



IASMIN GOES FROSSARD

**COMO A TEMPERATURA INFLUENCIA A EFICIÊNCIA
DO FORRAGEAMENTO DE *Atta laevigata* (Hymenoptera:
Formicidae)**

**LAVRAS-MG
2023**

IASMIN GOES FROSSARD

**COMO A TEMPERATURA INFLUENCIA A EFICIÊNCIA DO
FORRAGEAMENTO DE *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Ronald Zanetti Bonetti Filho
Orientador

**LAVRAS-MG
2023**

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

Frossard, Iasmin Góes.

Como a temperatura influencia a eficiência de forrageamento
de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) / Iasmin Góes

Frossard. - 2022.

32 p. : il.

Orientador(a): Ronald Zanetti Bonetti Filho.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2022.

Bibliografia.

1. Formigas-cortadeiras. 2. fatores abióticos. 3. operária. I.
Zanetti Bonetti Filho, Ronald. II. Título.

IASMIN GÓES FROSSARD

**COMO A TEMPERATURA INFLUENCIA A EFICIÊNCIA DO
FORRAGEAMENTO DE *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae)**

**HOW TEMPERATURE INFLUENCES THE FORAGING EFFICIENCY OF *Atta
laevigata* (Hymenoptera: Formicidae)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 16 de janeiro de 2022.

Dra. Ronara de Souza Ferreira Châline

Dr. Vincent Jean Louis Fourcassie

USP

UNIVERSITÉ PAUL SABATIER

Dr. Ronald Zanetti Bonetti Filho

**LAVRAS – MG
2023**

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Entomologia, pela oportunidade concedida para realização do mestrado. A agência de fomento: CAPES pela concessão da bolsa de estudos. Aos professores do Departamento de Entomologia da UFLA, pelos ensinamentos transmitidos. Ao meu orientador, Dr. Ronald Zanetti Bonetti Filho pela orientação, paciência, dedicação e seus ensinamentos que foram de grande relevância para a realização deste trabalho e meu crescimento profissional. A Eliana Andrade (Léia), por toda ajuda e ensinamento. Aos colegas de Laboratório de Manejo Integrado de Pragas Florestais, Julia Barbosa, Isabela Alberico, Brenda Silva, Enzo Niza, Mateus e Jéssica Sanches, pelas contribuições. A toda minha família por todo incentivo e apoio. A todos que de alguma forma participaram dessa conquista, muito obrigada!

RESUMO

A dinâmica de forrageamento de formigas cortadeiras varia de acordo com a temperatura, mas isso é pouco conhecido para *Atta laevigata*, uma das mais importantes espécies-pragas no Brasil. O objetivo do trabalho foi avaliar a eficiência do forrageamento da colônia de *A. laevigata* em relação à variação de temperatura, em condições laboratório. Três sub-colônias foram conectadas, por uma mangueira transparente, a uma arena de forrageamento dentro de uma BOD com temperatura de 10°, 22° e 40°C, simulando o ambiente externo. Uma câmera filmadora foi instalada acima da saída da arena de forrageamento, para registrar o forrageamento das formigas durante 12 horas, com cinco repetições por sub-colônia e temperatura. O número de operárias com e sem carga por minuto (formigas/minuto) em ambas as direções, tamanho da cápsula cefálica das operárias recrutadas, velocidade de caminhamento das formigas e massa do material transportado foram mensurados, por temperatura e sub-colônia. As análises dos dados foram realizadas com modelagem GLM e auxílio do software estatístico R. O fluxo de operárias na trilha, peso dos fragmentos transportados pelas formigas e velocidade de caminhamento de operária de *A. laevigata* foram maiores na temperatura ótima ao forrageamento (22°C), porém o tamanho das operárias recrutadas não variou em função da temperatura. A eficiência de forrageamento da colônia foi maior na temperatura de 22°C e reduziu nas temperaturas extremas. Alterações no comportamento das forrageadoras de *A. laevigata* em função da variação de temperatura indicam flexibilidade comportamental permitindo o forrageamento e a manutenção de recursos mesmo em condições extremas. Os resultados são importantes para compreender a ecologia e melhorar o manejo dessa espécie.

Palavras-chave: Formigas-cortadeiras, fatores abióticos, fluxo de formigas, comportamento

ABSTRACT

The foraging dynamics of leaf-cutting ants varies according to temperature, but this is little known for *Atta laevigata*, one of the most important pest in Brazil. The objective of this work was to evaluate the foraging efficiency of the *A. laevigata* colony in relation to temperature variation, under laboratory conditions. Three sub-colonies were connected, by a transparent hose, to a foraging arena inside a BOD with a temperature of 10°, 22° and 40°C, simulating the external environment. A video camera was installed above the exit of the foraging arena, to record the foraging of ants during 12 hours, with five replications per sub-colony and temperature. The number of workers with and without load per minute (ants/minute) in both directions, head capsule size of the recruited workers, walking speed of the ants and mass of transported material were measured, by temperature and sub-colony. Data analyzes were carried out with GLM modeling using the R statistical software. The flow of workers on the trail, weight of fragments transported by the ants and walking speed of *A. laevigata* workers were higher at the optimal foraging temperature (22°C), however, the size of recruited workers did not vary with temperature. Colony foraging efficiency was higher at 22oC and reduced at extreme temperatures. Changes in the behavior of *A. laevigata* foragers as a function of temperature variation indicate behavioral flexibility allowing foraging and maintenance of resources even under extreme conditions. The results are important to understand the ecology and improve the management of this species.

