de fotossíntese pelas plantas terrestres absorve 123 giga toneladas de carbono da atmosfera anualmente, sendo metade fixado nas plantas e o resto devolvido à atmosfera por respiração autotrófica (CIAIS et al. 2013). É fato que as florestas são essenciais para a estocagem de carbono, desempenhando papel fundamental na diminuição do agravante aquecimento global, entretanto é fundamental estabelecer um sistema de desenvolvimento econômico com conservação da natureza, sendo às florestas plantadas uma boa opção pois reduz a pressão contra florestas nativas e também mantém estoques de carbono (PAN et al. 2011; ZHANG et al. 2018).

Outra forma de estocar carbono é por meio da incorporação da biomassa no solo pelos micros e macroorganismos (GOUGOULIAS et al. 2014; JÍLKOVÁ & FROUZ, 2014). As formigas cortadeiras do gênero *Atta* e *Acromyrmex*, que estocam grandes quantidades de biomassa e carbono no interior dos seus ninhos subterrâneos. Elas também são consideradas importantes engenheiros de ecossistemas, pois participam da ciclagem de nutrientes do solo, modificando a estrutura física e química do solo no interior e exterior do ninho criando um ambiente único e propício para sobrevivência (WIRTH et al. 2003; COSTA et al. 2008; LEAL et al. 2014; COSTA et al. 2018), da regulação da estrutura de comunidades vegetais através da atividade de corte, transporte e escavação, podendo afetar drasticamente a estrutura e a composição da floresta, bem como as alterações químicas e biológicas do solo (MOUTINHO et al. 2003; SOUSA-SOUTO et al. 2008; HUDSON et al. 2009; FARJI-BRENER & TADEY, 2017).

Uma colônia de formiga cortadeira é capaz de coletar material vegetal variando de 22 a 940 kg de peso seco anualmente (WIRTH et al. 2003; HERZ et al. 2007), podendo até mesmo chegar a mais de uma tonelada, como encontrado para *Atta capiguara* em área

de cana-de-açúcar (AMANTE, 1972). Essa herbivoria causa efeitos na acumulação de carbono na planta e no solo, podendo ser positivos, negativos ou até mesmo neutros. Diante da grande quantidade de áreas florestais e crescente demanda por crédito de carbono, é extremamente necessário conhecer a dinâmica de acúmulo de carbono e como os principais herbívoros influenciam (FARJI-BRENER & GHERMANDI, 2004; FARJI-BRENER & WERENKRAUT, 2015; CÂMARA et al. 2019). O objetivo desse trabalho foi realizar uma revisão de literatura sobre o papel das formigas cortadeiras na acumulação de carbono na planta e no solo.

O processo de acumulação de carbono pela planta envolve a absorção de carbono disponível na atmosfera pela fotossíntese da planta e a liberação pela respiração e incorporação de carbono nas estruturas da planta. Já a acumulação de carbono no solo envolve a obtenção de carbono pelo forrageamento das formigas e incorporação no fungo, liberação de carbono pela respiração das formigas e do fungo e a liberação de carbono pela decomposição das formigas e do fungo mortos.

O estudo trata-se de uma revisão de literatura sobre o papel das formigas cortadeiras no ciclo do carbono. Vale ressaltar que revisão de literatura é um tipo de estudo que visa mapear estudos mais recentes a fim de atualizar a comunidade científica sobre as pesquisas mais atuais, além da necessidade de discussão do tema e compreensão das questões que envolvem.

O material bibliográfico selecionado foi lido na íntegra e agrupado por classificação em temas centrais: O papel das formigas cortadeiras na acumulação de carbono pela planta e solo.

Realizou-se a busca dos estudos nas plataformas Web of Science e Google Scholar. Entre as matérias selecionadas as revistas indexadas, outros periódicos, livros que tratam os temas centrais, documentos institucionais nacionais e internacionais, foram os principais materiais utilizados. Não foi utilizado critério de exclusão para os textos no que se refere à literatura profissional ou para o público em geral. Os textos que tratavam dos assuntos centrais, desde que consistentes e de fonte fidedigna, foram tomados como material de análise. Sobre esta base de dados foi realizado uma estratégia de busca, onde foi descrito “carbon cycle in the plant and soil”, “leaf-cutting ants foraging”, e “global warming”.

1.1 Papel das formigas na acumulação de carbono pela planta

As florestas desempenham importante papel na mitigação das mudanças climáticas, absorvendo cerca de 30% do CO₂ emitido constantemente pelo homem, sendo as florestas nativas mais eficientes o sequestro de carbono que as florestas plantadas e cultivos agrícolas (CIAIS et al. 2013; YU et al., 2018). A dinâmica de sequestro de carbono ocorre de maneira diferente entre os biomas, no Cerrado brasileiro, em cultivos de soja e arroz são incorporados no solo cerca de 0,38 e 0,23 Mg ha⁻¹ year⁻¹, respectivamente (CARVALHO et al. 2009). Nesse mesmo bioma, as árvores podem estocar cerca 22,385 Kg ha⁻¹ de carbono, sendo variável de acordo com a espécie (RIBEIRO et al. 2017). Em virtude disso, é fundamental que se trabalhe fortemente em retardar o desmatamento em áreas potenciais acumuladoras de carbono e incentivar plantações de árvores.

A herbivoria das formigas cortadeiras reduz a área fotossintética da planta e conseqüentemente a entrada de CO₂ pelas folhas e os padrões de acumulação e alocação de carbono na planta (BLOOM et al., 1985; OHMART et al. 1991; RYAN, 2010). As formigas cortadeiras podem consumir enormes quantidades de folhas, podendo desfolhar uma árvore inteira no decorrer do tempo (NICKELE et al. 2012). No entanto, as plantas em certos níveis de desfolha podem tolerar o efeito herbivoria pela compensação das perdas através do aumento da transpiração sem causar baixas taxas fotossintéticas e acumulativas de carbono (RIBEIRO, 2009). Portanto, são necessários estudos que possam medir esses parâmetros em plantas atacadas por formigas cortadeiras no decorrer do tempo e como os efeitos da herbivoria podem mudar o processo do ciclo de carbono realizado pelas plantas através da atividade sintética da respiração (MCNAUGHTON, 1983; JÄREMO et al. 1996).

O comportamento de cortar grande quantidade de folhas pelas formigas cortadeiras interfere diretamente na produção de madeira e tem sido alvo de muitos estudos, principalmente em plantações de eucalipto (SOUZA et al. 2011; ZANETTI et al. 2014; PAIVA, 2018). O consumo anual de folhas por insetos nas florestas pode causar impacto enorme na produtividade das plantas (OHMART et al. 1983; KNAPP et al. 2014). A herbivoria das formigas cortadeiras acarreta geralmente a perda total do tecido vegetal, assim sua recuperação através da renovação de tecidos novos seja mais custosa (CANTO et al. 2004; BARBOSA, 2009).

O desfolhamento causado por formigas cortadeiras pode causar a diminuição no incremento estrutural da planta, como por exemplo, a diminuição do tronco, volume e altura das árvores (ZANETTI et al. 2003; PAIVA, 2018) e conseqüentemente a planta poderia deixar de acumular carbono sobre esses efeitos pelo retardamento do desenvolvimento. O efeito do desfolhamento de ataque de *Acromyrmex crassispinus* em *Pinus* mostrou perdas significativas de 17% em diâmetro e 21% na altura no nível 3 que correspondia a 76-100% de desfolha sem a retirada do meristema apical da planta, enquanto que no nível 4 que correspondia a 100% de desfolha e retirada do meristema apical também houve perdas significativas de 24% diâmetro e 25% da altura em plantas (NICKELE et al. 2012).

Plantas de *Eucalyptus grandis* com 100% de desfolhas uma única vez no início do seu desenvolvimento apresentou redução do crescimento em 18,9% de diâmetro e 12% de altura, enquanto que as árvores submetidas a três desfolhamentos completos, a redução do volume total de madeira foi de 79,7% (MATRANGOLO et al. 2010). Quentin et al. (2012) observou que plantas de *Eucalyptus globulus* sofreram desfolhas com taxas abaixo de 75% foram capazes de aumentar as taxas de fotossíntese pelas folhas que não sofreram a desfolha, assim suprimindo o crescimento normalmente. A desfolha de 75 a 100% por formigas cortadeiras em plantios de eucalipto nos biomas Mata Atlântica, Pampa e Cerrado reduziram o DAP (diâmetro na altura do peito), altura e volume de madeira no final do ciclo produtivo em 14,4%, 17,1% e 29,8%, respectivamente (PAIVA, 2018). Remoção de 100% da área foliar de *Eucalyptus globulus* reduziu em 35% o crescimento em diâmetro em relação as plantas não desfolhadas, enquanto que uma remoção de 45% da área foliar não afetou o crescimento do diâmetro da planta. Carne et al. (1974) relataram que níveis de desfolhamento artificial superior a 65% em *Eucalyptus grandis* produziram perda significativa de incremento no crescimento.

À redução de madeira das árvores, devido ao ataque das formigas, culmina no menor acúmulo de carbono nas plantas, entretanto o carbono proveniente dos fragmentos das folhas, que seriam facilmente degradados no ambiente, é sequestrado em estruturas mais estáveis, como o solo (FENG et al. 2008). Além disso, baixas infestações de formigas cortadeiras podem aumentar a produção de madeira e conseqüentemente o acúmulo de carbono por essas plantas (PONTES, 2018). Assim, dessa maneira é possível que o sequestro de carbono pode estar sendo subestimado ou superestimado nessas áreas.

A maioria das árvores adultas dificilmente morre quando desfolhadas pelas formigas cortadeiras, porém tem sua produção reduzida (KULMAN, 1971; ABBOT et al. 1993; WILLS et al. 2004). Os resultados dos trabalhos sobre a quantificação da resposta das árvores à perda de biomassa foliar indicam que uma intensidade de desfolha abaixo de 50% não afeta a produtividade da maioria das espécies de eucalipto (PINKARD, 2002; RAPLEY et al., 2009). Entretanto, plantas jovens de eucalipto e pinus apresentam alto índice de mortalidade quando atacadas por *Atta laevigata* (HERNÁNDEZ & JAFFÉ 1995).

Os resultados dos trabalhos sobre a quantificação da resposta das árvores à perda de biomassa foliar parece ser um desafio, mas a maioria conclui que uma intensidade de desfolha abaixo de 50% não afeta a produtividade da maioria das espécies de eucalipto (PINKARD, 2002; RAPLEY et al., 2009).

As formigas cortadeiras tem maior preferência por plantas jovens, sendo que eucalipto apresenta folhas duras quando atingem uma maturidade fenológica, e isso pode influenciar a dinâmica de desfolhadores específicos nessa fase da planta (OHMART & EDWARDS, 1991; FOLGARAIT et al. 1996).

Um fator importante em relação ao crescimento das árvores submetidas a herbivoria é o sequestro de carbono que consideravelmente pode ser reduzido, já que basicamente 50% da biomassa é carbono nas plantas (PINKARD et al. 2014). Dessa forma, uma estimativa mais precisa do efeito de desfolha de formigas cortadeiras na produção de florestas de eucalipto, permitiria estimar a quantidade de carbono acumulado por esses insetos e determinar os níveis de herbivoria toleráveis pelas plantas sem causar prejuízo no desenvolvimento fenológico e econômico dessas florestas, possibilitando um manejo das populações desses herbívoros para acumular carbono sem prejudicar economicamente os plantios.

1.2 Papel das formigas cortadeiras na acumulação de carbono no solo

A acumulação de carbono no solo pela ação das formigas cortadeiras envolve as etapas de obtenção de carbono da biomassa das plantas pelo forrageamento das formigas, sua incorporação no jardim de fungo, liberação de carbono pela respiração das formigas e do fungo e liberação de carbono pela decomposição das formigas e dos fungos mortos.

As formigas cortadeiras são herbívoros que cortam e transportam fragmentos de vegetais diversos para o interior de seus ninhos, geralmente subterrâneos, onde cultivam

um fungo simbiote com esse material para suprir as necessidades nutricionais da colônia (MARICONI, 1965, 1966). Esse comportamento faz delas importantes organismos acumuladores de carbono no solo.

A quantidade de biomassa e conseqüentemente de carbono adquirida através do forrageamento pelas formigas e depositada no interior dos ninhos pode variar com a espécie de formiga cortadeira, variáveis climáticas, fatores internos da colônia como necessidades nutricionais do fungo e principalmente pelo tamanho do ninho (VIANA et al. 2004; GIESEL et al. 2013; JOFRÉ et al. 2018).

As formigas cortadeiras estão entre os insetos herbívoros mais vorazes da região Neotropical, cortando até 15% das folhas das florestas naturais (HERZ et al. 2007; URBAS et al. 2007). As espécies de *Atta* conseguem adquirir maior quantidade que *Acromyrmex*, principalmente devido ao maior tamanho dos ninhos e do número de indivíduos (CALHEIROS et al. 2019). *Atta capiguara*, que é um dos principais insetos pragas das pastagens, pode consumir em média 36,85kg de biomassa seca total da vegetação por ninho ao longo de um ano (CALDATO et al. 2016), enquanto *A. vollenweideri* pode consumir em média 1216,96 kg peso seco de grama em um ano (GUILLADE & FOLGARAIT, 2015). A biomassa média acumulada em kg/ano por *Atta sexdens* variou entre os biomas brasileiros nos plantios de eucalipto, com maior acúmulo no bioma de áreas de transição entre a Mata Atlântica-Cerrado e Mata Atlântica, com 495,37 e 348,47 kg, respectivamente. Enquanto os menores valores foram no Cerrado e Pampa, correspondendo a 179,75 e 98,02 kg, respectivamente (ABREU, 2015). Costa et al. (2008) conseguiu estimar biomassa de oito colônias de *Atta laevigata* variando entre 51 a 500 kg/ano em uma reserva dominada pelo Cerrado *sensu stricto*.

Em outro trabalho foi observada a quantidade média de folhas colhidas por *Atta colombica* com diferenças entre a estação chuvosa e seca, correspondendo a 11,4 m² de área foliar e 9,0 m² de área foliar, respectivamente (WIRTH et al. 1997). *Atta colombica* conseguiu consumir cerca de 13,2 toneladas por ano e para o consumo estimado em uma área de 100 hectares foi de 2,1% de folhas retiradas em uma floresta tropical (HERZ et al. 2007).

Alguns trabalhos vêm sendo realizados para se conhecer um pouco mais sobre o aproveitamento de material vegetal incorporado nos fungos. A hipótese de que as formigas consomem grandes quantidades de biomassa no forrageamento pode estar

atribuída ao comportamento alimentar dos fungos em incorporar parcialmente as folhas (MOLLER et al. 2011).

Em trabalho de Bucher et al. (2004) foi comparado o total do teor de carbono (da biomassa fresca) coletados pelas formigas e o material descartado (utilizado pelo fungo) de *Acromyrmex lundii*. A relação de carbono entre a coleta do material pela formiga e a composição química do lixo foi negativo, ou seja, o fungo não conseguiu metabolizar a quantidade significativa de carbono quando comparado a presença desse elemento nas folhas escolhidas por essa espécie. O fator de conversão pode fornecer informações sobre a quantidade aproveitada e descartada pelos fungos. Como observado nos resultados de Ukan et al. (2013), onde a quantidade de folhas de *Eucalyptus grandis* consumidas foi 117,39 gramas e o resíduo depositado foi 74,73 gramas pelos formigueiros jovens e adultos de *Atta sexdens rubropilosa*, resultando em 63,65% do material fornecido aos formigueiros foi convertido em resíduos. Esse valor alto de conversão, mesmo sem apresentação das análises dos componentes químicos, possibilita o conhecimento de como o carbono pode ser incorporado nos locais de descarte do material não aproveitado pelos fungos nas câmaras de lixo e possivelmente auxiliando na manutenção da matéria orgânica.

Sousa-Souto et al. (2007), entretanto demonstraram que a taxa de conversão de *Atta sexdens rubropilosa*, concluíram não haver diferença em todas as colônias analisadas, indicando uma taxa de conversão semelhante, independente do material forrageado. No entanto, esses autores observaram um consumo e produção de lixo maior, onde a maior razão lignina/celulose nas folhas era oriunda de *Bauhinia variegata*, isso evidencia a difícil degradação de lignina e celulose pelo fungo simbiote e posteriormente a acumulação de resíduo nas câmaras de lixo.

As fibras de lignina são constituídas a partir de cadeias de carbono (KADLA et al. 2002). Os fungos são organismos que degradam lentamente a lignina e celulose contida nas plantas, o que foi comprovado por Abril & Bucher (2004). No entanto, resultados de Nagamoto et al. (2019) encontraram valor de degradação de aproximadamente 75% da celulose nos jardins de fungos de *Atta capiguara* em laboratório. Entretanto, Martin e Weber, (1969) encontraram 26% de celulose presente no jardim de fungo de *Atta colombica tonsipes* antes do descarte e após a incorporação do material no fungo, a celulose no descarte foi de aproximadamente 23%. Em outro estudo investigando capacidade de degradação da celulose *in vivo* do fungo simbiótico de *Atta capiguara* sob

tecidos foliares de *Paspalum notatum*, foi observado através de fotomicrografia que o xilema e o esclerênquima não foram degradados, pelo fato desses tecidos apresentarem índices altos de lignificação em suas paredes celulares, em contrapartida, a análise anatômica das lâminas foliares mostraram a degradação da celulose (NAGAMOTO et al. 2011).

A incapacidade do fungo em quebrar facilmente as moléculas de carbono de estruturas como a lignina, sendo favorável por manter mais tempo esse elemento nos depósitos de descarte de material não aproveitado (LEWIN et al. 2016). Após o processo de degradação do material vegetal ocorre uma grande produção de CO₂ que é liberado nas câmaras de fungos, dificultando principalmente na respiração das formigas e no desenvolvimento do fungo.

Parte do carbono acumulado pelas formigas no interior dos ninhos é devolvida a atmosfera pela respiração das formigas e do fungo simbiote. A respiração é uma atividade vital para os animais (KAROL & KAROL, 2019). Principalmente para as formigas que vivem boa parte da sua vida em ambientes com pouca disponibilidade de oxigênio (BOLAZZI et al. 2012).

A estrutura no interior dos ninhos das formigas cortadeiras dificulta a presença constante de O₂, sendo bem menor que no exterior. Os níveis de CO₂ são bem maiores nessas estruturas e prejudica a respiração das formigas nos espaços limitados das câmaras (BREED, 2018). Por isso, as formigas precisam controlar a ventilação dos ninhos pela abertura e fechamento dos olheiros. Esse controle por meio da ventilação é importante para eliminação de CO₂ em ambientes fechados principalmente em insetos sociais como formigas, abelhas (KASTBERGER et al. 2016) e cupins (KORB, 2003). As altas concentrações de CO₂ no interior dos ninhos pode influenciar as operárias a escavar e criar novas câmaras para não prejudicar o crescimento do fungo (ROMER et al. 2017).

No interior dos ninhos, as operárias conseguem alterar as estruturas para a regulação de níveis de CO₂ em profundidades elevadas (KLEINEIDAM & ROCES, 2000). A ventilação no interior desses ninhos promove a troca de gases respiratórios e mantém as concentrações de CO₂ dentro do ninho em níveis baixos e toleráveis para a colônia (KLEINEIDAM & ROCES, 2000). Os níveis de CO₂ e O₂ nas câmaras de fungo já foram comparados em diferentes profundidades em ninhos de *A. laevigata* e *Atta capiguara*, com baixos níveis de O₂ e altos de CO₂ com o aumento da profundidade da câmara em relação a superfície (BOLLAZZI et al. 2012). As faixas de níveis

intermediários de CO₂ de 1 a 3% foram as preferíveis para a cultura de fungos (ROMER et al. 2018). Valores próximos já foram encontrados em *Atta vollenweideri* (Forel) tolerando até 2,8% de CO₂ (KLEINEIDAM & ROCES 2000).

A variação do aumento de CO₂ nesses ambientes pode alterar a respiração das formigas dentro do formigueiro, influenciando na abertura e fechamento dos espiráculos desses insetos e assim liberando CO₂ para manter o suprimento de oxigênio adequado para a demanda energética durante a atividade no interior do ninho (JOSÉ et al. 1992). A maioria dos insetos conseguem perceber níveis de CO₂ e O₂. A percepção desses gases pode auxiliar as formigas a realizarem atividades específicas no interior dos ninhos. Um dos possíveis meios de detecção de concentrações de CO₂ é através de sensilas localizadas na base das antenas desses insetos (KLEINEIDAM & TAUTZ, 1996; KLEINEIDAM et al., 2000).

As formigas na construção de um novo ninho podem produzir uma quantidade de CO₂ através da atividade inicial de forrageamento. Em um trabalho foi observado aumento na produção de CO₂ por colônias novas em laboratório nos primeiros dias em resposta ao maior consumo de alimentos pelas larvas (CAMARGO et al. 2016). A liberação de CO₂ de colônias em laboratório pela atividade de escavação das operárias também produziu níveis altos de CO₂ nas primeiras 24 horas comparado com a atividade nas 48 horas restantes (SILVA CAMARGO & FORTI, 2013). É evidente a liberação de CO₂ pela respiração das operárias em colônias quando atinge níveis não toleráveis, porém, algumas espécies conseguem manter atividades sob níveis elevados de CO₂ e isso pode estar associado a fortes adaptações de algumas espécies em tolerar altos níveis (BOLLAZI et al. 2012; ROMER et al. 2019).

O trabalho realizado por Sousa-Souto et al. (2012) comparou níveis de emissões de CO₂ em áreas com a presença de ninhos de *Acromyrmex balzani* e áreas adjacentes a esses ninhos. O CO₂ emitido pelas colônias foi diferente entre essas áreas, com níveis mais elevados em áreas com os formigueiros. A emissão de dióxido de carbono pode variar entre o dia e noite como observado por Fernandez-Bou et al. (2020) em ninhos de *Atta cephalotes* em floresta natural na Costa Rica com níveis maiores durante a noite quando a temperatura no interior desses ninhos era maior que a temperatura do exterior.

Outros fatores podem influenciar a liberação de CO₂ pela respiração das formigas e do fungo e não somente pelo fato de haver níveis elevados desse gás. No ambiente subterrâneo as formigas cortadeiras podem usar fatores microclimáticos como

temperatura para decidir eliminar ou não as concentrações de CO₂ ou até mesmo a estrutura arquitetônica das galerias para a captação de O₂ do meio externo e posteriormente a liberação de CO₂ acumulado nas câmaras (KLEINEIDAM et al. 2001; FERNANDEZ-BOU et al. 2020).

Durante o processo de incorporação e liberação de carbono pelo fungo e formigas é realizada a atividade de degradação do material vegetal pelos fungos pela ação de enzimas. Os elementos químicos do material vegetal são aproveitados pelo fungo e posteriormente disponibilizados para as formigas. O fungo, além de disponibilizar alimento para a colônia, também contribui para a produção de resíduos e CO₂ (BOT et al. 2001). A necessidade nutricional do fungo exige o consumo de energia, principalmente por carboidratos, aminoácidos e lipídeos que são disponibilizados pelas plantas, fornecida posteriormente para as formigas (AYLWARD et al. 2013).

O processo de incorporação do material nos fungos resulta na ação de enzimas degradadoras de biomassa, atuando principalmente na quebra de açúcares, produzindo e liberando concentrações de CO₂ (AYLWARD et al. 2013). No entanto, os níveis elevados de CO₂ podem influenciar no desenvolvimento do fungo e desencadear o retardamento do crescimento da própria colônia (ROMER et al. 2017). Os níveis de CO₂ liberados pela atividade de enzimas degradadoras foram estudados por Viguera et al. (2017) que comparam o crescimento de fungos isolados de *Atta mexicana* em laboratório utilizando duas diferentes fontes de carbono, acompanhando o crescimento do fungo pela produção de CO₂. A taxa máxima de produção de CO₂ na grama foi quase três vezes maior que o substrato de bagaço de cana. Essa diferença na liberação de CO₂ supostamente pode estar atrelada a composição do material selecionado e incorporado pelas formigas.

A maior liberação de CO₂ pode estar diretamente relacionada ao teor de lignina baixo em algumas plantas. O fungo *L. gongylophorus* metaboliza polissacarídeos vegetais, amido, pectina e celulose, mas a lignina é pouco degradada e assimilada pelo fungo (SIQUEIRA et al. 1998). Assim, substratos com alto teor de lignina são onerosos de serem degradados e possivelmente menores são as taxas de CO₂ liberadas. Pode-se destacar a importância de material vegetal com elevados índices de carbono em sua estrutura, demonstrando que os fungos são incapazes de degradar algumas partes vegetais com altos teores de lignina e celulose tornando-se assim altamente recalcitrantes. Isso possibilitaria a presença de carbono por mais tempo nos fungos ou mesmo nas câmaras de lixo como potenciais sumidouros de carbono.

A atividade de forragear grandes quantidades de biomassa e incorporar nos fungos para obtenção de alimento desencadeia vários processos desde a degradação do material vegetal pelo fungo, liberação de CO₂, a incapacidade de degradar materiais de cadeias de carbono difíceis. No entanto pouco se sabe sobre os níveis que são mantidos e liberados de carbono nas câmaras de lixo. As câmaras de lixo podem ser grandes reservatórios de carbono e outros elementos importantes para a ciclagem de nutrientes (GUERRA et al. 2007). Os níveis elevados de CO₂ podem agir como mecanismos de defesa contra microorganismos perigosos em grandes quantidades de resíduos nas câmaras, como observado por Romer et al. (2019). Esses autores observaram a tolerância de operárias de *Atta laevigata* sob concentrações de até 10% de CO₂ em câmaras contendo resíduos.

As formigas são conhecidas por ser grandes engenheiras do ecossistema. Incorporam e transformam os materiais de consumo, desencadeando efeitos que afetam diretamente o desempenho de outros organismos específicos e indiretamente a outros componentes associados (FARJI-BRENER & TADEY, 2017). Portanto, sugere-se que o acúmulo e as emissões de carbono possam estar intimamente associados à atividade das formigas, principalmente pelo comportamento alimentar na modificação do carbono nos ambientes onde esses insetos predominam.

2. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Essa revisão se propôs a discorrer sobre a importância ecológica das formigas cortadeiras relacionada ao acúmulo e manutenção de carbono nas plantas e no solo.

O forrageamento de biomassa das árvores pelas formigas cortadeiras pode afetar a acumulação de carbono nas plantas a partir de nível de desfolha acima de 50%, indicando que existem níveis toleráveis de desfolha sem prejuízo para o desenvolvimento do vegetal. Dessa forma, é possível manejar as populações de formigas cortadeiras tomando como base a acumulação de carbono e não apenas na produtividade das florestas cultivadas.

Outro ponto importante revisado foi o balanço do fluxo de entrada e saída de carbono no interior dos ninhos. Fatores como a incorporação em grandes quantidades de biomassa e carbono pelo forrageamento das formigas variam entre as espécies e os seus habitats. O potencial baixo de degradação de carbono pelos fungos acarreta no acúmulo de material não degradado com alto teor de carbono nas câmaras de lixo, assim mantendo

o carbono por mais tempo no solo. O fato de as formigas de acumularem grandes quantidades de carbono no ar no interior dos seus ninhos também permite a manutenção desse elemento por mais tempo no solo e contribui para a sua redução na atmosfera fora dos ninhos.

3. REFERÊNCIAS

1. Abbott I, Van Heurck P, Burbidge T. 1993. Impact of frequency and intensity of defoliation on growth of Jarrah (*Eucalyptus marginata*): an experimental study with saplings. *For. Ecol. Manage.* 56:175–83
2. Abreu CS. 2015. Forrageamento diário e sazonal de *Atta sexdens* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais nos biomas brasileiros. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal de Lavras (UFLA), 2015. 78 p
3. Abril AB, Bucher EH. 2004. Nutritional sources of the fungus cultured by leaf-cutting ants. *Appl. Soil Ecol.* 26(3):243–247
4. Amante E. 1972. Influência de alguns fatores microclimáticos sobre a formiga saúva *Atta laevigata* F. Smith, 1858, *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908, *Atta bisphaerica* Forel, 1908 e *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae), em formigueiros localizados no estado de São Paulo. *Tese de Doutorado* - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba. Universidade de São Paulo (USP)
5. Amaral DD, Cordeiro LAM, Galerani PR. 2011. Plano setorial de mitigação e adaptação às mudanças climáticas para consolidação da economia de baixa emissão de carbono na agricultura – PLANO ABC. *Rev. Bras. Geogr. Física* 6: 1266-1274
6. Aylward FO, Burnum-Johnson KE, Tringe SG, Teiling C, Tremmel DM, et al. 2013. *Leucoagaricus gongylophorus* Produces diverse enzymes for the degradation of recalcitrant plant polymers in leaf-cutter ant fungus gardens. *Appl. Environ. Microbiol.* 79(12):3770–3778
7. Barbosa VS. 2009. Influência da herbivoria de formigas cortadeiras no sucesso reprodutivo de espécies arbustivo-arbóreas da Floresta Atlântica Nordestina. *Tese de Doutorado em Biologia Vegetal*. Universidade Federal de Pernambuco. 88p, Brazil.

8. Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 16
9. Bollazzi M, Forti LC, Roces F. 2012. Ventilation of the giant nests of *Atta* leaf-cutting ants: Does underground circulating air enter the fungus chambers? *Insectes Soc.* 59(4):487–498
10. Bot ANM, Currie CR, Hart AG, Boomsma JJ. 2001. Waste management in leaf-cutting ants. *Ethol. Ecol. Evol.* 13(3):225–237
11. Breed M. 2018. How deep to dig? *Insect. Soc.* 65, 199–200
12. Bucher EH, Marchesini V, Abril A. 2004. Herbivory by leaf-cutting ants: nutrient balance between harvested and refuse material. *Biotropica.* 36(3):327–332
13. Canto A, Parra-Tabla V, García-Franco JG. 2004. Variations in leaf production and floral display of *Anthurium schlechtendalii* (Araceae) in response to herbivory and environment. *Functional Ecology.* 18(5): 692–699
14. Carvalho JLN, Cerri CEP, Feigl BJ, Píccolo MC, Godinho VP, Cerri CC. 2009. Carbon sequestration in agricultural soils in the Cerrado region of the Brazilian Amazon. *Soil and Tillage Research.* 103(2)-342-349
15. Caldato N, Forti LC, Bouchebti S, Lopes JFS, Fourcassié V. 2016. Foraging activity pattern and herbivory rates of the grass-cutting ant *Atta capiguara*. *Insectes Soc.* 63:421–428
16. Calheiros AC, Ronque MUV, Soares H, Oliveira PS, Keena M. 2019. Foraging ecology of the leaf-cutter ant, *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae), in a Neotropical Cerrado Savanna. *Environ. Entomol.* 48(6):1434–1441
17. Câmara T, Arnan X, Barbosa VS, Wirth R, Iannuzzi L, Leal IR. 2019. Disentangling the effects of foliar vs. floral herbivory of leaf-cutting ants on the plant reproductive success of *Miconia nervosa* (Smith) Triana (Family Melastomataceae). *Bull. Entomol. Res.*, pp. 1–7
18. Camargo RS, Silva EJ, Forti LC, Matos C. 2016. Initial development and production of CO₂ in colonies of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* during the claustral foundation. *Sociobiology.* 63(1):720–723
19. Climate Action Tracker – CAT. Noruega. 2020. Disponível em: <https://climateactiontracker.org/countries/brazil/>
20. Carne PB, Greaves RTG, McInnes RS. 1974. Insect damage to plantation-grown

- eucalypts in north coastal new south wales, with particular reference to christmas beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Aust. J. Entomol.* 13:189–206
21. Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* (80-.). 333:1024–1026
 22. Ciais P, Sabine C, Bala G, Bopp L, Brovkin V, et al. 2013. The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. *Chang. IPCC Clim.*, pp. 465–570
 23. Costa AN, Bruna EM, Vasconcelos HL. 2018. Do an ecosystem engineer and environmental gradient act independently or in concert to shape juvenile plant communities? Tests with the leaf-cutter ant *Atta laevigata* in a Neotropical savanna. *PeerJ.* 6:e5612
 24. Costa NA, Vasconcelos LH, Vieira-Neto HME, Bruna ME. 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *J. Veg. Sci.* 19(6):849–854
 25. Farji-Brener AG, Ghermandi L. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *J. Veg. Sci.* 15(6):823–830
 26. Farji-Brener AG, Tadey M. 2017. Consequences of leaf-cutting ants on plant fitness: integrating negative effects of herbivory and positive effects from soil improvement. *Insectes Soc.* 64(1):45–54
 27. Farji-Brener AG, Werenkraut V. 2015. A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. *Ecol. Entomol.* 40(2):150–58
 28. Feng X, Simpson AJ, Wilson KP, Williams DD, Simpson MJ. 2008. Increased cuticular carbon sequestration and lignin oxidation in response to soil warming. *Nature Geoscience*, 1(12), 836-839.
 29. Fernandez-Bou AS, Dierick D, Harmon TC. 2020. Diel pattern driven by free convection controls leaf-cutter ant nest ventilation and greenhouse gas emissions in a Neotropical rain forest. *Oecologia.* 192(3):591–601
 30. Folgarait PJ, Dyer LA, Marquis RJ, Braker HE. 1996. Leaf-cutting ant preferences for five native tropical plantation tree species growing under different light conditions. *Entomol. Exp. Appl.* 80(3):521–530
 31. Giesel A, Boff MIC, Boff P. 2013. Seasonal activity and foraging preferences of

- the leaf-cutting ant *Atta sexdens piriventris* (Santschi) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotrop. Entomol.* 42(6):552–557
32. Gougoulias C, Clark JM, Shaw LJ. 2014. The role of soil microbes in the global carbon cycle: Tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbon dynamics in agricultural systems. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 94:2362–2371
 33. Guerra MBB, Schaefer CEGR, Sousa-Souto L. 2007. Características químicas do lixo de formigueiros de *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) mantidos com diferentes substratos. *Rev. Bras. Cienc. do Solo.* 31(5):1185–1189
 34. Guillade AC, Folgarait PJ. 2015. Competition between grass-cutting *Atta vollenweideri* ants (Hymenoptera: Formicidae) and domestic cattle (Artiodactyla: Bovidae) in Argentine rangelands. *Agric. For. Entomol.* 17(2):113–119
 35. Hernández JV, Jaffé K. 1995. Dano econômico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F.Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. e elementos para o manejo da praga. *Soc. Entomológica do Bras.* 24(2):287-298
 36. Herz H, Beyschlag W, Hölldobler B. 2007. Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica.* 39(4):482–488
 37. Hoegh-Guldberg O, Jacob MD, Taylor M, Bindi S, Brown I, Camilloni A, et al. 2018. Impacts of 1.5°C of global warming on natural and human systems. In *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change.*
 38. Hudson TM, Turner BL, Herz H, Robinson JS. 2009. Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. *Soil Biol. Biochem.* 41(6):1088–1093
 39. IPCC. 2001. Cambio climático 2001: Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Guía resumida del quinto informe de evaluación del IPCC grupo de trabajo II. 58p.
 40. Järemo J, Nilsson P, Tuomi J, Jaremo J. 1996. Plant Compensatory Growth: Herbivory or Competition? *Oikos.* 77(2): 238-247
 41. Jílková V, Frouz J. 2014. Contribution of ant and microbial respiration to CO₂

- emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. *Eur. J. Soil Biol.* 60:44–48
42. Jofré LE, Medina AI, Farji-Brener AG, Moglia MM. 2018. The effect of nest size and species identity on plant selection in acromyrmex leaf-cutting ants. *Sociobiology.* 65(3): 456–462
 43. José M, Hebling A, Penteadó CHS, Mendes EG. 1992. Respiratory regulation in workers of the leaf cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908. *Comp. Biochem. Physiol. -- Part A Physiol.* 101A(2):319–322
 44. Kadla JF, Kubo S, Venditti RA, Gilbert RD, Compere AL, Griffith W. 2002. Lignin-based carbon fibers for composite fiber applications. *Carbon N. Y.* 40(15): 2913–2920
 45. Karol PJ, Karol PJ. 2019. Respiration and Metabolism. In *The Legacy of Carbon Dioxide*, pp. 153–164
 46. Kastberger G, Waddoup D, Weihmann F, Hoetzl T. 2016. Evidence for ventilation through collective respiratory movements in giant honeybee (*Apis dorsata*) nests. *PLoS One.* 11(8):e0157882
 47. Kleineidam C, Ernst R, Roces F. 2001. Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften.* 88:301–5
 48. Kleineidam C, Roces F. 2000. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Soc.* 47(3):241–248
 49. Kleineidam C, Romani R, Tautz J, Isidoro N. 2000. Ultrastructure and physiology of the CO₂ sensitive sensillum ampullaceum in the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Arthropod Struct. Dev.* 29(1):43–55
 50. Kleineidam C, Tautz J. 1996. Perception of Carbon Dioxide and Other “Air-Condition” Parameters in the Leaf Cutting ant *Atta cephalotes*. *Naturwissenschaften.* 83:566 568
 51. Knapp AK, Carroll CJW, Fahey TJ. 2014. Patterns and controls of terrestrial primary production in a changing world. In *Ecology and the Environment*, pp. 205–246
 52. Korb J. 2003. Thermoregulation and ventilation of termite mounds
 53. Kulman HM. 1971. Effects of Insect Defoliation on Growth and Mortality of Trees. *Annu. Rev. Entomol.* 16:289–324
 54. Lasslop G, Coppola AI, Voulgarakis A, Yue C, Veraverbeke S. 2019. Influence of Fire on the Carbon Cycle and Climate. *Curr. Clim. Chang. Reports.* 5(2):112–

55. Leal IR, Wirth R, Tabarelli M. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. *Biotropica*. 46(5):516–528
56. Lewin GR, Johnson AL, Moreira Soto RD, Perry K, Book AJ, et al. 2016. Cellulose-enriched microbial communities from leaf-cutter ant (*Atta colombica*) refuse dumps vary in taxonomic composition and degradation ability. *PLoS One*. 11(3):e0151840
57. Louis MES, Hess JJ. (2008). Climate change: impacts on and implications for global health. *American journal of preventive medicine*, 35(5), 527-538.
58. Mariconi FAM. 1965. Aspectos ecológicos e bionômicos das saúvas da região oriental do Estado de São Paulo. *An. da Esc. Super. Agric. Luiz Queiroz*
59. Mariconi FAM. 1966. Nova contribuição para o conhecimento das saúvas do Estado de São Paulo. *An. da Esc. Super. Agric. Luiz Queiroz*
60. Martin MM, Weber NA. 1969. The cellulose-utilizing capability of the fungus cultured by the attine ant *Atta colombica* tonsipes. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62(6):1386–1387
61. Matrangolo CAR, Castro RVO, Lucia TMCD, Lucia RMD, Mendes AFN, et al. 2010. Crescimento de eucalipto sob efeito de desfolhamento artificial. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 45(9): 952-957
62. McNaughton SJ. 1983. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos*. 40(3):329-336
63. Moller IE, Fine Licht HH, Harholt J, Willats WGT, Boomsma JJ. 2011. The dynamics of plant cell-wall polysaccharide decomposition in leaf-cutting ant fungus gardens. *PLoS One*. 6(3): e17506
64. Moutinho P, Nepstad DC, Davidson EA. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*. 84(5): 1265–1276
65. Nagamoto NS, Garcia MG, Forti LC, Verza SS, Noronha NC, Rodella RA. 2011. Microscopic evidence supports the hypothesis of high cellulose degradation capacity by the symbiotic fungus of leaf-cutting ants. *J. Biol. Res.* 16: 308–12
66. Nagamoto, NS, Garcia MG, Forti LC, Verza SS, Costa C, Noronha NC, Rodella RA. 2019. High cellulose degradation rate in leaf-cutting ant's fungal gardens.

- Adv. Biol. Earth Sci.* 4(1): 5–11
67. Nickele MA, Filho WR, Oliveira EB, Iede ET, Caldato N, Strapasson P. 2012. Leaf-cutting ant attack in initial pine plantations and growth of defoliated plants. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 47(7): 892-899
 68. Notz D, Stroeve J. 2016. Observed Arctic sea-ice loss directly follows anthropogenic CO₂ emission. *Science.* 354(6313): 747–750
 69. Ockendon N, Baker DJ, Carr JA, White EC, Almond REA, et al. 2014. Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations: Altered species interactions are more important than direct effects. *Glob. Chang. Biol.* 20(7): 2221–2229
 71. Ohmart CP, Edwards PB. 1991. Insect herbivory on Eucalyptus. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 637–657
 72. Ohmart CP, Stewart LG, Thomas JR. 1983. Leaf consumption by insects in three Eucalyptus forest types in Southeastern Australia and their role in short-term nutrient cycling. *Oecologia.* 59(2–3): 322–330
 73. Pacheco MRPS, Helene MEM. 1990. Atmosfera, fluxos de carbono e fertilização por CO₂. *Estud. Avançados.* 4(9): 204–220
 74. Paiva W. 2018. Como a desfolha causada por *Atta* spp. (Hymenoptera: Formicidae) afeta as variáveis dendrométricas de eucalipto em biomas e sítios de produtividade? Tese de Doutorado. Programa de Pós graduação em Entomologia. Universidade Federal de Lavras (UFLA). 58p.
 75. Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, et al. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science.* 333(6045): 988–93
 76. Pinkard EA. 2002. Effects of pattern and severity of pruning on growth and branch development of pre-canopy closure Eucalyptus nitens. *For. Ecol. Manage.* 157(1–3): 217–230
 77. Pinkard EA, Paul K, Battaglia M, Bruce J. 2014. Vulnerability of plantation carbon stocks to defoliation under current and future climates. *Forests.* 5(6): 1224–1242
 78. Pontes DMF. 2018. Estoques de madeira, biomassa, carbono e avaliação econômica de diferentes sistemas de restauração ecológica para Reserva Legal. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal). Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Campus de Botucatu

79. Quentin AG, O'Grady AP, Beadle CL, Mohammed C, Pinkard EA. 2012. Interactive effects of water supply and defoliation on photosynthesis, plant water status and growth of *Eucalyptus globulus* Labill. *Tree Physiol.* 32(8): 958-967
80. Rapley LP, Potts BM, Battaglia M, Patel VS, Allen GR. 2009. Long-term realised and projected growth impacts caused by autumn gum moth defoliation of 2-year-old *Eucalyptus nitens* plantation trees in Tasmania, Australia. *For. Ecol. Manage.* 258(9):1896–1903
81. Ribeiro SC, Jacovine LAG, Torres CMME, Souza AL. 2017. Influence of interspecific variation on tree carbon stock of a brazilian Cerrado. *Revista Árvore.* 41(5)-e410506
82. Ribeiro FMM. 2009. Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia, sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de árvores do Cerrado. 64f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Universidade Federal de Uberlândia
83. Römer D, Bollazzi M, Roces F. 2017. Carbon dioxide sensing in an obligate insectfungus symbiosis: CO₂ preferences of leafcutting ants to rear their mutualistic fungus. *PLoS One.* 12(4):e0174597
84. Römer D, Bollazzi M, Roces F. 2019. Leaf-cutting ants use relative humidity and temperature but not CO₂ levels as cues for the selection of an underground dumpsite. *Ecol. Entomol.* 44:502–511
85. Römer D, Halboth F, Bollazzi M, Roces F. 2018. Underground nest building: the effect of CO₂ on digging rates, soil transport and choice of a digging site in leaf-cutting ants. *Insectes Soc.* 65(2): 305–313
86. Ryan MG, Stape JL, Binkley D, Fonseca S, Loos RA, et al. 2010. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *For. Ecol. Manage.* 259: 1695–1703
87. Silva Camargo R, Lopes JFS, Forti LC. 2013. Energetic cost of digging behavior in workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Fabricius). *Rev. Bras. Entomol.* 57(4): 401–404
88. Siqueira CG, Bacci M, Pagnocca FC, Bueno OC, Hebling MJA. 1998. Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus*, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. *Appl. Environ. Microbiol.* 64(12): 4820–4822

89. Sousa-Souto L, Guerra MBB, Silva WL, Schoereder JH, Schaefer CEGR. 2007. Determination of the conversion factor in colonies of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) and its relationship with the quality of harvested leaf substrate. *Rev. Arvore.* 31(1): 163–166
90. Sousa-Souto L, Santos DCJ, Ambrogi BG, Santos MJC, Guerra MBB, Pereira-Filho ER. 2012. Increased CO₂ emission and organic matter decomposition by leaf-cutting ant nests in a coastal environment. *Soil Biol. Biochem.* 44(1): 21–25
91. Sousa-Souto L, Schoereder JH, Schaefer CEGR, Silva WL. 2008. Ant nests and soil nutrient availability: The negative impact of fire. *J. Trop. Ecol.* 24(6): 639–646
92. Souza A, Zanetti R, Calegario N. 2011. Nivel de dano econômico para formigas-cortadeiras em função índice de produtividade florestal de eucaliptais em uma região de mata atlântica. *Neotrop. Entomol.* 40(4): 483-488
93. Taub DR, Miller B, Allen H. 2008. Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: A meta-analysis. *Glob. Chang. Biol.* 14(3): 565–75
94. Ukan D, Sousa NJ, Belinovski C. 2013. Determinação do consumo de folhas de *Eucalyptus grandis* por formigueiros de *atta sexdens rubropilosa*. *Floresta.* 43(4): 593–600
95. Urbas P, Araújo M V., Leal IR, Wirth R. 2007. Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica.* 39(4): 489–495
96. Viana LR, Santos JC, Arruda LJ, Santos GP, Fernandes GW. 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. *Neotrop. Entomol.* 33(3): 391–393
97. Viguera G, Paredes-Hernández D, Revah S, Valenzuela J, Olivares-Hernández R, Le Borgne S. 2017. Growth and enzymatic activity of *Leucoagaricus gongylophorus*, a mutualistic fungus isolated from the leaf-cutting ant *Atta mexicana*, on cellulose and lignocellulosic biomass. *Lett. Appl. Microbiol.* 65(2): 173–181
98. Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature.* 416(6879): 389–95
99. Wills AJ, Burbidge TE, Abbott I. 2004. Impact of repeated defoliation on jarrah (*Eucalyptus marginata*) saplings. *Aust. For.* 67(3):194–198

100. Wirth R, Beyschlag W, Ryel RJ, Hölldobler B. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 13(5): 741–757
101. Wirth R, Herz H, Ryel RJ, Beyschlag W, Holldobler B. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. *Ecol. Stud.* 164
102. Zanetti R, Zanuncio JC, Santos JC, Silva WLP, Ribeiro GT, Lemes PG. 2014. An overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in brazilian forest plantations. No Title. *Forests.* 5: 439–454
103. Zanetti R, Zanuncio JC, Vilela EF, Leite HG, Jaffé K, Oliveira AC. 2003. Level of economic damage for leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus plantations in Brazil. *Sociobiology.* 42: 433–444
104. Zhang H, Duan HB, Song MW, Guan DS. 2018. The dynamics of carbon accumulation in Eucalyptus and Acacia plantations in the Pearl River delta region. *Ann. For. Sci.* 75(40)
105. Zhao C, Liu B, Piao S, Wang X, Lobell DB, et al. 2017. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114(35): 9326–9331
106. Yu Z, Liu S, Wang J, Wei X, Shuler J, Sun P, Harper R, Zegre N. 2018. Natural forests exhibit higher carbon sequestration and lower water consumption than planted forests in China. *Global Change Biology.* 25(1): 68-77

ARTIGO 2- Como a temperatura e umidade relativa do ar influenciam a atividade diária e sazonal de forrageamento de *Atta laevigata* (Smith, 1858) em eucaliptais no Cerrado?