Keywords: Leaf-cutting ants, abiotic factors, ant flow, behavior.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	8
2. OBJETIVOS	9
2.1. Objetivo Geral	9
2.2. Objetivos Específicos	9
3. HIPÓTESES	9
4. REFERENCIAL TEÓRICO	10
5. MATERIAL E MÉTODOS	15
6. RESULTADOS	17
7. DISCUSSÃO	20
8. CONCLUSÃO	22
9. REFERÊNCIAS	23

1. INTRODUÇÃO

As formigas cortadeiras utilizam grande quantidade de material vegetal e forrageiam até longas distâncias para manter a oferta de folhas frescas ao fungo simbiote, utilizado como alimento (CHERRETT, 1968). O forrageamento envolve localização, coleta, exploração da área de forrageamento, seleção, corte e transporte do fragmento vegetal para o interior do ninho para ser utilizado como alimento pelo fungo simbiote (DELLA LUCIA; OLIVEIRA, 1993). A temperatura é um dos principais fatores abióticos capazes de alterar o ritmo diário de forrageamento das operárias (NICKELE et al., 2016; BOLLAZZI; ROCES, 2002), devido aos seus efeitos no consumo de oxigênio, perda de água e custo energético de transporte (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014).

A atividade de forrageamento de diversas espécies de formigas cortadeiras ocorre dentro de uma faixa de temperatura que varia entre 10°C e 40°C (HEBLING-BERALDO, 1978), e valores abaixo ou acima dessa faixa podem afetar o desempenho, alterar sua dinâmica de forrageamento e até mesmo ser letal para esses organismos (COLE et al., 2008; BESTELMEYER, 2008; BOLLAZZI; ROCES, 2002). A vulnerabilidade das formigas cortadeiras às variações das condições climáticas durante suas atividades externas e ao microclima próximo ao ninho e as trilhas de forrageamento (LEWIS; POLLARD; DEBLEY, 1974) requer que elas executem estratégias para minimizar os efeitos dessa variação sobre o seu metabolismo (CALDATO et al., 2016; NICKELE et al., 2016), como aumentar ou diminuir o fluxo de operárias na trilha (ARAÚJO; DELLA LUCIA; PICANÇO, 2004), recrutar operárias maiores em temperaturas extremas, reduzir ou aumentar o peso do fragmento vegetal, alterar a velocidade de caminamento (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014), e alterar o número operárias entrando no ninho transportando material vegetal (NICKELE et al., 2016; CALDATO et al., 2016). De modo geral, o sucesso do forrageamento depende da maneira com que essas estratégias serão executadas pelas operárias (TRANIELLO, 1989), que devem buscar minimizar o tempo gasto e maximizar a energia ganha em todas as etapas deste processo, e dessa forma garantir a eficiência do forrageamento (FOWLER; STILES, 1980; HOUSTON; MCNAMRA, 1985).

Atta laevigata é uma das espécies mais amplamente distribuída em todas as regiões do Brasil e são adaptadas a diferentes condições climáticas (FORTI et al., 2020). Seus ninhos são construídos geralmente em áreas abertas, tendo preferência 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). Por isso, provavelmente essa espécie apresenta uma maior tolerância por temperaturas elevadas do que outras espécies de formigas cortadeiras, que tem o hábito de forragear a noite, evitando altas temperaturas (MARICONI, 1970; RANDO, 2002). No entanto, pouco se conhece sobre os efeitos da temperatura no forrageamento dessa importante espécie, como se pretende avaliar nesse estudo. Os resultados obtidos ampliam o conhecimento sobre a ecologia dessa espécie e poderão melhorar a eficiência de manejo de *A. laevigata*, permitindo direcionar a aplicação de iscas tóxicas em temperaturas mais favoráveis ao forrageamento, aumentando o carregamento para o interior do ninho e reduzindo sua disponibilidade para organismos não-alvo.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

Avaliar o efeito da temperatura na eficiência de forrageamento de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em condições de laboratório.

2.2. Objetivos Específicos

Avaliar o efeito da temperatura no: 1) fluxo de formigas saindo e entrando no ninho com e sem carga; 2) tamanho das operárias recrutadas; 3) velocidade de caminamento das formigas; 4) massa do material transportado; e 5) eficiência de forrageamento da colônia de *A. laevigata* em laboratório.