Alexandre Roger¹; Ronald Zanetti¹; Alexandre Santos²; Jessica Sanches¹; Vincent Fourcassié³

Preparado de acordo com as normas da revista **Ecological Entomology**

1 **Autor correspondente** - Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, 37200-900 Lavras, MG, Brazil – ale.ento.ufra@gmail.com – número telefone: +55 35 984471888

¹ Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 3037, 37200-000, Lavras, estado de Minas Gerais, Brasil. E-mail: ale.ento.ufra@gmail.com.br; jessicajsanches@gmail.com.br; zanetti@ufla.br;

² Laboratório de Fitossanidade IFMT – estado de Mato Grosso, campus Cáceres Brasil. E-mail: alexandre.santos@cas.ifmt.edu.br

³ Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Centre de Biologie Intégrative, Université de Toulouse, UPS, France. E-mail: vincent.fourcassie@univ-tlse3.fr
E-mail: ale.ento.ufra@gmail.com.br; vincent.fourcassie@univ-tlse3.fr;
zanetti@ufla.br; jessicajsanches@gmail.com.br; alexandre.santos@cas.ifmt.edu.br

RESUMO

A atividade de forrageamento das formigas cortadeiras consiste na exploração do ambiente, seleção, corte e transporte de fragmentos vegetais para o interior do ninho, como substrato para o fungo simbiote. O forrageamento pode ser influenciado por diversos fatores como a temperatura e umidade do ar, e pode diferir entre espécies de formigas cortadeiras. O objetivo do trabalho foi avaliar como a temperatura e a umidade relativa do ar na influência do ritmo diário do fluxo de operárias de *A. laevigata* retornando ao ninho, em plantios de eucalipto no bioma Cerrado. A atividade de forrageamento foi avaliada em cinco colônias por cinco minutos a cada hora, durante 48 horas em cada estação do ano por um ano. O número de formigas retornando ao ninho e a temperatura e umidade relativa do ar foi medido em cada avaliação. O número de formigas sem carga, com cargas e total foi predominante nos horários da manhã e à tarde no inverno, verão e outono, ao contrário da primavera, que foi preferencialmente noturno. O número de formigas nas trilhas variou com a temperatura e umidade relativa do ar nas estações, principalmente nas estações secas (inverno e primavera). Concluímos que o horário do dia, temperatura, umidade relativa do ar e estação do ano influenciaram a dinâmica do forrageamento de *A. laevigata* em plantios de eucaliptos no Cerrado.

Palavras-chave: Formigas cortadeiras, Fatores climáticos, Ritmo de forrageamento

ABSTRACT

The foraging activity of leaf-cutting ants consists of exploring the environment, selecting, cutting, and transporting plant fragments into the nest as a substrate for the symbiotic fungus. Foraging can be influenced by several factors such as air temperature and humidity and can differ between species of leaf-cutting ants. The objective of the work was to evaluate how the temperature and the relative humidity of the air influence the daily rhythm of the flow of workers of *A. laevigata* returning to the nest, in eucalyptus plantations in the Cerrado biome. The foraging activity was evaluated in five colonies for five minutes every hour, for 48 hours in each season of the year for one year. The number of ants returning to the nest and the temperature and relative humidity of the air were measured in each evaluation. The number of ants with no load, with loads and total, was predominant in the morning and afternoon hours in winter, summer and autumn, unlike spring, which was preferentially nocturnal. The number of ants on the trails varied with the temperature and relative humidity of the air in the seasons, especially in the dry seasons (winter and spring). We conclude that the time of day, temperature, relative humidity, and season of the year influenced the foraging dynamics of *A. laevigata* in eucalyptus plantations in the Cerrado.

Key words: Climatic factors, Foraging rhythm, Leaf-cutting ants

1. INTRODUÇÃO

As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são consideradas os principais herbívoros da região Neotropical, pois cortam grandes quantidades de folhas de diferentes espécies de plantas para cultivar o fungo simbiote *Leucoagaricus gongylophorus* (Singer), suprindo às necessidades nutricionais da colônia (Holldobler & Wilson, 1990; Guilade & Folgarait, 2015). O comportamento de cortar material vegetal garante as formigas cortadeiras o status de inseto-praga em algumas culturas agrícolas e principalmente nos florestais (Fowler *et al.*, 1989; Zanetti *et al.*, 2014).

A atividade de forrageamento normalmente segue o ritmo circadiano, sendo predominantemente noturno na maioria das espécies do gênero *Atta* (Lewis *et al.*, 1974; Giesel *et al.*, 2013), como *Atta sexdens* (Abreu, 2015). No entanto, pode variar entre estações do ano, como ocorre com *Atta capiguara* que forrageia mais no período diurno, nos meses mais frios, e noturno, nos mais quentes (Amante, 1972). *Atta laevigata* forrageia preferencialmente no período noturno, mas pode forragear durante o dia em áreas de vegetação nativa do Cerrado (Viana *et al.*, 2004) ou mostrar o padrão noturno na estação seca e dois padrões diurnos na estação chuvosa (Farji-Brener, 1993).

Pelo fato de cortar material vegetal e interferir na produtividade de sistemas naturais e cultivados, vários trabalhos focam principalmente em estimar a quantidade de vegetação colhida por esses insetos (Antunes & Della Lucia 1999; Herz *et al.*, 2007; Urbas *et al.*, 2007; Costa *et al.*, 2008; Guilade & Folgarait 2015; Caldato *et al.*, 2016).

Os fatores que podem influenciar a regulação dos ritmos de forrageamento como chuva, diferença entre dia e noite, umidade relativa do ar, temperatura do ar e solo, além da necessidade nutricional de cada ninho são pouco compreendidos (Holldobler & Wilson, 1990; Viana-Bailez & Endringer, 2016), porém a temperatura do ar e umidade do ar pode influenciar diretamente no comportamento das formigas. Questiona-se por que as formigas cortadeiras não forrageiam continuamente, já que são capazes de coletar material a qualquer hora (Bochynek *et al.*, 2017b). Um dos principais motivos são as altas temperaturas (Backéus *et al.*, 1991; Van Oudenhove *et al.*, 2011; Caldato *et al.*, 2016; Bustamante & Suárez, 2019). Muitos estudos mostram que a faixa ótima de forrageamento de muitas espécies de *Atta* ocorre entre 20°C e 30°C (Farji-Brener, 1993; Giesel *et al.*, 2013; Abreu, 2015; Bustamante & Suárez, 2019).

A temperatura entre as estações em regiões tropicais é variável no decorrer do dia para a noite. Essa variação pode influenciar o forrageamento de diversas formas, como

por exemplo, pode indicar respostas termorregulatórias no comportamento das operárias e na maximização do crescimento do fungo (Bollazzi & Roces, 2002, 2010). A variação da temperatura pode influenciar a manutenção de sinais químicos voláteis utilizados pelas formigas para o recrutamento de operárias e caminharmento correto no retorno com recurso para a colônia (Ruano *et al.*, 2000).

A umidade relativa do ar também pode influenciar a dinâmica de forrageamento das formigas cortadeiras (Briese & Macauley, 1980; Giesel *et al.*, 2013; Caldato *et al.*, 2016; Abreu, 2015; Nickele *et al.*, 2016). A seleção dos fragmentos carregados para o fungo e até mesmo o comportamento de construção, para impedir a circulação de ar seco no interior das câmaras de fungo, são influenciados pela umidade relativa em operárias de *Acromyrmex ambiguus* (Bollazzi & Roces, 2007).

O objetivo desse estudo foi avaliar como a temperatura e a umidade relativa do ar na influência do ritmo diário do fluxo de operárias de *A. laevigata* retornando ao ninho, em plantios de eucalipto no bioma Cerrado.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em áreas de cultivo de *Eucalyptus urophylla*, com idade de aproximadamente quatro anos em Curvelo, Minas Gerais (18° 45' 21" S 44° 25' 51" O, Alt. 652 m), sob domínio do Cerrado (Savana Neotropical). O solo é predominante Latossolo Vermelho Distrófico. O clima é classificado como tropical de altitude Aw (Köppen Geiger). A umidade relativa do ar varia de 17% a 65% durante o ano. A temperatura varia de 15°C a 30°C, sendo a média anual de 22°C e raramente é inferior a 11°C ou superior a 35°C. A precipitação média anual é de 1.221 mm, com maior intensidade no verão (CLIMATED-DATA.ORG, 2019).

2.2 Atividade de forrageamento e variáveis climáticas

O número de formigas retornando para o ninho foi avaliado baseado nas metodologias de Araújo *et al.*, (2002), Costa *et al.*, (2008), Giesel *et al.*, (2013) e Abreu (2015). As avaliações foram realizadas no mês de junho (inverno), setembro (primavera) de 2017 em fevereiro (verão) e abril (outono) de 2018 em uma área apenas.

Os ninhos foram escolhidos de acordo com a proximidade de 10 metros, sendo selecionados cinco ninhos ativos de *A. laevigata* foram demarcados com estacas de madeira e a área de cada um foi calculada, multiplicando o maior comprimento pela maior largura do monte de terra solta (Alves *et al.*, 1996, 1997). A área dos ninhos foi recalculada a cada coleta (Tabela 1).

Tabela 1. Área dos ninhos nas diferentes estações do ano no município de Curvelo – MG.

Ninho	Área de terra solta (m ²)			
	Inverno	Primavera	Verão	Outono
1	54,4	58,2	64,7	84,7
2	30,6	32,3	66,9	99,9
3	33,9	44,0	92,1	100,9
4	55,8	65,3	92,7	96,2
5	77,7	91,0	105,9	110,2

Em cada colônia foi medido o fluxo de operárias forrageadoras para o interior do seu respectivo ninho, durante 5 minutos, a cada hora, por 48 horas (Abreu, 2015), uma vez por estação, usando uma câmera digital filmadora (Sony Cyber Shot Model DSC-HX1). As filmagens foram realizadas próximo ao ninho, na trilha que apresentou maior atividade de forrageamento no dia da avaliação. As filmagens noturnas foram executadas com o uso de lanternas de lâmpadas LED, com o foco de luz coberto por papel celofane vermelho para não interferir no comportamento das formigas, conforme recomendações de Guajará *et al.*, (1990). O número de operárias que retornaram para o ninho sem e com carga (carregando fragmentos de vegetal) foi quantificado posteriormente por meio de análise dos vídeos.

A temperatura e umidade relativa do ar foram registradas cerca de 10 cm acima do solo, após cada medição do fluxo de formigas, próximo ao olheiro, utilizando aparelho de termo-higrômetro digital portátil (Skill-Tec SKPSD-01).

2.3 Análise de dados

Para testar o número total de formigas (com cargas + sem cargas), somente com cargas e formigas sem cargas em função da temperatura, umidade relativa do ar e estação do ano foram analisados utilizando um modelo linear generalizado com erro de distribuição residual quasiPoisson para corrigir a superdispersão (Zuur *et al.*, 2009). O

ciclo diário de forrageamento foi modelado pela introdução das variáveis independentes auxiliares $H_{\cos} = \cos(2\pi \text{ Hour} / 24)$ e $H_{\sin} = \sin(2\pi \text{ Hour} / 24)$, conforme implementado em Van Oudenhove *et al.*, (2011). Para todos os modelos estatísticos, começamos com um modelo completo e usamos um procedimento de simplificação stepwise baseado na comparação do desvio em escala de modelos sucessivos com teste F para remover o efeito não significativo até obter o modelo mais parcimonioso. Para estimar o ajuste do modelo, um pseudo-R² foi calculado usando os desvios do modelo final em comparação com o modelo nulo. Para testar a diferença do número de formigas entre o dia e a noite foi utilizado o modelo linear generalizado quasiPoisson medindo as diferenças pelo teste qui-Quadrado ($p > 0,05$).

Para testar a probabilidade do efeito da temperatura e da umidade sobre as formigas na trilha (número total de formigas e número de formigas com cargas nas trilhas), foi inserido no banco de dados o 1 toda vez que pelo menos 1 formiga tinha carga retornando para o ninho na trilha e em seguida foi testado o modelo binomial da atividade na trilha em função da temperatura e da umidade relativa do ar, sem levar em conta a intensidade do fluxo.

Todas as análises de dados, gráficos e testes estatísticos foram realizadas com o programa R 2.13.1 (R Development Core Team 2018).

3. RESULTADOS

A interação entre horário de forrageamento e estações do ano foi significativa para formigas sem carga, com carga e total, demonstrando o ritmo de atividade diferente entre as estações (inverno, primavera, verão e outono). A temperatura afetou positivamente o número de formigas sem cargas, com cargas e total ($F = 4.834$; $p > 0.001$; $F = 28.593$; $p > 0.05$ e $F = 12.059$; $p > 0.001$), respectivamente (Tabela 2).

O efeito da umidade relativa do ar afetou positivamente o número de formigas sem carga e total, mas não o número de formigas que retornavam aos os ninhos com carga (Tabela 2). O modelo se ajustou para formigas sem carga (pseudo-R² = 0.34), para formigas com carga (pseudo-R² = 0.72), para o número total de formigas (pseudo-R² = 0.39). O melhor modelo foi para formigas com cargas explicando 72% da variação.

Tabela 2. Resultados da análise de Deviance do modelo para testar a influência da hora do dia (Hcon e Hsen), temperatura do ar, umidade e estação (inverno, primavera, verão e outono) no número de formigas total e sem carga e com carga na atividade de forrageamento de *Atta laevigata* em plantio de eucalipto no Cerrado.

Coeficientes	GL	Formigas sem carga			Formigas com carga			Total de formigas		
		Deviance	F	P>F	Deviance	F	P>F	Deviance	F	P>F
Temperatura	1	18108	48.34	0.05	12123	28.53	0.00	26379	120.59	0.00
I (Temp^2)	1	18140	65.19	0.05	12492	323.62	0.00	26443	143.90	0.00
UR%	1	18169	79.84	0.01	12541	21.62	0.14	26184	50.36	0.05
I (UR^2)	1	18179	85.32	0.01	12151	94.22	0.00	26310	95.73	0.00
Hcos: estação	3	20127	366.89	0.001	12245	470.02	0.00	29929	466.9	0.00
Hsen: estação	3	18446	7.49	0.001	12321	48.73	0.00	26280	28.36	0.05

GLM (família: quasi-Poisson; link: log; resposta: número de formigas). Hsen e Hcos = variáveis auxiliares usadas para modelar o ritmo circadiano. Valores em negrito indicam probabilidade abaixo do limiar de significância de 0,05.

O ritmo diário de atividade forrageira de *A. laevigata* foi caracterizado por duas jornadas diárias de forrageamento, uma diurna e outra noturna (Figura 1, 2 e 3). Apesar da variação observada de duas jornadas diárias do número de formigas, o período de maior atividade foi predominantemente diurno ($\chi^2=26.514$; $p> 0.001$).

O número de formigas (sem carga, com carga e total) no inverno, apresentou três picos diferentes. A atividade de forrageamento aumentava por volta das 10h da manhã, novamente após às 15h da tarde e depois um pico no início da noite por volta das 19h. Na primavera, a atividade forrageira foi mais intensa no período da noite após 18h, com um pico maior às 20h, decaindo após esse horário e cessando quase completamente antes das 5h da manhã do dia seguinte (Figura 1, 2 e 3).

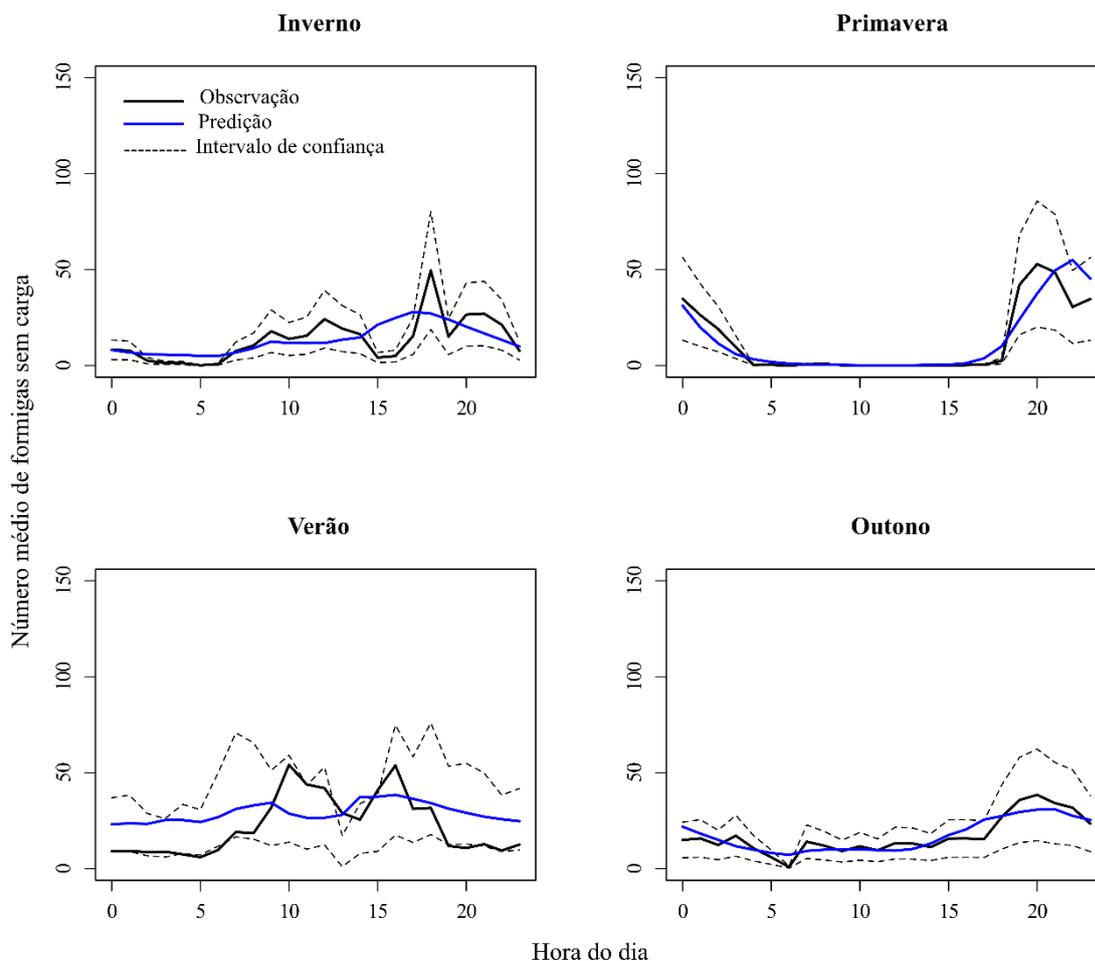


Figura 1. Número médio de formigas sem carga observado (preto) e estimado (azul) por cinco minutos na trilha de forrageamento para cada hora do dia durante as estações do ano em cinco ninhos diferentes no período de 48 horas. As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança

No verão, a atividade foi predominantemente diurna (manhã e tarde). Nessa estação foi marcante a presença de formigas em todos os horários, com um pico maior às 10 horas da manhã, decaindo às 14 horas e novamente com pico maior às 16 horas da tarde, decaindo após às 19 horas. No outono, foi crescente o número de formigas a partir das 5 horas da manhã com pico maior às 15 horas da tarde e decaindo após às 20 horas da noite. As maiores atividades de forrageamento ocorreram no verão e outono (Figura 1, 2 e 3).

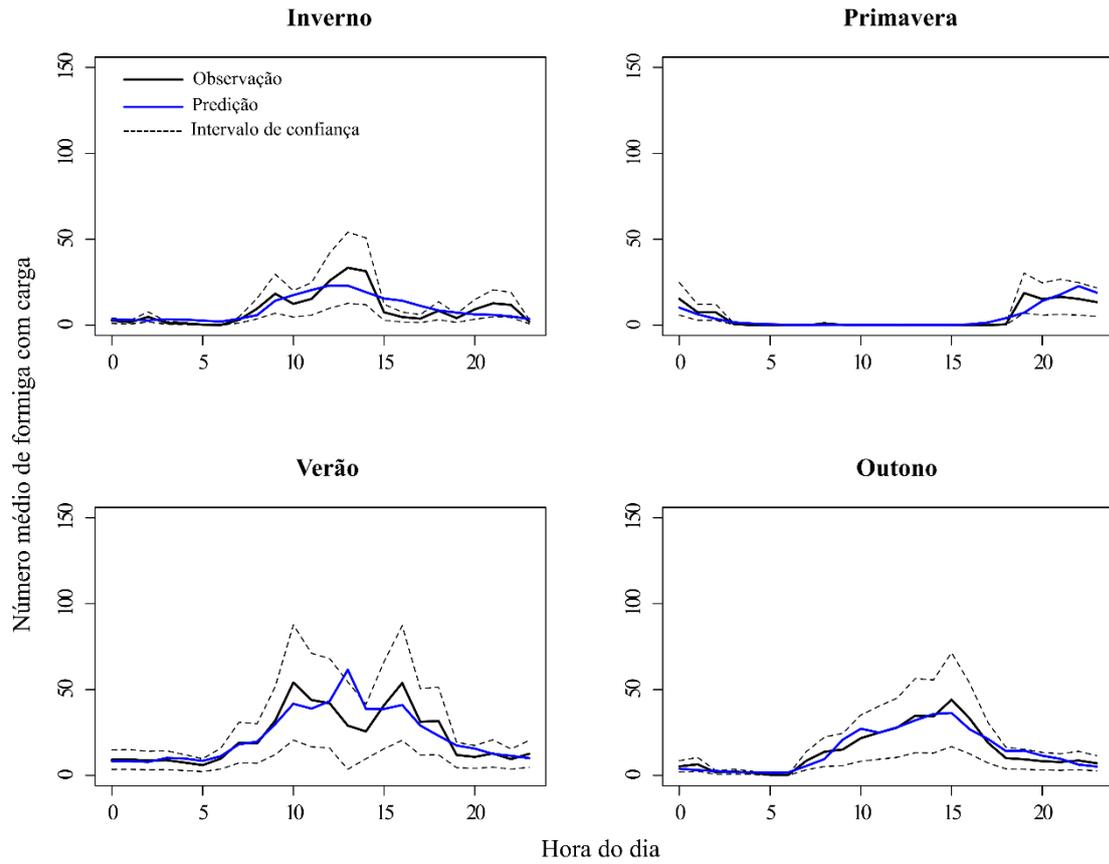


Figura 2. Número médio de formigas com carga observado (preto) e estimado (azul) por cinco minutos na trilha de forrageamento para cada hora do dia durante as estações do ano em cinco ninhos diferentes no período de 48 horas. As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança

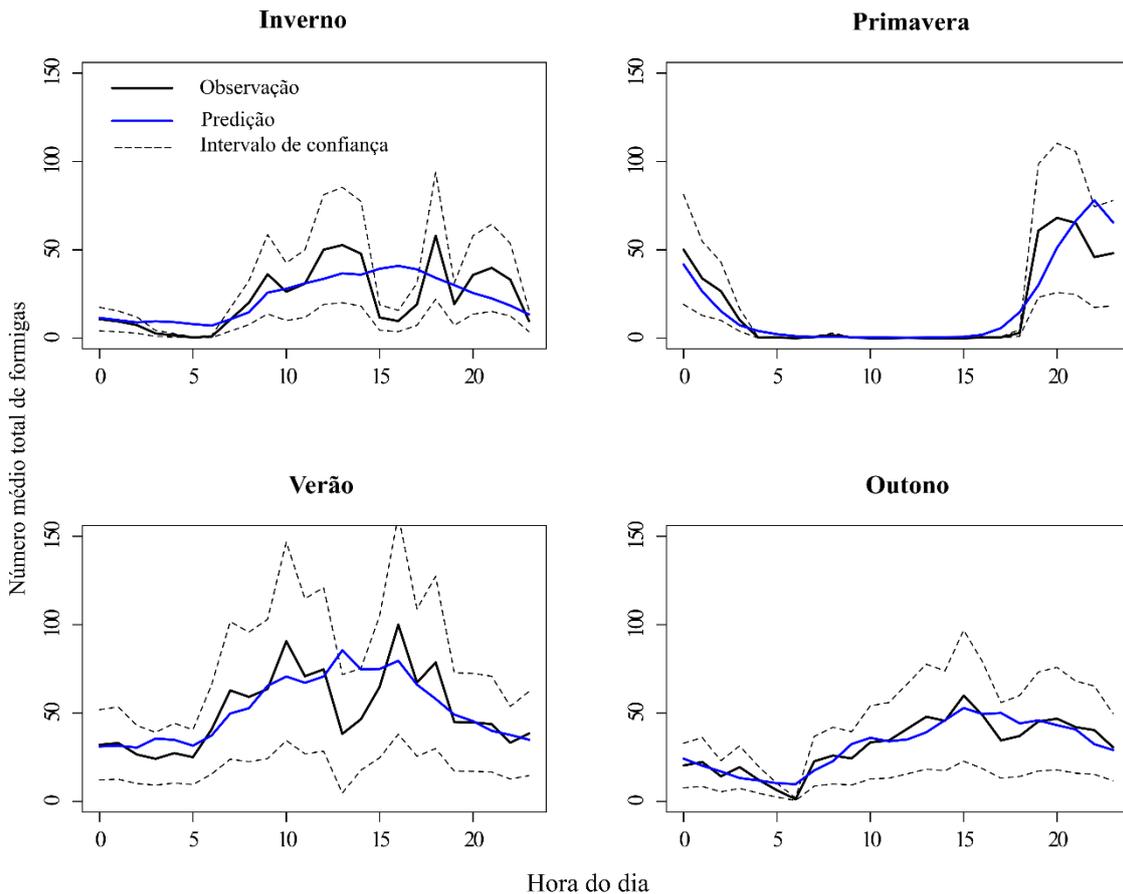


Figura 3. Número médio total de formigas (com cargas + sem cargas) observado (preto) e estimado (azul) por cinco minutos na trilha de forrageamento para cada hora do dia durante as estações do ano em cinco ninhos diferentes no período de 48 horas. As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança.

Não foi registrado o número significativo de operárias em temperatura inferior a 9°C e superior a 36°C e inferior a 19% e superior a 99% de UR% independentemente da estação. No inverno o fluxo total de formigas atingiu seus valores mais altos para temperaturas entre 19°C e 30°C e para umidade no intervalo 32% - 66%, na primavera o fluxo de formigas atingiu seus valores mais altos para temperaturas entre 12°C e 15°C e umidade no intervalo 63 - 78%. O fluxo de formigas atingiu seus valores maiores no verão para temperaturas entre 25,8 e 26°C, e umidade no intervalo 79 - 80%, no outono foi de 25°C e umidade 68% (Figura 4).

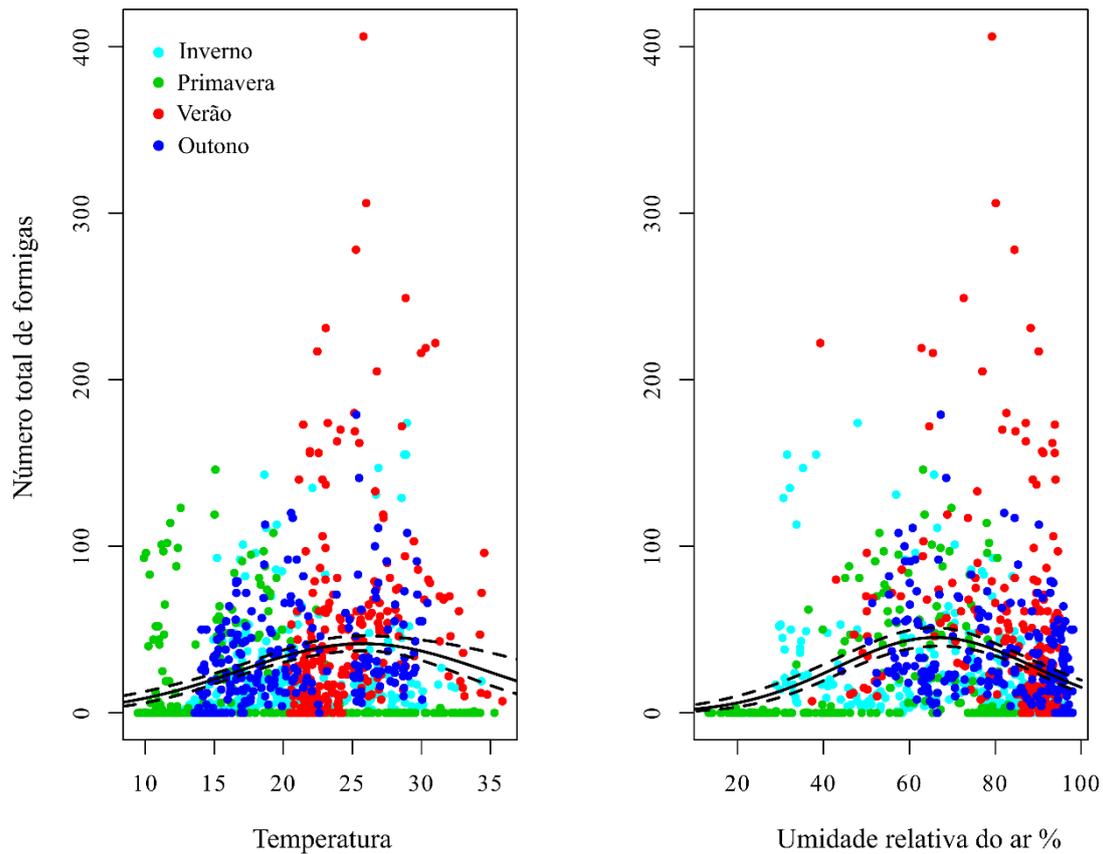


Figura 4. Atividade de forrageamento do total de formigas nas trilhas de *Atta laevigata* em função da temperatura do ar (°C) e umidade relativa do ar (%) nas estações (Inverno, Primavera, Verão e Outono). As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança

A maior probabilidade de encontrar formigas sem e com cargas nas trilhas ocorreu de forma semelhante, no intervalo de temperatura entre 18 e 28°C, com a probabilidade máxima próximo de 24°C (Figura 5-A, C e E). O fluxo de formigas foi mais ativo entre 50 e 80% de UR, com maior probabilidade de ocorrer com 62% de UR (Figura 5- B, D e F).

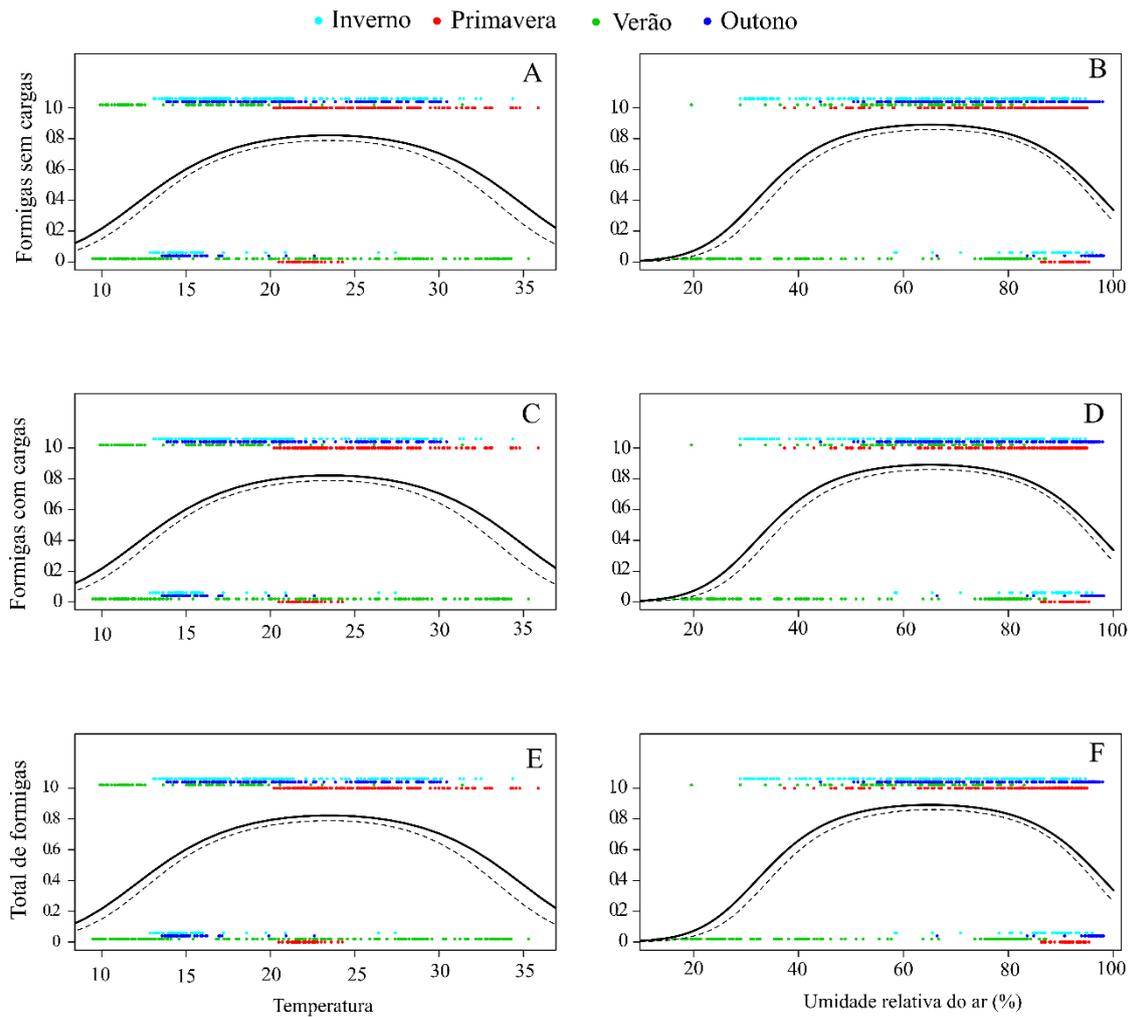


Figura 5. Probabilidade de observar o número de formigas sem carga (A e B), de formigas com cargas (C e D) e do total de formigas retornando para o ninho, em função da umidade relativa do ar e temperatura durante o verão, primavera, outono e inverno. Os símbolos representam os dados observados dos cinco colônias com presença (cima) e ausência (baixo) de formigas retornando ao ninho no verão (círculo vermelha), primavera (círculo verde), outono (círculo azul escuro) e inverno (círculo azul claro). A linha em negrito corresponde a probabilidade de observar atividade na trilha (atividade de pelo menos uma formiga no intervalo de cinco minutos) e as linhas pontilhadas correspondem ao intervalo de confiança de 95%.

4. DISCUSSÃO

Verificamos uma correlação entre a temperatura do ar entre a intensidade de forrageamento de *Atta laevigata*, sendo observado um ritmo maior de forrageamento em temperaturas entre 24 e 25°C com uma umidade relativa de 70%.

Atta laevigata apresentou o ritmo circadiano de forrageamento, como é comum em formigas cortadeiras (Holdobler & Wilson, 1990), porém com variações entre as estações. As maiores atividades de forrageamento ocorreram predominantemente no período diurno (manhã e tarde). Verificaram-se picos de atividades maiores na parte diurna no verão, inverno e outono e o padrão menor de formigas retornando para os ninhos na parte noturna na primavera. Essa plasticidade na mudança de horário de forrageamento tanto em escala diária quanto entre as estações do ano é comum em várias espécies e foi relatada por Lewis *et al.*, (1974) para a espécie *Atta cephalotes* na América Central e para a espécie *A. laevigata* em uma Savana na América do sul (Farji-Brener, 1993), o mesmo resultado foi observado neste estudo onde houve mudança do comportamento das formigas no forrageamento durante as estações do ano no período de um ano.

Algumas espécies do gênero *Acromyrmex* apresentam o mesmo comportamento no ritmo diário de forrageamento comparado com as espécies do gênero *Atta* na região Neotropical (Araújo *et al.*, 2002; Nickele *et al.*, 2016). A espécie *Acromyrmex lobicornis* foi predominantemente noturna no período mais quente do ano e diurna no período mais frio na Argentina (Jofré & Medina, 2012). Enquanto que a atividade de forrageamento das colônias de *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* (Forel) em plantio de eucalipto no bioma Cerrado foi principalmente noturna com início entre 15 horas e 18 horas e com término entre 6 e 10 horas do dia seguinte, exceto no outono em que esse comportamento foi invertido (Araújo *et al.*, 2002). A diferença entre o comportamento entre as espécies de formigas pode ser observada quando se faz a comparação com as demais espécies, podendo também ter advindo essas diferenças devindo que os estudos foram realizados em regiões completamente diferentes com temperaturas e umidade relativa do ar diferente deste estudo.

Atta sexdens forrageia preferencialmente no período noturno em plantio de eucalipto no Cerrado (Abreu, 2015), ao contrário de *A. laevigata*, sendo ambas simpátricas nesse bioma. *A. laevigata* é uma espécie adaptada a ambientes abertos com temperaturas elevadas, possibilitando o seu forrageamento durante o período diurno mais

quente, ao contrário de *A. sexdens* que são insetos predominantes de áreas sombreadas (Mariconi, 1970; Pretto, 1996). Isso possibilita a separação temporal da atividade de forrageamento dessas espécies, caracterizando uma partição temporal dos recursos. A espécie *A. laevigata* não tolera a competição pelo mesmo recurso no tempo-espaço (Traniello, 1989; Nobua-Behrmann *et al.*, 2017). São consideradas agressivas e mais vigilante no quesito território nas áreas ao redor de seus ninhos, utilizando a ponta do gáster para liberação de ferômonio, repelindo invasores e também para orientação das formigas residentes no retorno ao ninho (Salzemann & Jaffe, 1990; Salzemann *et al.*, 1992). A amplitude térmica entre o período diurno e noturno é relevante para formigas, pois espécies simpátricas podem dividir seus ciclos diários de atividade de forrageamento em diferentes horas do dia, corroborando também com o estudo de Nickele *et al.* (2016).

A temperatura do ar verificou-se correlação entre a intensidade de forrageamento de *A. laevigata*, onde temperaturas superiores a 36°C e inferiores a 9°C não foi observando formigas forrageando, mostrando como faixa ótima para a atividade das formigas de 24°C. O mesmo foi encontrado para *A. laevigata* na Venezuela, que apresentou maior número de operárias no verão em temperaturas entre 20 a 30°C (Farji-Brener, 1993). A variação de temperatura pode ajustar o comportamento de forrageamento entre as horas do dia (Cerdá *et al.*, 1998; Abreu, 2015; Caldato *et al.*, 2016). A temperatura é o fator crucial que altera a intensidade de forrageamento ao longo do dia para a espécie *A. laevigata* no Cerrado (Viana *et al.*, 2004). Muitos animais podem restringir suas atividades quando submetidos a temperaturas altas ou baixas, alterando drasticamente certos horários do dia e isso implicaria na presença maior desses insetos em plantios de eucalipto e conseqüentemente valores maiores de retirada de biomassa dessas florestas.

Em algumas espécies do gênero *Acromyrmex* foram encontrados alguns resultados semelhantes às espécies de *Atta*. *Acromyrmex lonbicornis* na Argentina teve sua atividade máxima de forrageamento registrada no outono com variação de temperatura do ar de 16 a 21°C (Jofré & Medina, 2012). Enquanto que *Acromyrmex striatus* forrageou em temperaturas mais altas que *Ac. lobicornis* em todas as estações 26 a 45°C vs. 16 a 35°C, respectivamente (Nobua-Behrmann *et al.*, 2017).

A influência da temperatura no forrageamento é bastante estudada em muitos grupos de animais (Caraco *et al.*, 1990; Gwiazda & Amirowicz, 2010; Van Oudenhove *et al.*, 2011), principalmente em insetos (Colinet *et al.*, 2015; Hallman *et al.*, 2020). Para

as formigas cortadeiras é um dos principais fatores, pelo fato de serem pecilotérmicos (Chong & Lee, 2009), e as operárias de pequeno tamanho perdem água facilmente enquanto operárias maiores são mais resistentes a temperaturas altas (Régnière *et al.*, 2012; Kaspari *et al.*, 2015).

Atta laevigata é conhecida por manter seus ninhos em áreas abertas e pelo comportamento diurno em algumas regiões do Brasil (Mariconi, 1970; Rando, 2002). Isso melhora a tolerância por temperaturas elevadas comparado com outras espécies de formigas cortadeiras, que tem o hábito de forragear a noite evitando altas temperaturas. Essa característica potencializa o maior tempo de forrageamento no campo. Em contrapartida, a espécie *A. sexdens* em plantio de eucalipto no Cerrado, forrageia a noite com temperaturas mais amenas entre 20 e 24°C em todas as estações (Abreu, 2015).

Observamos que *A. laevigata* forrageava mais de dia em temperaturas mais altas, refutando nossa hipótese de que essa espécie limitaria seu forrageamento em temperaturas altas no período da manhã e tarde do dia, preferindo o período noturno com temperaturas mais amenas, devido preferirem área aberta, pois ela é mais resistente a temperatura elevada em comparação as outras espécies *Atta*.

Algumas espécies de formigas podem suportar o calor extremo devido a adaptações fisiológicas, como por exemplo, a baixa transpiração cuticular, alterações nas taxas respiratórias, adaptações na estrutura dos ninhos (Feng *et al.*, 2008). Um estudo mostrou aumento nas taxas respiratórias com a elevação da temperatura para *A. laevigata*, podendo ficar expostas por mais tempo a temperaturas de até 35°C (Beraldo & Mendes 1982). Uma comparação da sobrevivência de *A. capiguara* e *A. laevigata* submetidas a temperaturas de 37° e 39°C, mostrou que *A. laevigata* é mais tolerante e resistente a temperaturas elevadas por ter maior teor de água corporal e maior espessura da sua cutícula do que *A. capiguara* (Bouchebti *et al.*, 2014). Observamos uma probabilidade acima de 70% de as formigas estarem ativas em temperatura de 30°C, ou seja, mesmo com temperaturas superiores a 30°C pode-se observar formigas forrageando nas trilhas.

A espécie *Atta mexicana* é menos tolerante a altas temperaturas no verão (Mintzer 1979), e por isso usam longos túneis como uma estratégia de forrageamento, reduzindo a exposição das formigas forrageiras à dessecação a temperaturas extremas na interface do ar-solo. Essa estratégia de forrageamento é encontrada em outras espécies como *Atta capiguara* (Amante, 1967). Diante desse comportamento Bouchebti *et al.*, (2014)

propuseram a hipótese de que a espécie menos tolerante a temperaturas altas constrói túneis para escapar das altas temperaturas.

A atividade de forrageamento de *A. capiguara* atingiu picos elevados quando a temperatura do ar chegou próximo de 25°C, e os níveis de atividades eram quase inexistentes acima de 35°C e abaixo de 15°C (Caldato *et al.*, 2016). O mesmo foi relatado por Amante (1972) para *A. sexdens*, *A. bisphaerica* e *A. laevigata* no estado de São Paulo. A maior atividade de forrageamento próximo de 25°C também foi verificada para a espécie *A. sexdens* em plantio de eucalipto, indicando assim um nível de tolerância de temperatura mais baixo na atividade de forrageamento do que *A. laevigata* (Abreu 2015).

Verificou-se que houve variação na atividade de forrageamento de *A. laevigata* ao longo das estações do ano, em relação ao fluxo de formigas durante as horas do dia. As estações do ano é fator forte que pode influenciar os padrões de forrageamento das formigas cortadeiras (Wirth *et al.*, 1997; Medeiros *et al.*, 2014; Caldato *et al.*, 2016). As variações climáticas podem oscilar constantemente entre as estações nas horas do dia, principalmente temperatura, umidade relativa do ar e precipitação pluviométrica em regiões tropicais (Malhi & Wright, 2004). Isso pode ter contribuído para o ajuste do forrageamento nas horas do dia entre as estações do ano.

A flutuação relacionada com padrões durante o ano de chuva é claramente observada no forrageamento de formigas cortadeiras (Farji-Brener *et al.*, 2018). Nos períodos de chuvas constantes, principalmente no verão, o forrageamento pode ser reduzido ou interrompido. As formigas que retornam para o ninho com cargas são as mais atingidas pelas chuvas, deixando grande número de cargas caídas nas trilhas de forrageamento. Verificou-se que algumas operárias aceleraram o caminhar quando a chuva começou a ficar mais intensa e elas deixaram os fragmentos nas trilhas. Essa aceleração em períodos pré-chuva foi observada em estudo de Sujimoto *et al.* (2019).

As estações do ano não influenciaram as *A. sexdens* em plantio de eucalipto, apesar das variações do número de formigas retornando para o ninho em todos os meses do ano (Cerqueira, 2012). Esse mesmo autor observou que nos meses que correspondiam ao verão, outono e primavera o fluxo de formigas com cargas era maior no período entre 18 e 6h, coincidindo com períodos de horários com temperaturas mais amenas. Em contrapartida, Abreu (2015) verificou influência significativa das épocas do ano no número de formigas da espécie *A. sexdens* em plantio de eucalipto. Essa diferença pode

estar relacionada as diferenças de variáveis ambientais como temperatura das estações de um ano para outro (Cornelissen, 2011; Jaworski & Hilszczański, 2014).

A umidade relativa do ar também apresentou efeito sobre a atividade de forrageamento de *A. laevigata*. A probabilidade de atividade aumentou quando a umidade ultrapassou 50%, sendo mais intensa próximo a 70% em todas as estações. No verão foi observado maiores índices de UR% (79 e 80%), possibilitando grande número de formigas nas trilhas numa maior faixa de horas. O aumento da intensidade de forrageamento com o aumento da umidade relativa é semelhante aos resultados de Wirth *et al.*, (1997) e Caldato *et al.*, (2016).

As formigas cortadeiras são capazes de detectar diferenças nos teores de umidade relativa no ambiente pelas sensilas nas antenas (Ruchty *et al.*, 2009). Isso foi observado em *A. sexdens*, que realocou o jardim do fungo para o ambiente com alto teor de umidade (Roces & Kleineidam, 2000). A umidade pode influenciar também na necessidade de manutenção de feromônios nas trilhas, os quais se mantêm durante mais tempo com maiores concentrações de água no ambiente (Van Oudenhove *et al.*, 2011).

O forrageamento foi mais intenso nas estações com umidade elevada (verão e outono), quando as formigas coletaram material vegetal mais úmido, comparado com outras estações de clima mais secas, quando as formigas coletavam até folhas mortas ou secas. O material vegetal mais úmido do verão e outono é melhor para as formigas e seu fungo comparado com as estações secas, principalmente em regiões tropicais e subtropicais, uma vez que folhas forrageadas na estação com maiores índices pluviométricos são nutricionalmente mais adequadas para o fungo simbiote das formigas cortadeiras (Howard, 1987). *Acromyrmex versicolor* aumenta a atividade de forrageamento de material fresco e verde em períodos úmidos logo após as chuvas, quando o substrato vegetal é mais macio e o crescimento de folhas jovens é prevalente (Gamboa, 1975).

Desta forma a temperatura é uma variável que explica os padrões de forrageamento de *A. laevigata*, mas também outros fatores são importantes, como a presença de forídeos parasitoides (Alma *et al.*, 2016; Galvão *et al.*, 2019), observados em olheiros e trilhas durante as nossas coletas; a necessidade nutricional da colônia (Josens & Roces, 2000); pelo fator luz (Fellers, 1989); a preparação de novas rainhas no período de revoada (Bernstein, 1974). Alguns trabalhos confirmam que a presença dos forídeos

parasitoides nas trilhas de forrageamento diminui o número de formigas que retornam com cargas para o ninho (Bragança *et al.*, 1998; Guilade & Folgarait, 2015).

5. CONCLUSÃO

O forrageamento é predominantemente diurno (manhã e tarde) nas estações outono, verão e inverno, enquanto que na primavera foi noturno. *A. laevigata* apresentou atividade de forrageamento em praticamente todos os horários no verão. Isso pode acarretar sérios prejuízos para as florestas cultivadas, já que a presença constante em praticamente todos os horários pode favorecer o maior consumo de biomassa das árvores por esses insetos.

Atta laevigata forrageou em temperaturas entre 9°C e 36°C, apresentando maior probabilidade de estarem ativas em 24°C. A grande amplitude de temperatura utilizada por essa espécie no forrageamento pode ser explicada pelas adaptações da espécie à áreas mais abertas. Por outro lado, a falta de atividade fora dos extremos pode ser utilizada para a tomada de decisão de controle com iscas formicidas, evitando aplicações em dias muito frios ou muito quentes.

A atividade de forrageamento dessa espécie é mais provável ocorrer entre 50 e 80% de umidade relativa do ar. Valores inferiores a 19% foram limitantes à atividade de forrageamento. As maiores porcentagens de umidade com intensidade maior em 80% ocorreram no verão e isso proporcionou maior fluxo das formigas em praticamente todos os horários, provavelmente influenciado também pelas plantas por apresentar folhas com altos teores de água.

Por fim, as informações obtidas nesse estudo que relacionam a atividade de forrageamento de *A. laevigata* com variáveis climáticas podem ser utilizadas para a criação de modelos para estimar a biomassa e o carbono forrageados pelas formigas, para uso em estudos ecológicos e de manejo.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a imensa colaboração de Carlos Souza em todas as coletas realizadas no campo e grande ajuda da técnica de laboratório Eliana Andrade. Esta pesquisa foi financiada pela CAPES, CNPq (Processo 409719/2016-1) e Vallourec Florestal

6. REFERÊNCIAS

- Abreu, C.S. (2015) Forrageamento diário e sazonal de *Atta sexdens* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais nos biomas brasileiros. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal de Lavras (UFLA), 2015. 78 p
- Alma, A.M., Farji-Brener, A.G. & Elizalde, L. (2016) Collective response of leaf-cutting ants to the effects of wind on foraging activity. *The American Naturalist*, **188**, 576–581.
- Alves, J.B., Zanuncio, J.C., Galo, M. V & et al. (1997) Paralisação de forrageamento e controle de *Atta laevigata* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) com Mirex-S (sulfloramida) em duas metodologias de medição de formigueiros. *Rev. Arvore*, **21**, 141–146.
- Alves, J.B., Zanuncio, J.C., Torres, J.B. & Galo, M. V. (1996) Métodos de distribuição de isca granulada em formigueiros de *Atta laevigata* (F. Smith). *Rev. Arvore*, **20**, 111–116.
- Amante, E. (1967) Prejuízos causados pela formiga saúva em plantações de *Eucalyptus* e *Pinus* no estado de São Paulo. *Silvicultura em São Paulo*, **6**, 355-363.
- Amante, E. (1972) Influência de alguns fatores microclimáticos sobre a formiga saúva *Atta laevigata* F. Smith, 1858, *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908, *Atta bisphaerica* Forel, 1908 e *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae), em formigueiros localizados no estado de São Paulo. *Tese de Doutorado* - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba
- Antunes, E.C.. & Della Lucia, T.M.C. (1999) Consumo foliar em *Eucalyptus urophylla* por *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel (Hymenoptera-Formicidae). *Ciência e Agrotecnologia*, **23**, 208–211.
- Araújo, M.D.S., Lucia, T.M.C. Della, Lima, C. a, Souza, D.J. & Petternelli, E.F. (2002)

- Foraging activity of *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* (Hymenoptera, Formicidae) in Eucalyptus stands. *Acta Sci. Biol. Sci. Maringa*, **24**, 1321–1325.
- Backéus, S., Barck, H., Bylund, K. & Orrmalm, C. (1991) Leaf transportation by the leaf cutting ant, *Atta colombica*, in sun exposed and shaded environments. *America*.
- Bochynek T, Meyer B, Burd M. (2017) Energetics of trail clearing in the leaf-cutter ant *Atta*. *Behav Ecol Sociobiol.* **71**:14.
- Beraldo, M.J.A.H. & Mendes, E.G. (1982) The influence of temperature on oxygen consumption rates of workers of two leaf cutting ants, *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) and *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908). *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, **7**, 419–424.
- Bernstein, R.A. (1974) Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *The American Naturalist*, **108**, 490–498.
- Bollazzi, M. & Roces, F. (2002) Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. *Insectes Sociaux*, **49**, 153–157.
- Bollazzi, M. & Roces, F. (2007) To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. *Animal Behaviour*, **74**, 1349–1355.
- Bollazzi, M. & Roces, F. (2010) Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade off nest thermoregulation for humidity control. *Journal of Ethology*, **28**, 399–403.
- Bouchebti, S., Jost, C., Caldato, N., Forti, L.C. & Fourcassié, V. (2014) Comparative study of resistance to heat in two species of leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*, **62**, 97–99.
- Bragança, M.A.L., Tonhasca, A. & Delia Lucia, T.M.C. (1998) Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **89**, 305–311.
- Briese, D.T. & Macauley, B.J. (1980) Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Australian Journal of Ecology*, **5**, 121–134.
- Bustamante, S. & Amarillo-suárez, A. (2019) Foraging plasticity of *Atta cephalotes* (Hymenoptera : Formicidae) in response to temperature differences between forest and pasture. *Revista de Biología Tropical*, **67**, 963–974.
- Caldato, N., Forti, L.C., Bouchebti, S., Lopes, J.F.S. & Fourcassié, V. (2016) Foraging activity pattern and herbivory rates of the grass-cutting ant *Atta capiguara*. *Insectes*

Sociaux, **63**, 421–428.

Caraco, T., Blanckenhorn, W.U., Gregory, G.M., Newman, J.A., Recer, G.M. & Zwicker, S.M. (1990) Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behaviour*, **39**, 338–345.

Cerqueira, V. M. Avaliação do período diário e sazonal da atividade de *Atta sexdens* L. (Hymenoptera: Formicidae), em florestas cultivadas. 2012. 51 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia Agrícola) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

Cerdá, X., Retana, J. & Manzaneda, A. (1998) The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, **117**, 404–412.

Chong, K.F. & Lee, C.Y. (2009) Influences of temperature, relative humidity and light intensity on the foraging activity of field populations of the longlegged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **54**, 531–539.

Colinet, H., Sinclair, B.J., Vernon, P. & Renault, D. (2015) Insects in Fluctuating Thermal Environments. *Annual Review of Entomology*, **60**, 123–140.

Cornelissen, T. (2011) Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. *Neotropical Entomology*. **40**(2), 155-163

Costa, N.A., Vasconcelos, L.H., Vieira-Neto, H.M.E. & Bruna, M.E. (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.

CLIMATED-DATA.ORG. Disponível em: <<http://pt.climatedata.org/>>. Acesso em: 10 dez. 2019

Farji-Brener, A.G., Dalton, M.C., Balza, U., Curtis, A., Lemus-Domínguez, I., Fernández-Hilario, R., *et al.* (2018) Working in the rain? Why leaf-cutting ants stop foraging when it's raining. *Insectes Sociaux*, **65**, 233–239.

Farji Brener, A.G. (1993) Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical. *Revista De Biología Tropical*, **41**, 897–899.

Fellers, J.H. (1989) Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia*, **78**, 69–76.

Feng X., Simpson A.J., Wilson, K.P., Williams, D.D., Simpson, M.J. (2008). Increased cuticular carbon sequestration and lignin oxidation in response to soil warming. *Nature Geoscience*, **1**, 836-839.

Fowler, H.G., Pagani, M.I., Silva, O.A., Forti, L.C., Silva, V.P. & Vasconcelos, H.L.

- (1989) A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: Keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management*, **13**, 671–675.
- Gamboa, G.J. (1975) Foraging and leaf-cutting of the desert gardening ant *Acromyrmex versicolor versicolor* (Pergande) (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, **20**, 103–110.
- Galvão, A.R.A., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M., Abib, P.H., Pimentel, F.A. & Lavinsky Pereira, T.P. (2019) Parasitism by phorids on leaf cutter ants *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) in natural and agricultural environments. *Zoological Science*, **36**, 357–364.
- Ghalambor, C.K. (2006) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 5–17.
- Giesel, A., Boff, M.I.C. & Boff, P. (2013) Seasonal Activity and Foraging Preferences of the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens piriventris* (Santschi) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, **42**, 552–557.
- Guajará, M. S.; Vilela, E. F.; Jaffé, K. Senses used by *Acromyrmex subterraneus molestans* during homing orientation, under laboratory conditions. In: MEER, R. K. van der; JAFFÉ, K.; CEDEÑO, A. (Ed.). Applied myrmecology: a world perspective. Boulder: Westview, 1990. p. 367-372
- Guillade, A.C. & Folgarait, P.J. (2015) Competition between grass-cutting *Atta vollenweideri* ants (Hymenoptera: Formicidae) and domestic cattle (Artiodactyla: Bovidae) in Argentine rangelands. *Agricultural and Forest Entomology*, **17**, 113–119.
- Gwiazda, R. & Amirowicz, A. (2010) Towards the optimal foraging strategy: Is seasonal shift in the diet of cormorants *Phalacrocorax carbo* (L.) in a dam reservoir the effect of water temperature or size pattern in fish assemblages? *Polish Journal of Ecology*, **58**, 687–696
- Hallman, G.J., Denlinger, D.L., Rust, M.K. & Reiersen, D.A. (2020) Use of Extreme Temperatures in Urban Insect Pest Management. In *Temperature Sensitivity in Insects and Application in Integrated Pest Management*. 320 pp
- Herz, H., Beyschlag, W. & Hölldobler, B. (2007) Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. *Biotropica*, **39**, 476–481.
- Holdobler B. & Wilson, E.. (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Howard, J.J. (1987) Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*, **68**, 503–515.

- Jaworski, T. & Hilszczański, J. (2014) The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the expected climate change. *Forest Research Papers*, **74**, 345–355
- Jofré, L.E. & Medina, A.I. (2012) Patrones de actividad forrajera y tamaño de nido de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera : Formicidae) en una zona urbana de San Luis , Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **71**, 37–44.
- Josens, R.B. & Roces, F. (2000) Foraging in the ant *Camponotus mus*: Nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *Journal of Insect Physiology*, **46**, 1103–1110.
- Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Yanoviak, S.P. & Kay, A. (2015) Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology*, **21**, 1092–1102.
- Lewis, T., Pollard, G. V. & Dibley, G.C. (1974) Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *The Journal of Animal Ecology*, **43**, 129.
- Malhi, Y. & Wright, J. (2004) Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. pp. **359**, 311–329.
- Mariconi, F.A.M. 1970. As Saúvas. Ed. Agronômica Ceres. 167p.
- Medeiros, J., Azevedo, D.L.O., Santana, M.A.D., Lopes, T.R.P. & Araújo, A. (2014) Foraging activity rhythms of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera: Formicidae) in its natural environment. *Journal of Insect Science*, **14**, 220.
- Mintzer, A. (1979) Foraging activity of the Mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a sonoran desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, **26**, 364-372.
- Nickele, M.A., Filho, W.R., Pie, M.R. & Penteadó, S.R.C. (2016) Daily foraging activity of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Sociobiology*, **63**, 645–650.
- Nobua-Behrmann, B.E., Casenave, J.L., Milesi, F.A. & Farji-Brener, A. (2017) Coexisting in harsh environments: Temperature-based foraging patterns of two desert leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Myrmecological News*, **25**, 41–49.
- Preto, D.R. Arquitetura dos túneis de forrageamento e do ninho de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae), dispersão de substrato e dinâmica de inseticida. 1996. 110f. *Dissertação* (Mestrado em Agronomia/Proteção de Plantas) –

- Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 1996
- Rando, J. S. S. Ocorrência de espécies de *Atta* Fabricius, 1804 e *Acromyrmex* Mayr, 1865 em algumas regiões do Brasil. 2002. 105 p. *Tese* (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 2002
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R, 2018
- Régnière, J., Powell, J., Bentz, B. & Nealis, V. (2012) Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, **58**, 634-647
- 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.
- Ruano, F., Tinaut, A. & Soler, J.J. (2000) High surface temperatures select for individual foraging in ants. *Behavioral Ecology*, **11**, 396–404.
- Ruchty, M., Romani, R., Kuebler, L.S., Ruschioni, S., Roces, F., Isidoro, N., *et al.* (2009) The thermo-sensitive sensilla coeloconica of leaf-cutting ants (*Atta vollenweideri*). *Arthropod Structure and Development*, **38**, 195–205.
- Salzemann, A. & Jaffe, K. (1990) On the territorial behaviour of field colonies of the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Hymenoptera: Myrmicinae). *Journal of Insect Physiology*, **36**, 133–138.
- Salzemann, A., Nagnan, P., Tellier, F. & Jaffe, K. (1992) Leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Formicidae: Attini) marks its territory with colony-specific dufour gland secretion. *Journal of Chemical Ecology*, **18**, 183–196.
- Sujimoto, F.R., Costa, C.M., Zitelli, C.H.L. & Bento, J.M.S. (2019) Foraging activity of leaf-cutter ants is affected by barometric pressure. *Ethology*, **126**, 290–296.
- Traniello, J.F.A. (1989) Foraging strategies of ants. *Annual review of entomology*. Vol. **34**.
- Urbas, P., Araújo, M. V., Leal, I.R. & Wirth, R. (2007) Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica*, **39**, 489–495.
- Van Oudenhove, L., Billoir, E. & Boulay, R. (2011) Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants, 1009–1017.
- Viana, L.R., Santos, J.C., Arruda, L.J., Santos, G.P. & Fernandes, G.W. (2004) Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in

- an area of cerrado vegetation. *Neotropical Entomology*, **33**, 391–393.
- Viana-Bailez, A.M., Endringer, F.B. (2016). “Plasticidade do comportamento de forrageamento em formigas cortadeiras”. *Oecologia Australis*, **20**, 11-19.
- Wirth, R., Beyschlag, W., Ryel, R.J. & Hölldobler, B. (1997) Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, **13**, 741–757.
- Zanetti, R., Zanuncio, J.C., Santos, J.C., Silva, W. da, Ribeiro, G., Lemes, P.G., *et al.* (2014) An Overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in brazilian forest plantations. *Forests*, **5**, 439–454.
- Zuur, Alain F., Ieno Elena N., Walker, Niel J., Saveliev, Anatoly A., Smith, Graham, M. (2009) Limitations of linear regression. In *Mixed effects Models and Extensions in Ecology with R*.

ARTIGO 3 - Biomassa e carbono forrageados por *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais no Cerrado

Preparado de acordo com as normas da revista **Journal Applied Ecology**

Versão Preliminar

Alexandre Roger¹; Ronald Zanetti¹; Jessica Sanches¹; Julius Cerqueira¹; Alexandre Santos²; Paulo Fernando Trugilho³; Vincent Fourcassié⁴;

1 Autor correspondente - Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG, Brazil – ale.ento.ufra@gmail.com – número de telefone: +55 35 984471888

¹ Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 3037, 37200-000, Lavras, estado de Minas Gerais, Brasil. E-mail: ale.ento.ufra@gmail.com.br; jessicajsanches@gmail.com.br; juliuscerqueira@gmail.com; zanetti@ufla.br;

² Laboratório de Fitossanidade (IFMT) – Mato Grosso, campus Cáceres Brasil. E-mail: alexandre.santos@cas.ifmt.edu.br

³ Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 3037, 37200-000, Lavras, estado de Minas Gerais, Brasil. E-mail:

⁴ Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Centre de Biologie Intégrative, Université de Toulouse, UPS, France. E-mail: vincent.fourcassie@univ-tlse3.fr

E-mail: ale.ento.ufra@gmail.com.br; vincent.fourcassie@univ-tlse3.fr;
juliuscerqueira@gmail.com; zanetti@ufla.br; jessicajsanches@gmail.com.br;
alexandre.santos@cas.ifmt.edu.br

RESUMO

A acumulação de carbono pelas plantas contribui para reduzir o aquecimento global, porém o papel da herbivoria das formigas cortadeiras nesse processo em florestas cultivadas usadas como reservatório de carbono é desconhecido. A sazonalidade, temperatura, umidade relativa do ar, precipitação e fotofase podem influenciar na dinâmica de forrageamento de biomassa e carbono por essas formigas e na alteração do acúmulo de carbono nas plantas. O objetivo desse trabalho foi quantificar a biomassa e o carbono forrageados por *Atta laevigata* durante o período diário e anual em função da temperatura e umidade relativa do ar, em plantações de eucalipto no Cerrado. O número de formigas com carga retornando em direção ao ninho foi filmado por cinco minutos em intervalo de uma hora, durante um ciclo de 48 horas, por estação do ano. Amostras dos fragmentos vegetais transportados por cada operária forrageadora foram coletadas durante 2 minutos por ninho a cada 2 horas, durante 24 horas nas trilhas, e posteriormente secas e pesadas. A biomassa e carbono coletados pelas formigas cortadeiras em cada estação do ano foram estimados em função do número e massa de cargas, temperatura e umidade relativa para um ano. O número de cargas transportadas pelas formigas para o ninho foi diferente entre as estações, com menor valor na primavera. A frequência maior de cargas ocorreu no período diurno, sendo maior no intervalo de temperatura de 25 a 30°C e umidade relativa do ar entre 70 e 80%. Para a biomassa e carbono acumulados durante um ano, houve diferença significativa entre as estações, com maior valor de acúmulo no verão. O menor valor de formigas com cargas na primavera pode estar relacionado às necessidades nutricionais ou até mesmo a preparação da colônia para o momento de revoada. A frequência maior de formigas com cargas no período diurno deve-se principalmente em temperatura e umidade relativa do ar ideais para o inseto na atividade de forrageamento. A quantidade anual de biomassa e de carbono forrageados por uma única trilha ativa de um ninho de *Atta laevigata* de 72.87 m² foi de 33 e 17kg de carbono, respectivamente, correspondendo á quantidade de biomassa e de carbono estocados em 7,14 e 6.96 árvores por ano, respectivamente. Esses resultados podem ser utilizados como modelo para avaliar o impacto dos herbívoros no sequestro de carbono pelas plantas num cenário de mudanças climáticas mundiais.

Palavras-chave: acúmulo de biomassa, acúmulo de carbono, forrageamento, formigas cortadeira.

ABSTRACT

The accumulation of carbon by plants contributes to reduce global warming, however the role of leaf-cutting ants in this process in cultivated forests used as a carbon reservoir is unknown. Seasonality, temperature, relative humidity, precipitation and photophase can influence the dynamics of foraging of biomass and carbon by these ants and in the alteration of carbon accumulation in plants. The objective of this work was to quantify the biomass and carbon foraged by *Atta laevigata* during the daily and annual period as a function of temperature and relative humidity in eucalyptus plantations in the Cerrado. The number of ants with charge returning towards the nest was filmed for five minutes at an hourly interval, during a 48-hour cycle, by season. Samples of the vegetable fragments transported by each forage worker were collected for 2 minutes per nest every 2 hours, for 24 hours on the trails, and then dried and weighed. The biomass and carbon collected by leaf-cutting ants in each season of the year were estimated as a function of the number and mass of charges, temperature and relative humidity for one year. The number of loads carried by the ants to the nest was different between seasons, with a lower value in spring. The highest frequency of charges occurred during the day, being higher in the temperature range of 25 to 30 ° C and relative humidity between 70 and 80%. For biomass and carbon accumulated over a year, there was a significant difference between seasons, with a higher accumulation value in the summer. The lower value of ants with loads in the spring may be related to nutritional needs or even the preparation of the colony for the time of flight. The higher frequency of ants with loads during the day is mainly due to the temperature and relative humidity ideal for the insect in the foraging activity. The annual amount of biomass and carbon foraged by a single active trail from a 72.87 m² *Atta laevigata* nest was 33 and 17 kg of carbon, respectively, corresponding to the amount of biomass and carbon stored in 7.14 and 6.96 trees per year, respectively. These results can be used as a model to assess the impact of herbivores on carbon sequestration by plants in a scenario of global climate change.

Key words: accumulation of biomass, accumulation of carbon, foraging, leaf-cutting ants.

1. INTRODUÇÃO

A emissão de gases do efeito estufa e o desmatamento têm aumentado a concentração de CO₂ na atmosfera e está sendo associado como principal causa das mudanças climáticas (Beach et al. 2015). Parte desse carbono é absorvida em diferentes processos ecológicos e biológicos, principalmente por meio da fotossíntese (Bazzaz & Fajer 1992). O carbono “resgatado” da atmosfera pelas plantas é estocado nos tecidos vegetais e mantido durante todo o ciclo de vida (Beedlow et al. 2004). Porém, não se conhece como a herbivoria das formigas cortadeiras impacta no estoque de carbono em florestas plantadas, que muitas vezes são vendidas como reservatório de carbono.

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* e *Acromyrmex* são consideradas os principais herbívoros da região Neotropical, devido à alta quantidade de biomassa foliar carregada para o cultivo do fungo simbiote, sua principal fonte de alimento (Costa et al. 2008; Zanetti et al. 2014). Esses insetos causam desfolhas intensas, levando as plantas jovens à morte e a redução na produção de biomassa em ambientes naturais e cultivados (Zanuncio et al. 1999; Collett & Neumann, 2002; Costa et al. 2008). Estima-se que cerca de 4,8 ninhos de formigas cortadeiras do gênero *Atta* por hectares consumem mais de 15% da biomassa (Herz et al. 2007; Costa et al. 2008).

As formigas cortadeiras são associadas à herbivoria que causam em cultivos agrícolas e florestais (Zanetti et al. 2014; Zanuncio et al. 2016). Porém, não se devem negligenciar as funções positivas para o ambiente que esses animais exercem, como por exemplo, na dinâmica nos solos promovendo a ciclagem de nutrientes (Farji-Brener & Silva, 1995; Sousa-Souto et al. 2008; Farji-Brener & Werenkraut, 2017), disseminado sementes (Dalling et al. 1998; Leal & Oliveira, 1998; Gama et al. 2019) e favorecendo o crescimento de plantas (Moutinho et al. 2003). Entretanto outra característica, ainda é pouco explorada, é sobre o seu papel como acumuladora e mantenedora de carbono no interior dos seus ninhos subterrâneos (Hasin et al. 2014; Halboth & Roces, 2017; Fernandez-Bou et al. 2020). Esses estudos podem ser importantes para estabelecer o papel das formigas cortadeiras nas políticas e negócios do sequestro de carbono global futuramente.

Diversos fatores influenciam o carregamento de biomassa (carbono) por formigas cortadeiras, como a temperatura e umidade relativa (Caldato et al. 2016; Lopes et al. 2016; Molet et al. 2017). Em países tropicais, as estações não são bem definidas, a variação de temperatura e umidade relativa do ar é menor, tanto ao longo do dia quanto entre as

estações, mas dependendo da região podem ocorrer variações suaves entre as diferenças de temperatura e umidade relativa do ar (Baudier et al. 2019). O forrageamento sazonal e diário foi estudado para as espécies: *Atta colombica* (Rockwood 1975), *Atta cephalotes* (Rockwood 1975), *Atta sexdens* (Giesel et al. 2013), *Acromyrmex subterraneus* (Nickele et al. 2016) e *Acromyrmex crassispinus* (Nickele et al. 2016), mas nenhum estudo comparou a biomassa carregada diariamente e sazonalmente por *Atta laevigata* e como é a influência da aquisição de carbono por esses insetos. Sendo desta forma, importante pra entender a participação dos insetos na acumulação do carbono, pois sabemos muito sobre a acumulação do carbono pelas plantas, mas pouco se sabe sobre o papel que os insetos desenvolvem, pois esse conhecimento pode ser utilizado para melhorar o manejo de formigas cortadeiras em plantios comerciais de eucalipto.

O objetivo desse trabalho foi avaliar o número de cargas transportadas pelas operárias, biomassa e carbono adquirido por *A. laevigata* durante o período diário, durante as estações de um ano sob a função da temperatura e umidade relativa do ar em plantio de eucalipto no bioma Cerrado. Nossas hipóteses foram que: 1) *A. laevigata* transporta mais carga para os ninhos no verão, pois é a estação que apresenta temperatura e umidade relativa do ar mais favorável ao forrageamento dessas formigas, além de ter maior disponibilidade de biomassa foliar adequadas a essas formigas; 2) O número de cargas se diferencia entre as horas do dia (manhã e tarde), sendo maior durante a noite, pois é o horário do dia que apresenta temperatura e umidade relativa mais adequado ao forrageamento dessas formigas; 3) O acúmulo de biomassa dos fragmentos e o carbono se diferencia entre as estações e com maior acúmulo no verão, por ser a estação mais propícia ao forrageamento.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em áreas de cultivo de *Eucalyptus urophylla*, com idade de aproximadamente quatro anos, em Curvelo, Minas Gerais (18° 45' 21" S 44° 25' 51" O, Alt. 652 m), sob domínio do Cerrado (Savana Neotropical). O solo é predominante Latossolo Vermelho Distrófico. O clima é classificado como tropical de altitude Aw (Köppen Geiger). Existe uma variação durante as estações do ano na umidade, com

porcentagens entre 17% e 65%. A temperatura varia de 15°C a 30°C, sendo a média anual de 22°C e raramente é inferior a 11°C ou superior a 35°C. A precipitação média anual é de 1.221 mm, com maior intensidade no verão (CLIMATED-DATA.ORG, 2019).

2.2 Número de cargas e coleta da biomassa vegetal transportada pelas formigas

Cinco ninhos ativos foram demarcados com estacas de madeira e medidos multiplicando o comprimento pela largura do monte de terra solta (Alves et al. 1996, 1997) (Tabela 1), essa avaliação foi realizada para verificar a evolução do ninho. O número de formigas com carga movendo-se em direção ao ninho foi filmado por cinco minutos em intervalo de uma hora, durante o ciclo de 48 horas em cada estação do ano, pelo menos uma vez (Abreu, 2015). Uma amostra dos fragmentos vegetais transportados por operária forrageadora em direção ao ninho foi coletada na trilha mais ativa por ninho com pinça durante dois minutos a cada duas horas, durante o ciclo de 24 horas e armazenados em sacos de papel devidamente identificados. O material coletado foi seco em estufa de circulação forçada de ar a 60°C por 48 horas, ou até que o material apresentar massa constante. Cada fragmento seco foi pesado em balança digital analítica Bel com Calibração Automática M214AIH (0,0001 g).

Tabela 1. Área dos ninhos nas diferentes estações do ano no município de Curvelo – MG.

Ninho	Área de terra solta (m ²)			
	Inverno	Primavera	Verão	Outono
1	54,4	58,2	64,7	84,7
2	30,6	32,3	66,9	99,9
3	33,9	44,0	92,1	100,9
4	55,8	65,3	92,7	96,2
5	77,7	91,0	105,9	110,2

2.3. Carbono acumulado

Uma amostra de 2 mg das amostras dos fragmentos coletados de cada ninho em cada estação do ano: inverno, outono, primavera e verão foi submetida a análise de teor de carbono. As amostras foram secas, moídas e submetidas à metodologia descrita por Tedesco et al. (1995), usando um analisador universal da marca Elementar (modelo Vario Micro Cube). O analisador utiliza como gases de arraste e ignição o hélio e o oxigênio, respectivamente. As amostras foram acondicionadas em cápsulas de estanho e

completamente incineradas a 1200°C. O resultado dos elementos C, H, N e S foram obtidos nas análises. O resultado médio das porcentagens de carbono por estação foi multiplicado pela massa seca dos fragmentos transportados pelas formigas.

2.4. Quantificação das folhas das plantas

Cinco árvores dominantes (mais altas) de sete anos de idade de um talhão sem a presença de ninhos de formigas cortadeiras foram selecionadas. A biomassa (kg) fresca total de todas as folhas de cada árvore foi medida com balança com precisão. Duas amostras de aproximadamente 300 g de cada árvore foram coletadas e secas em estufa de circulação forçada de ar a 60°C por 48 horas, ou até que o material apresentasse massa constante, para obtenção da massa seca em balança digital analítica Bel com Calibração Automática M214AIH (0,0001g). O teor de carbono das amostras de cada planta foi obtido da mesma forma descrito no item 2.3.

2.3 Análise de dados

Para testar o número de cargas em função da temperatura, umidade relativa do ar e estação do ano foram analisados utilizando um modelo linear generalizado com erro de distribuição residual quasiPoisson para corrigir a superdispersão (Zuur *et al.*, 2009). O ciclo diário do número de cargas foi modelado pela introdução das variáveis independentes auxiliares $H_{\cos} = \cos(2\pi \text{ Hour} / 24)$ e $H_{\sin} = \sin(2\pi \text{ Hour} / 24)$, conforme implementado em Van Oudenhove *et al.* (2011). Para testar a diferença do número de cargas entre o dia e a noite foi utilizado o modelo linear generalizado (GLM) quasiPoisson medindo as diferenças pelo teste qui-Quadrado ($p > 0,05$).

Posteriormente, a equação desse modelo juntamente com os dados meteorológicos diários de temperatura e umidade da base da estação meteorológica do INMET (2019) do período de um ano foi utilizada para estimar o número de cargas que retornam ao ninho.

Primeiro, foi calculada a predição do número de formigas carregadas por intervalo de 5 minutos por hora. Segundo, multiplicado esse número por 12 para calcular a predição do número de formigas carregadas em cada hora. Terceiro, multiplicado o número de formigas carregadas pela massa seca média de fragmento de folha para calcular a predição da biomassa seca coletada por hora. Enfim, fizemos a soma de todas horas da mesma estação do ano para calcular a biomassa seca coletada por estação do ano. Utilizamos

somente uma trilha para calcular a quantidade total de biomassa seca coletada pelas colônias em cada estação.

Todas as análises foram feitas com o programa R 3.4.1 45 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2018).

3. RESULTADOS

O número de cargas que retornava para os ninhos foi diferente entre as estações do ano ($p < 0.001$, $F = 24.5125$), sendo maior no verão e menor na primavera (Figura 1). O maior número médio de cargas ocorreu no período diurno no verão, outono e inverno e noturno na primavera (Figura 2).

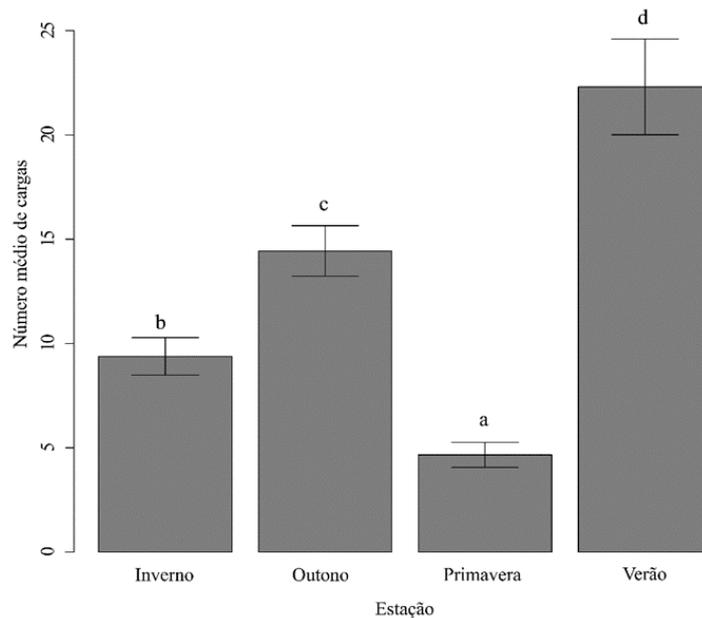


Figura 1. Número médio de cargas transportadas por *Atta laevigata* nas estações do ano em plantio de eucalipto no Cerrado. Letras diferentes correspondem a diferença significativa ($p < 0,05$).

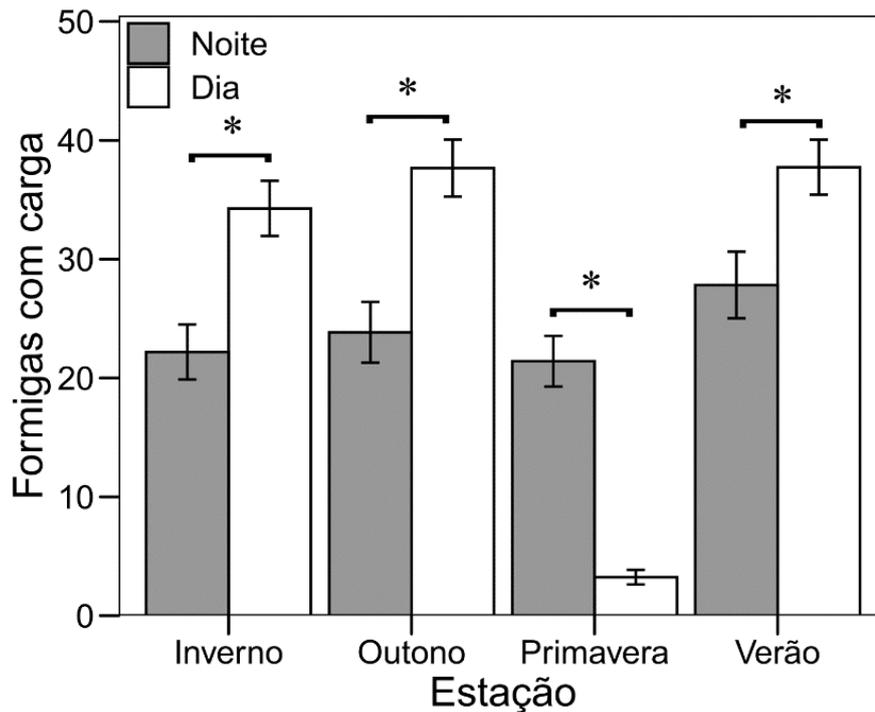


Figura 2. Número médio de cargas carregadas por *A. laevigata* de dia e a noite em cada estação do ano em plantios de eucalipto no Cerrado. * Significativo a 0.05 pelo teste qui-Quadrado χ^2 .

As formigas coletaram fragmentos em boa parte do dia no inverno, outono e verão, mesmo que em alguns horários com menor registro. O total de horas de forrageamento no inverno, outono, primavera e verão foi de 41.4, 40.4, 18.0 e 44.2 horas, respectivamente para um total de 48 horas de observações no campo.

O número de cargas nas estações do ano foi influenciado positivamente pela variação da temperatura ($F= 11.075$; $p<0.001$). O maior número de cargas foi verificado no verão sob temperatura entre 25° e 30°C (Figura 3). A variação da umidade relativa do ar influenciou negativamente o número de cargas nas estações ($F= 31.247$; $p< 0.001$). O maior número de cargas foi verificado quando a umidade relativa do ar estava entre 70 e 80% (Figura 4).

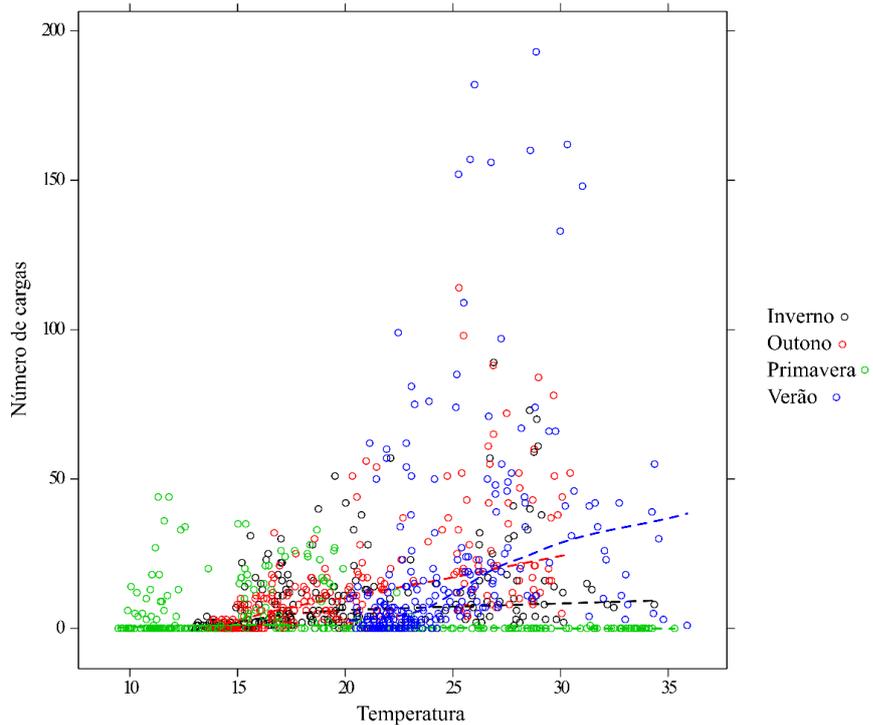


Figura 3. Número de cargas retornando para o ninho em função da temperatura (°C) nas estações.

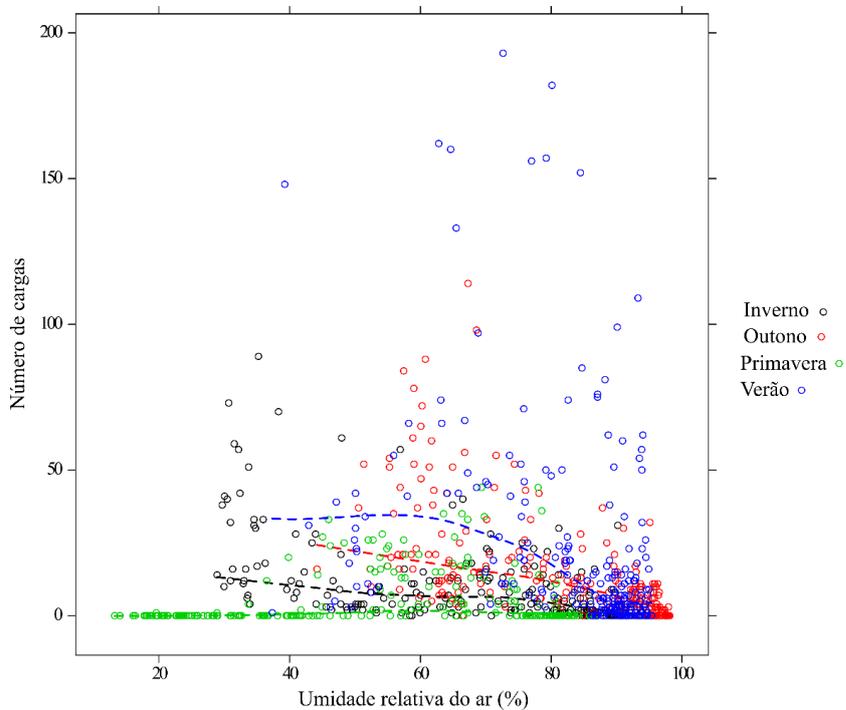


Figura 4. Número de cargas retornando para o ninho em função da umidade relativa do ar (%) nas estações.

A quantidade estimada de biomassa carregada no inverno começa a aumentar a partir das 11h da manhã, diminuindo após as 22h da noite, com pico maior às 15h e 21h. No outono, a estimativa de biomassa coletada aumenta às 11h da manhã, diminuindo a partir das 22h da noite, com pico de biomassa maior entre às 16 e 17h. Enquanto que na primavera a estimativa de aquisição de biomassa foi bem inferior durante as horas do dia comparada com outras estações e por fim no verão apresentou um comportamento intenso de forrageamento durante as horas do dia, sendo superior a 0.4 kg em quase todos os horários, com intensidade maior às 14:00h no período diurno e no período noturno às 22h, apresentando tanto hábito diurno quanto noturno (Figura 5).

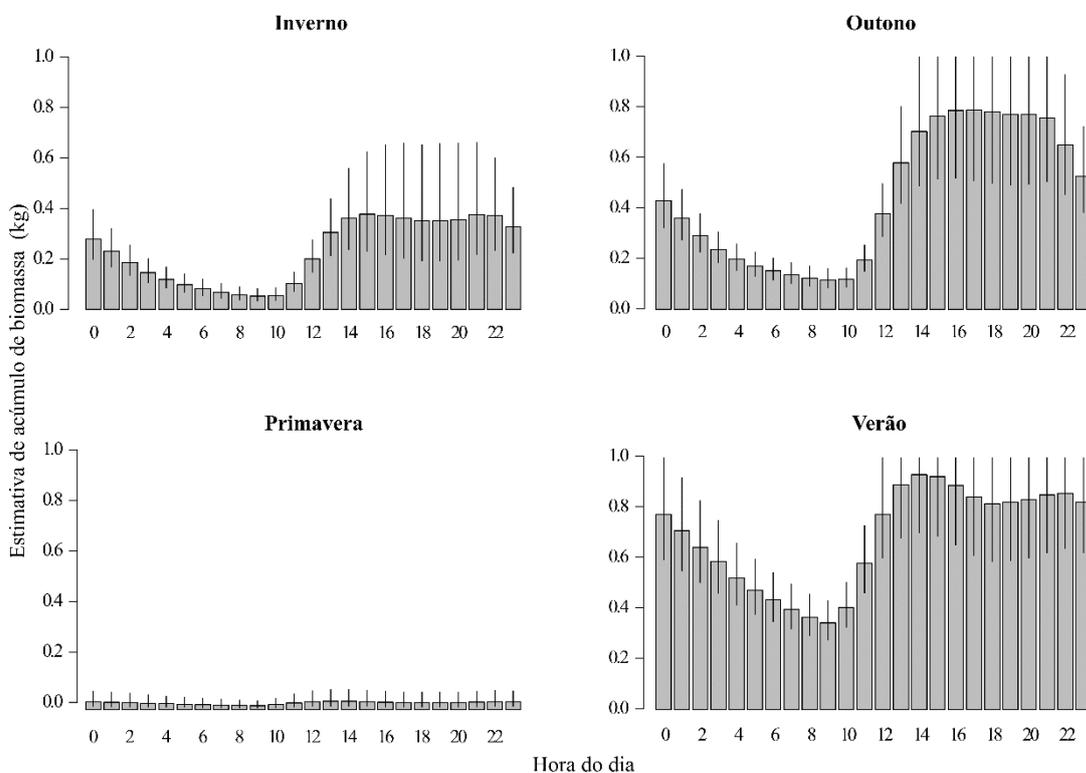


Figura 5. Estimativa do acúmulo de biomassa seca carregada por *A. laevigata* entre as horas do dia em plantios de eucalipto no Cerrado.

A média de biomassa seca diferiu entre as estações ($t=23.011$; $p>0.001$). A estimativa da biomassa seca coletada por trilha de um ninho de *Atta laevigata* de 72.87 m² foi maior no verão e menor na primavera com valores de aproximadamente 16 kg e 1kg, respectivamente. O acúmulo médio de biomassa anual para uma trilha ativa de um

ninho de *Atta laevigata* de 72.87 m² foi de 33 kg, variando entre 24 a 48 kg (Figura 6). A estimativa anual de forrageamento de biomassa fresca (úmida) foi 78.57 kg (variando de 57.14 a 114.28 kg) para uma trilha ativa, uma vez que a porcentagem de água das folhas de eucalipto foi de 57,68% (Tabela 2). *A. laevigata* acumulou mais biomassa seca relacionada com a média de temperatura próxima de 25°C no verão e a umidade relativa próxima de 70% (Figura 6).

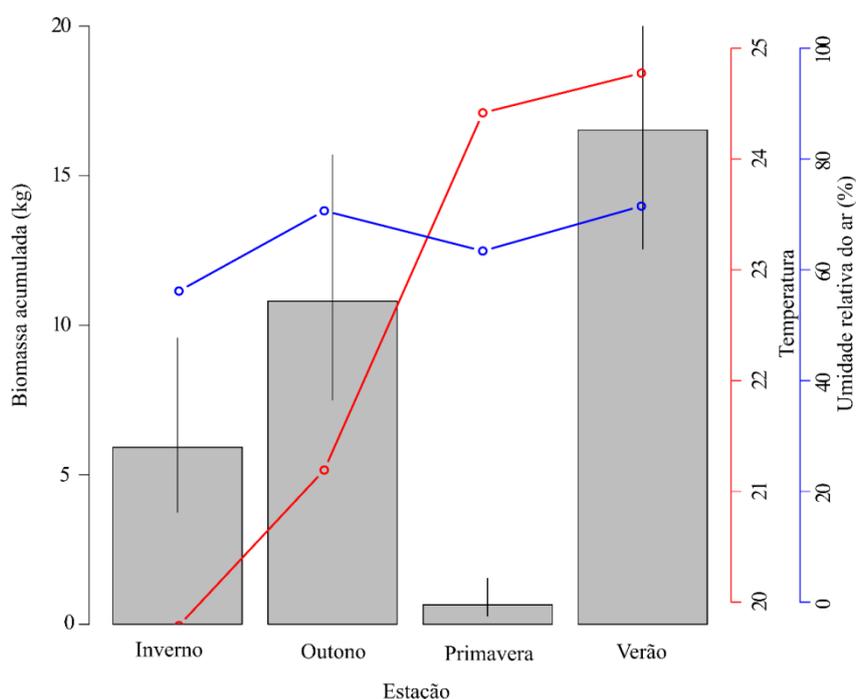


Figura 6. Acúmulo de biomassa seca em Kg, médias das temperaturas e umidade relativa do ar (%) em cada estação.

A massa média fresca, seca e de carbono das plantas foi de 10,92; 4,62; 2,44 kg, respectivamente (Tabela 2). Dessa forma, pode-se inferir que cada trilha mais ativa de um ninho de *Atta laevigata* de 72.87 m² forrageia uma biomassa foliar de 7,14 árvores por ano.

As porcentagens de carbono dos fragmentos foram próximas entre as estações, com valores de 54, 52, 52 e 51% para inverno, outono, primavera e verão, respectivamente. O carbono forrageado pelas formigas foi diferente entre as estações ($F=24.37$; $P<0.001$), com maior média no verão de 8,2 kg e menor na primavera com 0.5 kg (Figura 7). O acúmulo anual de carbono forrageado para uma única trilha ativa de um

ninho de *Atta laevigata* de 72.87 m² foi de 17kg de carbono, variando entre 12 e 25 kg. Em relação ao forrageamento de carbono o valor corresponde ao estocado em 6.96 árvores por ano.

Tabela 2. Massa foliar (Kg), carbono e teor de água (%) de cinco árvores de eucalipto não atacadas por formigas cortadeiras. Curvelo- MG. 2019.

Massa (Kg) e (%) de umidade das folhas	Planta1	Planta2	Planta3	Planta4	Planta5	Média
Folhas Frescas (Kg)	10,35	11,47	8,14	13,00	11,65	10,92
Folhas Secas (Kg)	4,39	5,00	3,38	5,60	4,74	4,62
Carbono das folhas (Kg)	2,36	2,65	1,76	2,98	2,47	2,44
Teor de água (%)	57,51	56,37	58,40	56,84	59,26	57,68

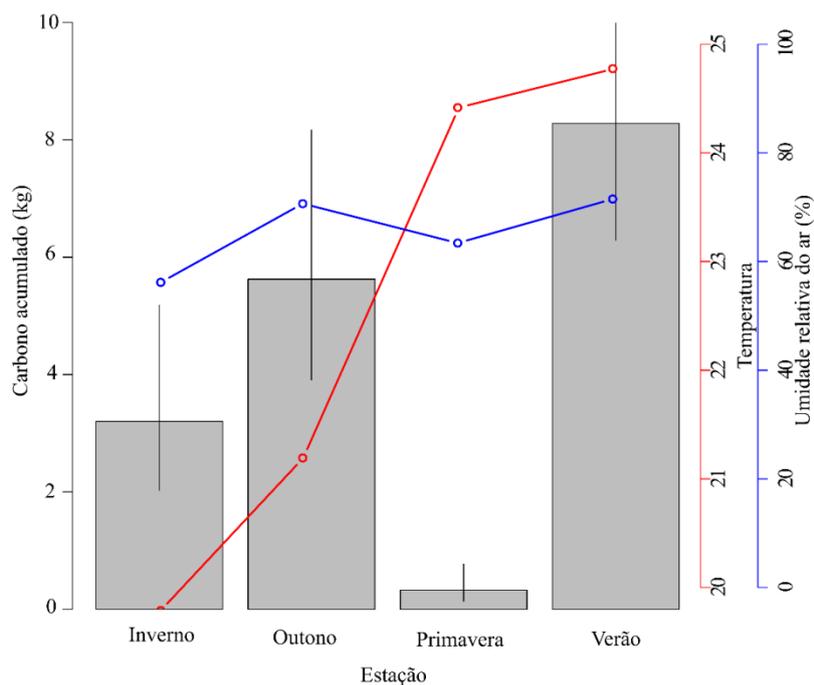


Figura 7. Acúmulo de carbono em Kg acompanhado pelas médias das temperaturas e umidade relativa do ar (%) entre as estações.

4. DISCUSSÃO

Ocorreu maior número de cargas no verão e também o maior número de cargas aconteceu no período diurno na maioria das estações do ano. As estações do ano influenciaram na folhagem de eucalipto, onde apresentou uma redução do teor de água na folhagem e nutrientes, alterando o recurso adquirido por uma colônia em uma determinada época do ano, resultando diretamente da intensidade e duração da atividade de forrageamento durante um determinado tempo (Farji-Brener, 1993; Cole et al. 2008). A seleção e carregamento de material vegetal pelas formigas cortadeiras envolve elevado custo energético tornando cada vez mais oneroso em ambiente com condições bióticas e abióticas desfavoráveis (Jofré & Medina 2012; Rytter & Shik, 2016).

O maior número de cargas no verão, supostamente pode ser atribuído pela maior disponibilidade de material vegetal nessa estação (Shepherd, 1985). As formigas cortadeiras forrageiam partes mais jovens das plantas pela facilidade de corte e também por serem ricas em nutrientes necessários ao fungo simbionte e pelas mesmas conterem baixa concentração de compostos secundários tóxicos (Rockwood, 1975; Hubbell et al. 1984; Rockwood & Hubbell, 1987; Wirth et al. 2003). No entanto, Costa et al. (2019) observam que colônias de *A. laevigata* focaram seu forrageamento por meses consecutivos em espécies de plantas com baixa disponibilidade de folhas jovens em uma Savana brasileira (Cerrado). Essa espécie mostrou ser mais seletiva à medida que o recurso selecionado era mais distante do ninho, mudando suas respostas de palatabilidade pela disponibilidade de recursos ao longo do ano, mostrando um aumento no forrageamento durante o verão, onde a folhagem estava rica em nutrientes.

Essa seleção de material vegetal é favorável para o cultivo do fungo e pode evidenciar que as formigas podem aprender com os odores associados ao recurso quando realizam a atividade de recrutamento (Roces, 1990; Fowler & Schindwein, 1994). O recurso disponível no ambiente pode influenciar a dinâmica do forrageamento das formigas cortadeiras. Uma colônia pode consumir quantidades e diferentes tipos de material vegetal, desde pequenos galhos, pétalas de flores, folhas secas, folhas jovens cortadas e não cortadas (Bochynek et al. 2017a). A disponibilidade de recurso vegetal pode estar intimamente relacionada com a estação do ano em um determinado ambiente.

A precipitação pluviométrica superior no verão em comparação a outras estações pode ter influenciado negativamente o máximo carregamento de fragmentos nessa estação. Segundo Röschard & Roces (2002) a chuva pode perturbar as formigas ou

aumentar o peso das cargas transportadas, assim afetando o movimento e a estabilidade das formigas quando as mesmas retornam para o ninho. Farji-Brener et al. (2018) observaram que as cargas e formigas umedecidas com gotas de água, acabavam interferido no carregamento dos fragmentos com maior frequência do que as que não eram umedecidas, enquanto que a proporção de formigas que deixavam cair suas cargas foi baixa e semelhante antes e depois da aplicação de água nas trilhas. Outro fator pode influenciar o forrageamento das formigas cortadeiras é a velocidade do vento. Alma et al. (2017) observaram que à medida que a velocidade do vento no nível do solo aumentava de 0 para 2 km/h, diminuía o tamanho médio dos fragmentos. Nas observações de Rockwood, (1975) as chuvas interferiram no retorno da maioria das formigas que retornavam até o ninho, cessando o forrageamento por várias horas. A alteração no ritmo de forrageamento pode estar relacionada às condições indiretas de queda de pressão, resultando em chuvas e ventos fortes, como foi o observado em *Atta sexdens* (Suijimoto et al. 2019).

A forte influência da baixa precipitação e baixos índices de porcentagens de umidade relativa do ar podem também alterar a composição fenológica das plantas. Em áreas naturais e áreas de plantio de eucalipto, onde predomina *A. laevigata*, a variação de recurso pode ser superior comparando ambientes, muitas vezes na estação seca pode ocorrer a maior disponibilidade de pequenos galhos secos e folhas localizadas no chão próximo dos ninhos (Munique & Calixto, 2018).

Munique & Calixto (2018) compararam a variação espaço-temporal do peso dos fragmentos carregados de *A. sexdens* e *A. laevigata*. Na estação chuvosa e na seca *A. laevigata* removeu fragmentos mais pesados comparada com *A. sexdens*. O maior número de cargas no verão e inverno com características distintas da modificação fenológicas do eucalipto pode dar suporte para entender como em diferentes estações é caracterizado o máximo forrageamento desta espécie de formiga (Welch et al. 2020). A fenologia das plantas é fortemente influenciada pelo microclima (diferenças de temperatura, fotoperíodo, precipitação e umidade) que são fatores essenciais para variação nas plantas (Dahlgren et al. 2007). Esses resultados podem indicar que as mudanças climáticas podem mudar as interações planta-formiga.

Na primavera o número de cargas foi bem inferior, mesmo com condições de temperatura e umidade relativa parecidas com o verão. O menor número nesta estação pode ser explicado pelo comportamento próximo da revoada, no qual a energia gasta pela

colônia é destinada para criação de futuras rainhas e machos alados, ou seja, o maior gasto energético que era destinado a atividade de forrageamento passa a ser transferido em boa parte para a revoada e para criação e cuidado parental das novas proles. Parte da energia também pode ser gasta pelas operárias na atividade de alargamento dos olheiros que ocorre dias antes do período de revoada para o fluxo máximo de saída de machos e rainhas (Autuori, 1941). Estudo realizado por Lewis et al. (1974), verificaram o número de cargas durante o dia e noite de formigas durante as estações do ano, observaram que o maior número de cargas a noite na primavera em relação a outras estações, isso pode responder a possibilidade de compensação máxima de forrageamento.

Atta laevigata forrageou no período diurno e noturno, com predominância no primeiro. Essa variação foi observada por Farji-Brener (1993) na Venezuela com picos no início da noite na estação seca e na época úmida no período da tarde. O mesmo padrão foi observado na atividade de forrageamento predominantemente noturna durante a estação seca e diurna durante a estação chuvosa (úmida) para a espécie *Atta laevigata* (Vasconcelos et al. 2006). Demonstrando que o comportamento de forrageamento pode ser alterando entre espécies e estações do ano, pois as variáveis climáticas são de suma importância no processo de forrageamento das formigas.

Algumas espécies têm o ritmo de atividade dependente da estação do ano. *Atta colombica* e *Atta cephalotes* diferem na quantidade de fragmentos e suas respostas as épocas do ano são idênticas e ambas as espécies forrageiam mais à noite durante a estação seca e no período chuvoso com frequência maior no período do dia na Costa Rica (Rockwood, 1975). O mesmo foi encontrado para *Atta colombica* que apresentou ritmo semelhante comparado com nossos resultados com picos máximos de carregamento no período diurno, mas de modo geral ao longo do ano, ocorreu intensamente durante o período entre o final da tarde e o início da noite (Wirth et al. 1997). Para a espécie *Atta cephalotes* foi observado próximo do anoitecer (Lewis et al. 1974) e a espécie *Atta sexdens* foi característico o forrageamento preferencialmente noturno em plantios de eucalipto na Mata Atlântica (Cerqueira, 2012) e no Cerrado (Abreu, 2015). Isso mostra que, embora os estudos tenham ocorrido em locais completamente diferentes, com temperatura, umidade relativa e velocidade do vento diferente, a mesma espécie tem preferência de forragear próximo ao anoitecer.

Em nossos resultados a variação da temperatura influenciou a dinâmica de biomassa estimada acumulada pelas formigas entre as horas nas estações do ano,

mostrando aumento do forrageamento associado a elevação da temperatura, com máximo ocorrendo em 25°C em períodos da manhã e noite. As formigas podem forragear o dia todo, mas alguns fatores, como temperatura, umidade relativa do ar, duração de fotofase, precipitação elevada, necessidades nutricionais das colônias e tamanho do ninho podem influenciar na mudança de ritmo de atividade. O fator temperatura é indicador forte de mudanças no comportamento das formigas. No entanto, a temperatura não foi o único fator que afetou o maior carregamento de folhas, na comparação entre manhã e noite, no qual as temperaturas foram semelhantes, o maior acúmulo aconteceu durante o período da manhã, pelo fato das formigas utilizarem melhor as dicas visuais (Welch et al. 2020).

A. laevigata mostrou ser bem adaptada a uma gama ampla de temperatura, como foi observado o forrageamento tanto no período diurno quanto no noturno na maioria das estações do ano. Altas temperaturas podem acarretar a fácil perda de água em insetos, pelo fato de serem ectotérmicos (Frazier et al. 2006; Gunderson & Leal 2015). O efeito da temperatura pode auxiliar as colônias na seleção do tamanho das operárias recrutadoras, portanto, em temperaturas mais elevadas, é frequente ocorrer operárias maiores do que menores, pelo fato das últimas perderem água facilmente para o meio externo (Chong & Lee, 2009). A temperatura está diretamente relacionada ao custo energético na realização das atividades de exploração do recurso.

As variações de temperatura do ambiente podem fornecer pistas para a exploração do recurso vegetal ideal das formigas cortadeiras. O forrageamento nas condições de temperatura favorável pode permitir o aprendizado de uma fonte de calor associada ao recurso e isso pode ser um forte indício de adaptação desses insetos (Kleineidam et al. 2007). Algumas estruturas fisiológicas, como receptores neurais, podem ser responsáveis pela percepção de fontes de calor, e desta forma as formigas têm a capacidade de perceber as variações de temperaturas no ambiente (Kleineidam & Tautz, 1996). Essa percepção de temperatura ideal para o forrageamento pode ter sido percebida por *A. laevigata* no momento do dia em que os maiores valores de cargas e biomassa forrageadas foram em temperatura próxima de 25°C no verão.

A variação do forrageamento máximo entre as horas pode estar diretamente relacionada ao custo energético das operárias em poder realizar a atividade desde a seleção do recurso até a entrega do material no interior dos ninhos. Além dos fatores climáticos, outras influências podem mudar drasticamente o manuseio do material vegetal, como por exemplo, a presença de obstáculos nas trilhas de forrageamento (Alma

et al. 2019), a frequência maior de colisões entre formigas com cargas e sem carga, que pode diminuir a eficiência de forrageamento (Bouchebti et al. 2015) e o efeito do gradiente (declives baixos e altos) das trilhas, que pode alterar as taxas de transporte de cargas (Lewis et al. 2008). Essas mudanças podem alterar a otimização de forrageamento de uma colônia por meio do forrageio individual de pequenas cargas que maximizem a taxa de forrageamento em nível de colônia (Burd, 2002).

Praticamente todo o período de 48 horas de avaliação havia a presença de operárias em atividade de forrageamento no plantio de eucalipto, diferente de outras espécies de formigas cortadeiras que forrageiam apenas no período diurno ou noturno, como constatado para *Atta sexdens* em plantios de eucalipto (Cerqueira, 2012; Abreu, 2015). É comum observar a partição temporal da atividade de forrageamento entre espécies de formigas cortadeiras na América do Sul, e o ritmo de forrageamento pode depender de um ciclo circadiano definido por esses insetos (Lewis et al. 1974). Nossa hipótese para explicar a atividade constante de forrageamento de *Atta laevigata* é que as forrageiras dessa espécie são mais resistentes a temperaturas extremas que outras espécies, por ser adaptada a ambientes abertos de savana (Cerrado).

O forrageamento durante o dia todo já foi encontrado por Cherret, (1968), com os menores fluxos de formigas de *Atta cephalotes* por volta do meio dia, horário com maior valor de temperatura registrado. Welch et al. (2020) descobriram que a velocidade das operárias de *Atta colombica* retornando para o ninho com folhas aumentou em temperaturas mais altas durante o dia, possibilitando o maior acúmulo de biomassa durante os períodos mais quentes do dia. Essa presença constante no forrageamento pode acarretar grandes prejuízos as áreas de eucalipto, pela forte presença dessa espécie ativamente no campo independente da temperatura ou horário do dia.

Atta laevigata acumulou mais biomassa seca no verão com média de temperatura próxima de 25°C. O maior acúmulo de biomassa por formigas cortadeiras nessa temperatura já foi relatado para a espécie *Atta sexdens* (Angilleta et al. 2007; Giesel et al. 2013; Abreu, 2015). O mesmo não ocorreu na primavera, apesar da temperatura ser um pouco semelhante a estação de verão. Apesar da diferença de temperatura ser sutil entre as estações, esse fator pode ser limitante para o forrageamento de algumas espécies de formigas cortadeiras (Viana et al. 2004; Giesel et al. 2013; Tizón et al. 2014). O aumento ou redução de 4,5°C na temperatura impacta os níveis de atividade locomotora de formigas cortadeiras, como relatado para *Acormyrmex lobicornis* (Tizón et al. 2014;

Nobua-Behrmann et al. 2017) e *Acromyrmex striatus* (Nobua-Behrmann et al. 2017). Demonstrando que temperaturas baixas tem impacto direto no forrageamento das formigas independentemente da sua espécie.

A umidade relativa do ar pode alterar as taxas de forrageamento das formigas cortadeiras. Em nossos resultados o maior acúmulo de biomassa foi no verão sob a maior média encontrada em outras estações do ano, com 70% UR. Nos resultados de Abreu, (2015) o aumento da umidade relativa do ar influenciou o aumento de formigas com cargas em plantio de eucalipto em quatro diferentes biomas brasileiros, sob umidade relativa acima de 60%. Enquanto que nas observações de Cerqueira, (2012) o maior fluxo de formigas retornando para o ninho foi na faixa entre 80 e 92%. No entanto, Giessel et al. (2013) não encontrou relação da variação da umidade relativa na atividade de forrageamento da espécie *Atta sexdens piriventris* no sul do Brasil.

As variações da umidade relativa do ar podem influenciar o forrageamento de formigas cortadeiras pelos teores de água nas folhas selecionadas. A seleção pelas operárias pode ser guiada pelo comportamento do fungo simbiote tanto para o forrageamento externo como na incorporação do material vegetal, influenciando na manutenção e ambientação das condições favoráveis para sua sobrevivência nas câmaras. Roces & Kleineidam, (2000) observaram que as trabalhadoras conseguiam diferenciar entre teores baixos e altos de umidade (14% e 84%) nas câmaras de fungo em laboratório. Enquanto Ribeiro & Navas, (2007) observaram que colônias de *Atta sexdens* acumulavam fragmentos de folhas na entrada do ninho e as cobriam com jardins de fungos para haver um aumento da umidade dentro dos ninhos. Portanto, o forrageamento máximo em condições de umidade relativa alta do ar no ambiente pode ser um fator favorável para o maior acúmulo de biomassa.

A estimativa de biomassa seca total da vegetação coletada ao longo de 1 ano foi de 33 kg por trilha ativa. Como a porcentagem de água das folhas de eucalipto foi de 57,68%, estima-se que isso corresponda a uma biomassa de vegetação fresca de 78,57kg/ano por trilha ativa, com variação mínima e máxima de 57,14 e 114,28 kg, respectivamente. Caldato et al. (2016) encontraram valores semelhantes aos nossos comparando acúmulo de biomassa em todas as trilhas ativas de dois ninhos de *Atta capiguara*, e o seu modelo produziu uma quantidade estimada de biomassa seca total de 36,85 kg com a porcentagem de 74% de proporção de água dos fragmentos, chegaram ao resultado de 152,08 kg de biomassa de vegetação fresca para ninhos com tamanhos

iniciais de 34,31 e 8,40 m², respectivamente. Embora que o forrageamento de biomassa seca tenha demonstrando resultados semelhantes, o mesmo não apresenta teor nutricional adequado para as formigas devido a estação do ano.

Na literatura, os cálculos de estimativas de biomassa anual coletada pelas formigas cortadeiras na região Neotropical toma como base a coleta de fragmentos carregados em alguns minutos e esse valor acumulado no tempo é extrapolado para o dia inteiro e em seguida para o ano todo. Essa extrapolação pode ser perigosa para as análises, pelo fato de negligenciar as variáveis ambientais, como temperatura, umidade relativa do ar, além de fatores como as necessidades internas da colônia durante o ano e principalmente os horários que não ocorrem o forrageamento. É notório que ninhos maiores acumulam mais biomassa que ninhos menores, pelo fato de serem mais desenvolvidos e apresentar maior número de indivíduos (Abreu, 2015). Essa correlação entre o tamanho do ninho e a biomassa consumida pelas formigas cortadeiras foi observado por Costa et al. (2008) em uma savana brasileira (Cerrado). Viana et al. (2004) também observaram que um ninho de 272,69 m² coletou três vezes o valor coletado pelo ninho de 7,06 m² de *Atta laevigata* com aproximadamente 0,9713 gramas e 0,2752 gramas, respectivamente. Resultados extrapolados de biomassa acumulada em um ano por *Atta laevigata* em uma savana brasileira (Cerrado) variou entre 51 a 500 kg/ano, comparando dados coletados de oito colônias durante intervalos de 15 dias em um ano com o censo de 89 colônias ativas variando de 2 a 37,50 m² o tamanho dos ninhos (Costa et al. 2008). Neste estudo a estimativa anual de biomassa coletada pelas formigas foi de 33 kg, observando um aumento de forrageamento em determinadas estações do ano.

Nossos resultados de biomassa anual são diferentes comparados com outras espécies e em outros ambientes. Em uma floresta secundária o acúmulo de biomassa anual de *Atta colombica* foi calculado a partir das taxas mensais do número de fragmentos de folhas de todas as colônias em relação a taxas de deposição de resíduos, assim encontraram acúmulo de 266 kg de biomassa seca/colônia/ano em ninhos com média de 22 m² durante o período de 15 meses de estudo. Enquanto *Atta opaciceps* em ambiente de Caatinga acumulou 19,19 kg de biomassa por mês durante a estação seca e 15,97 kg de biomassa na estação chuvosa, com total anual de (243,79 kg/colônia/ano) com tamanho médio dos ninhos de 38,67 m² (Siqueira et al. 2018).

O forrageamento de carbono foi semelhante ao de biomassa uma vez que não houve diferença entre o teor de carbono nos fragmentos nas estações do ano. A

intensidade de forrageamento de formigas pode favorecer o processo inicial de sequestro de carbono abaixo do solo, mas ainda existem poucas informações sobre como as formigas mantêm o carbono incorporado no fungo e nas câmaras de lixo, até porque uma parte desse carbono é liberada pela colônia através da ventilação do ninho, como forma de equilíbrio do balanço do nível de oxigênio e CO₂ no interior do ninho, confirmando também como fontes de emissões de CO₂ (Halboth & Roces, 2017).

A biomassa forrageada pelas formigas não é composta somente por carbono, mas por inúmeros elementos que participam da dinâmica de nutrientes, como por exemplo, nitrogênio, potássio, fósforo. A presença desses elementos pode influenciar o teor de matéria orgânica no solo com a incorporação do carbono associado a esses elementos, por exemplo, o nitrogênio (Batjes, 2014). No verão constatamos valores maiores de acúmulo de carbono, e nesta estação existe uma grande proporção de folhas jovens, que são mais atraentes para a formiga, e em alguns estudos as partes jovens apresentam concentrações elevadas de N, P, K, que são elementos essenciais para a manutenção fisiológica ideal de uma planta. A espécie *A. laevigata* já foi constatada selecionando folhas com base em seus níveis elevados de nitrogênio, o que pode estar diretamente relacionado à boa manutenção do fungo cultivado por *A. laevigata* (Mundim et al. 2009).

Os herbívoros, principalmente cupins e formigas, conseguem transportar grande quantidade de biomassa para o subsolo, geralmente esses insetos desempenham papel importante na decomposição de lixo de alta qualidade nos perfis dos solos onde predominam. Muitos estudos indicam que formigas cortadeiras afetam a fertilidade do solo e a ciclagem de nutrientes, concentrando grandes quantidades de matéria orgânica nas câmaras de lixo subterrâneas ou externas ao ninho (Pirk & Farji-Brener 2013; Farji-Brener & Werenkraut, 2017).

A relação do efeito herbivoria com componentes responsáveis pelo processo de acúmulo de carbono pode ser positiva, negativa ou neutra, por exemplo, até que ponto é viável manter colônias com a função de acúmulo de carbono durante determinado tempo? Paiva (2018) verificou que nível de desfolha de 25% por formigas cortadeiras em plantio de eucalipto não interfere na produtividade da cultura, ou seja, até esse nível as plantas toleram o efeito herbivoria das formigas sem causar problemas fisiológicos drásticos. A herbivoria em taxas leves durante um tempo pode favorecer indiretamente o processo de produção de matéria orgânica através da acumulação de biomassa no interior e na superfície do solo disponibilizando para as plantas (Silva & Vasconcelos, 2011).

As mudanças causadas por herbívoros na comunidade de plantas podem gerar feedback positivo para o ciclo de carbono e nutrientes, isso implicaria em serviços ecológicos importante para o uso desses insetos para a manutenção de carbono e outros nutrientes no ambiente onde predominam (Hobbie, 1992). O feedback positivo através do acúmulo de biomassa causado pela desfolha tolerável nas árvores pode resultar em maiores taxas de ciclagem de nutrientes, manutenção de carbono e liberação de gases de efeito estufa na incorporação desse material no interior dos solos, e por fim disponibilizar nutrientes para a regeneração das plantas (Bruyn et al. 1990; Meyer et al. 2013; Wells et al. 2017).

5. CONCLUSÃO

Os maiores valores de carga foram encontrados entre 25 e 30°C e umidade relativa do ar entre 70 e 80% no verão. Nessa estação o maior forrageamento pode ter ocorrido pelo fato das folhas estarem nutricionalmente mais adequadas e com teor mais elevado de água, o que as torna mais atraentes para as formigas e para melhor desenvolvimento do fungo.

O número de cargas foi afetado pelas horas do dia entre as estações, com maior frequência de forrageamento no período no inverno, outono e verão, contrariando nossa hipótese.

O maior acúmulo de biomassa seca e carbono ocorreram no verão. A média de temperatura de 25°C e umidade relativa do ar próximo de 70% favoreceram o melhor forrageamento de *A. laevigata* nesta estação. No entanto na primavera que também apresentou praticamente as mesmas condições climáticas comparada com o verão, observamos menores valores de biomassa acumulada. Portanto podemos supor que na primavera o forrageamento pode ter sido influenciado por necessidades internas da colônia, como a necessidade nutricional ou pelo período reprodutivo de pré-revoada.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a imensa colaboração de Carlos Souza em todas as coletas realizadas no campo e grande ajuda da técnica de laboratório Eliana Andrade. Esta pesquisa foi financiada pela CAPES, CNPq (Processo - 409719/2016-1) e Vallourec Florestal.

6. REFERÊNCIAS

- Abreu, C.S. (2015) Forrageamento diário e sazonal de *Atta sexdens* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais nos biomas brasileiros. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Lavras (UFLA), 2015. 78 p
- Alma AM, Farji-Brener AG, Elizalde L, 2017. A Breath of fresh air in foraging theory: The importance of wind for food size selection in a central-place forager. *Am. Nat.* 190, 410–419.
- Alma AM, Farji-Brener AG, Elizalde L, 2019. When and how obstacle size and the number of foragers affect clearing a foraging trail in leaf-cutting ants. *Insectes Soc.* 66, 305–316.
- Alves JB, Zanuncio JC, Galo M V, et al., 1997. Paralisação de forrageamento e controle de *Atta laevigata* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) com Mirex-S (sulfluramida) em duas metodologias de medição de formigueiros. *Rev. Arvore* 21, 141–146.
- Alves JB, Zanuncio JC, Torres JB, Galo M V, 1996. Métodos de distribuição de isca granulada em formigueiros de *Atta laevigata* (F. Smith). *Rev. Arvore* 20, 111–116.
- Angilletta MJ, Wilson RS, Niehaus AC, Sears MW, Navas CA, Ribeiro PL, 2007. Urban physiology: City ants possess high heat tolerance. *PLoS One* 2, e258.
- Autuori M, 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera-Formicidae) I. Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). *Arq. Inst. Biol.*
- Batjes NH, 2014. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil Sci.* 65, 4–21.
- Baudier KM, D’Amelio CL, Sulger E, O’Connor MP, O’Donnell S, 2019. Plastic collective endothermy in a complex animal society (army ant bivouacs: *Eciton burchellii parvispinum*). *Ecography* (Cop.).
- Bazzaz FA, Fajer ED, 1992. Plant life in a CO₂-rich world. *Sci. Am.* 266, 68–74.
- Beach RH, Cai Y, Thomson A, Zhang X, Jones R, McCarl BA, Crimmins A, Martinich J, Cole J, Ohrel S, Deangelo B, McFarland J, Strzepek K, Boehlert B, 2015.

- Climate change impacts on US agriculture and forestry: Benefits of global climate stabilization. *Environ. Res. Lett.* 10, 95004.
- Beedlow PA, Tingey D, Phillips D, Hogsett W, Olszyk D, 2004. Rising atmospheric CO₂ and carbon sequestration in forests. *Front. Ecol. Environ.* 2, 315–322.
- Bochynek T, Meyer B, Burd M, 2017a. Energetics of trail clearing in the leaf-cutter ant *Atta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71.
- Bochynek T, Tanner JL, Meyer B, Burd M, 2017b. Parallel foraging cycles for different resources in leaf-cutting ants: a clue to the mechanisms of rhythmic activity. *Ecol. Entomol.* 42, 849–852.
- Bouchebti S, Ferrere S, Vittori K, Latil G, Dussutour A, Fourcassié V, 2015. Contact rate modulates foraging efficiency in leaf cutting ants. *Sci. Rep.*
- Bruyn LAL, Conacher AJ, 1990. The role of termites and ants in soil modification: A review. *Aust. J. Soil Res.* 28, 55–93.
- Burd M, 2002. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol.*
- Caldato N, Forti LC, Bouchebti S, Lopes JFS, Fourcassié V, 2016. Foraging activity pattern and herbivory rates of the grass-cutting ant *Atta capiguara*. *Insectes Soc.* 63, 421–428.
- Cerqueira, VM. Avaliação do período diário e sazonal da atividade de *Atta sexdens* L. (Hymenoptera: Formicidae), em florestas cultivadas. 2012. 51p. Dissertação (Mestrado em Entomologia Agrícola) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.
- Cherrett, JM, 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Animal Ecology*, Oxford, 37(2), 387-403.
- Chong KF, Lee CY, 2009. Influences of temperature, relative humidity and light intensity on the foraging activity of field populations of the longlegged ant, *Anoplolepis gracilipes* (hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 54, 531–539.
- CLIMATED-DATA.ORG. Dados climáticos para cidades mundiais. Disponível em: <<http://pt.climatedata.org/>>. Acesso em: 10 dez. 2019
- Cole BJ, Edwards R, Holbrook CT, Holm L, Heyward J, Wiernasz DC, 2008. Does Foraging Activity Affect foraging success in the western harvester ant (Hymenoptera: Formicidae)? *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101, 272–276.
- Collett NG, Neumann FG, 2002. Effects of simulated chronic defoliation in summer on

- growth and survival of blue gum (*Eucalyptus globulus* Labill) within young plantations in northern Victoria. *Aust. For.* 65, 99–106.
- Costa AN, Vasconcelos HL, Vieira-Neto EHM, Bruna EM, 2019. Adaptive foraging of leaf-cutter ants to spatiotemporal changes in resource availability in Neotropical savannas. *Ecol. Entomol.* 44, 227-238.
- Costa NA, Vasconcelos LH, Vieira-Neto HME, Bruna ME, 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *J. Veg. Sci.* 19, 849–854.
- Dahlgren JP, Von Zeipel H, Ehrlén J, 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *Am. J. Bot.* 94, 1570-1576.
- Dalling JW, Wirth R, 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *J. Trop. Ecol.* 14, 705–710.
- Farji-Brener AG, Dalton MC, Balza U, Courtis A, Lemus-Domínguez I, Fernández-Hilario R, Cáceres-Levi D, 2018. Working in the rain? Why leaf-cutting ants stop foraging when it's raining. *Insectes Soc.* 65, 233–239.
- Farji-Brener AG, Werenkraut V, 2017. The effects of ant nests on soil fertility and plant performance: a meta-analysis. *J. Anim. Ecol.* 86, 866–877.
- Farji-Brener AG, 1993. Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrajeros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) en una sabana tropical. *Rev. Biol. Trop.* 41, 897–899.
- Farji-Brener AGF, Silva JF, 1995. Leaf-Cutting Ant Nests and Soil Fertility in a Well-Drained Savanna in Western Venezuela. *Biotropica* 27, 250–253.
- Fernandez-Bou AS, Dierick D, Harmon TC, 2020. Diel pattern driven by free convection controls leaf-cutter ant nest ventilation and greenhouse gas emissions in a Neotropical rain forest. *Oecologia* 192, 591–601.
- Fowler HG, Schindwein MN, 1994. Influence of natural fragrances on recruitment olfactory conditioning and acceptance of forage material in the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Etologia.* 4, 27-32.
- Frazier MR, Huey RB, Berrigan D, 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: 'Warmer is better'. *Am. Nat.* 168, 512-520.
- Gama DC, Oliveira FF de, Garcia CT, Nascimento Junior JM, 2019. Dispersão de sementes de *Copaifera arenicola* (Caesalpinioideae-Fabaceae) por formigas

- cortadeiras em remanescentes de Caatinga. *Adv. For. Sci.* 6, 843–846.
- Giesel A, Boff MIC, Boff P, 2013. Seasonal Activity and Foraging Preferences of the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens piriventris* (Santschi) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotrop. Entomol.* 42, 552–557.
- Gunderson AR, Leal M, 2015. Patterns of thermal constraint on ectotherm activity. *Am. Nat.* 185, 653–664.
- Halboth F, Roces F, 2017. The construction of ventilation turrets in *Atta vollenweideri* leaf-cutting ants: Carbon dioxide levels in the nest tunnels, but not airflow or air humidity, influence turret structure. *PLoS One.* 12, e0188162.
- Hasin S, Ohashi M, Yamada A, Hashimoto Y, Tasen W, Kume T, Yamane S, 2014. CO₂ efflux from subterranean nests of ant communities in a seasonal tropical forest, Thailand. *Ecol. Evol.* 20, 3929– 3939.
- Herz H, Beyschlag W, Hölldobler B, 2007. Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. *Biotropica* 39, 476–481.
- Hobbie SE, 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.* 7, 336-339.
- Hubbell SP, Howard JJ, Wiemer DF, 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology* 65, 1067–1076.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia, Brasília, DF, Brasil. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=tempo2>. Acesso em: 11 de junho de 2019.
- Jofré LE, Medina AI, 2012. Patrones de actividad forrajera y tamaño de nido de *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera : Formicidae) en una zona urbana de San Luis , Argentina. *Rev. la Soc. Entomológica Argentina* 71, 37–44.
- Kleineidam C, Tautz J, 1996. Perception of Carbon Dioxide and Other ‘Air-Condition’ Parameters in the Leaf Cutting ant *Atta cephalotes*. *Naturwissenschaften* 83, 566–568.
- Kleineidam CJ, Ruchty M, Casero-Montes ZA, Roces F, 2007. Thermal radiation as a learned orientation cue in leaf-cutting ants (*Atta vollenweideri*). *J. Insect Physiol.* 53, 478-487.
- Leal IR, Oliveira PS, 1998. Interactions between Fungus-Growing Ants (*Attini*), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil1. *Biotropica* 30, 170–178.

- Lewis OT, Martin M, Czaczkes TJ, 2008. Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behav. Ecol.* 19, 805-809.
- Lewis T, Pollard G V., Dibley GC, 1974. Rhythmic Foraging in the Leaf-Cutting Ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. Anim. Ecol.* 43, 129.
- Lopes JFS, Brugger MS, Menezes RB, Camargo RS, Forti LC, Fourcassié V, 2016. Spatio-Temporal Dynamics of Foraging Networks in the Grass-Cutting Ant *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini). *PLoS One.* 11, e0146613.
- Meyer ST, Neubauer M, Sayer EJ, Leal IR, Tabarelli M, Wirth R, 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: Topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecol. Entomol.* 38, 497–504.
- Molet M, Péronnet R, Couette S, Canovas C, Doums C, 2017. Effect of temperature and social environment on worker size in the ant *Temnothorax nylanderi*. *J. Therm. Biol.* 67, 22–29.
- Moutinho P, Nepstad DC, Davidson EA, 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84, 1265–1276.
- Mundim FM, Costa AN, Vasconcelos HL, 2009. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomol. Exp. Appl.* 130, 47–54.
- Munique LB, Calixto ES, 2018. Spatial and Temporal Variation of Plant Fragment Removal by Two Species of *Atta* Leaf-Cutting Ants. *J. Insect Behav.* 31, 255–263.
- Nickele MA, Filho WR, Pie MR, Penteadó SRC, 2016. Daily foraging activity of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Sociobiology* 63, 645–650.
- Nobua-Behrmann BE, Lopez De Casenave J, Milesi FA, Farji-Brener A, 2017. Coexisting in harsh environments: Temperature-based foraging patterns of two desert leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Myrmecological News* 25, 41–49.
- Paiva W, 2018. Como a desfolha causada por *atta* spp.(Hymenoptera: Formicidae) afeta as variáveis dendrométricas de eucalipto em biomas e sítios de produtividade ?. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Lavras (UFLA), 2015. 58 p
- Pirk GI, Farji-Brener AG, 2013. Can the nutrient-rich soil patches created by leaf-cutting ants favor plant compensation for foliar damage? A test of the

- compensatory continuum hypothesis. *Plant Ecol.* 214:1059–1070
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R, 2018
- Ribeiro PL, Navas CA, 2007. The leaf-cutting ant *Atta Sexdens* rubropilosa, FOREL, 1908 prefers drier chambers for garbage disposal. *J. Insect Behav.* 20, 19–24.
- Roces F, 1990. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. *Oecologia.* 83: 261–262
- Roces F, Kleineidam C, 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* rubropilosa. *Insectes Soc.* 47, 348–350.
- Rockwood LL, 1975. The Effects of Seasonality on Foraging in Two Species of Leaf-Cutting Ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 7, 176–193.
- Rockwood LL, Hubbell SP, 1987. International Association for Ecology Host-Plant Selection, Diet Diversity, and Optimal Foraging in a Tropical Leafcutting Ant. *Oecologia* 74, 55–61.
- Röschard J, Roces F, 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia* 131, 319–324.
- Rytter W, Shik JZ, 2016. Liquid foraging behaviour in leafcutting ants: The lunchbox hypothesis. *Anim. Behav.* 117:179-186
- Shepherd JD, 1985. Adjusting Foraging Effort to Resources in Adjacent Colonies of the Leaf- Cutter Ant, *Atta colombica*. *Biotropica.* 17(3): 245-252
- Silva LVB, Vasconcelos HL, 2011. Plant palatability to leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) and litter decomposability in a Neotropical woodland savanna. *Austral Ecol.* 36, 504–510.
- Siqueira FFS, Ribeiro-Neto JD, Tabarelli M, Andersen AN, Wirth R, Leal IR, 2018. Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest. *Biotropica.* 50, 779–788.
- Sousa-Souto L, Schoereder JH, Schaefer CEGR, Silva WL, 2008. Ant nests and soil nutrient availability: The negative impact of fire. *J. Trop. Ecol.* 24, 639–646.
- Sujimoto FR, Costa CM, Zitelli CHL, Bento JMS, 2019. Foraging activity of leaf-cutter ants is affected by barometric pressure. *Ethology* 126, 290–296.
- Tedesco M, Gianello C, Bissani C, 1995. Análises de solo, plantas e outros materiais. UFRGS.
- Tizón R, Wulff JP, Peláez DV, 2014. The effect of increase in the temperature on the

- foraging of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera : Formicidae). *Zool. Stud.* 1, 53–40.
- Van Oudenhove L, Billoir E, Boulay R, 2011. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants 1009–1017.
- Vasconcelos HL, Vieira-Neto EHM, Mundim FM, Bruna EM, 2006. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in neotropical savannas. *Biotropica.* 38, 661-665
- Viana LR, Santos JC, Arruda LJ, Santos GP, Fernandes GW, 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. *Neotrop. Entomol.* 33, 391–393.
- Welch LE, Baudier KM, Harrison JF, 2020. Warmer mid-day temperatures increase leaf intake by increasing forager speed and success in *Atta colombica* during the rainy season. *Insectes Soc.* 67, 213-219.
- Wells RL, Murphy SK, Moran MD, 2017. Habitat Modification by the Leaf-Cutter Ant, *Atta cephalotes*, and Patterns of Leaf-Litter Arthropod Communities. *Environ. Entomol.* 46, 1264–1274.
- Wirth R, Beyschlag W, Ryel RJ, Hölldobler B, 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 13, 741–757.
- Wirth R, Herz H, Ryel RJ, Beyschlag W, Hölldobler B, 2003. Herbivory of leaf-cutting ants, *Ecological Studies.* 164.
- Zanetti R, Zanuncio JC, Santos JC, da Silva W, Ribeiro G, Lemes PG, Ribeiro T, Lemes PG, Paiva da Dilva W, 2014. An Overview of Integrated Management of Leaf-Cutting Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian Forest Plantations. *Forests.* 5, 439–454.
- Zanuncio JC, Lemes PG, Antunes LR, Maia JLS, Mendes JEP, Tanganelli KM, Salvador JF, Serrão JE, 2016. The impact of the Forest Stewardship Council (FSC) pesticide policy on the management of leaf-cutting ants and termites in certified forests in Brazil. *Ann. For. Sci.* 24, 1283-1295
- Zanúncio JC, Ribeiro GT, Pereira JMM, Zanuncio T V, 1999. Efeito do desfolhamento causado por formigas cortadeiras em florestas cultivadas. *Naturalia.* 24, 299–304.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM, 2009. *Statistics for biology and health, mixed effects models and extensions in ecology with R, Genetics.*

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ainda pouco se sabe sobre como as formigas podem interferir no ciclo do carbono, no entanto encontramos resultados sobre o fluxo de carbono (entrada e saída) em alguns estudos envolvendo as formigas cortadeiras, portanto é importante que se trabalhe mais para responder algumas questões em aberto sobre como é possível as formigas cortadeiras acumularem carbono e assim podermos estimar a quantidade de carbono acumulado e mantidos por esses insetos abaixo do solo.

De modo geral, a carga, a biomassa e carbono acumulado por *A. laevigata* são afetados pelas variações entre a hora do dia, com frequência maior durante o dia na maioria das estações do ano. A variação diária de temperatura e umidade relativa do ar nas estações pode interferir ou até mesmo favorecer o maior acúmulo de biomassa e carbono. E por fim, podemos futuramente incorporar outras variáveis ambientais e condições internas de ninhos para tornar os resultados mais concisos e precisos futuramente para o modelo de acúmulo de biomassa e carbono.