3. HIPÓTESES

1. O fluxo de operárias de *Atta laevigata* é maior em temperaturas ótimas do que nas extremas, pois o gasto energético para o forrageamento é menor (LIGTHON et al., 1987; TRANIELLO et al., 1984), otimizando a entrada de material vegetal na colônia.
2. Os fragmentos vegetais transportados pelas operárias são mais pesados em temperatura ótima do que nas extremas, pois, o custo energético durante o carregamento desse material é maior em temperaturas desfavoráveis e as operárias tendem a transportar fragmentos mais leves e menores (LIGHTON; BARTHOLOMEW; FEENER, 1987).
3. Operárias maiores são recrutadas para transportar o material vegetal em temperaturas maiores, pois elas possuem uma menor taxa de perda evaporativa, evitando a desidratação (SILVA, 2011). Além disso, formigas maiores se movem mais rapidamente que nas menores (HOOD; TSCHINKEL, 1990).

4. A velocidade de operárias de *A. laevigata* aumenta em temperaturas mais altas e reduz em temperaturas baixas, pois as formigas reduzem o tempo de exposição fora do ninho em altas temperaturas para evitar a desidratação (ANGILLETTA et al., 2007; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014), enquanto as temperaturas baixas impactam negativamente a movimentação desses insetos, reduzindo a velocidade do forrageamento (FARJI-BRENER et al., 2018a).
5. A eficiência de forrageamento da colônia é maior em temperaturas ótimas, pois o fluxo de operárias e a massa total transportada em direção ao ninho serão maiores do que nas temperaturas extremas.

4. REFERENCIAL TEÓRICO

Formigas cortadeiras

As cortadeiras compreendem gêneros *Atta*, *Acromyrmex* e *Amoimyrmex* (Formicidae: Myrmicinae: Attini) apresentam uma ampla distribuição geográfica, existindo em praticamente todos os países do continente Americano sendo que o Brasil apresenta uma das maiores diversidades dessas formigas com destaque para a *Atta sexdens* e *Atta laevigata* (FORTI et al., 2020). Esses insetos apresentam grande importância ecológica, devido às funções que executam (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), como a dispersão de sementes, que são deixadas pelo caminho e muitas vezes, germinam distantes da planta mãe (HANDEL; BEATTIE, 1990). Melhoram as propriedades físicas do solo, devido ao revolvimento e das galerias (FARJI-BRENER; TADEY, 2009), que se formam durante a fundação dos ninhos (MOREIRA et al., 2004). Também ajudam na regeneração de florestas e dispersão de sementes (LEAL et al., 2011), pois aceleram os processos de decomposição de vegetais, participam na fragmentação da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (SOUSA-SOUTO; STERNBERG, 2011; SWANSON et al., 2019).

A grande quantidade e variedade de material vegetal coletado (DELLA LUCIA; OLIVEIRA, 1993) fazem dessas formigas um dos principais pragas na região Neotropical (CHERRETT, 1968). Sua atividade de forrageamento pode impactar fortemente na dinâmica e diversidade de plantas (VASCONCELOS; CHERRETT, 1997; BIEBER et al., 2011). No entanto, esses insetos são considerados as principais pragas da silvicultura, uma vez que eles atacam a planta em qualquer fase do seu desenvolvimento (ZANETTI et al., 2014), e causam efeitos negativos como a morte de plântulas, redução do crescimento das árvores, ou perdas indiretas como diminuição na resistência da planta em relação a insetos e patógenos (ZANETTI et al., 2003; SOUZA; ZANETTI; CALEGARIO, 2011; ZANETTI et al., 2014).

Dentre as espécies de cortadeiras, *A. laevigata* é considerada uma das maiores

importantes espécies do gênero *Atta* (OSTER; WILSON, 1979; MARICONI, 1970; MACKAY, 1986). Ela é popularmente conhecida no Brasil como saúva-cabeça-de-vidro, por apresentar soldados grandes e com a superfície da cabeça e gáster sem pelos e brilhantes, com aparência vítrea (ZANUNCIO et al., 2010). Apresenta ampla distribuição na América do Sul, com predomínio em áreas mais secas (WEBER, 1966; FORTI et al., 2020). Seus ninhos são construídos geralmente em áreas abertas e ela tem o hábito de forragear durante o dia em algumas regiões do Brasil, mas varia de acordo com as estações do ano (VIANA et al., 2004). Por isso, é provável que essa espécie apresente maior tolerância em temperaturas elevadas comparado com outras espécies de formigas cortadeiras, que tem o hábito de forragear a noite evitando altas temperaturas (MARICONI, 1970; RANDO, 2002).

Forrageamento de formigas cortadeiras

As cortadeiras forrageiam fragmentos vegetais como flores, frutos e folhas frescas para cultivarem fungos da espécie *Leucoagaricus gongylophorus*, que são fonte de alimento para essas formigas (HOLLDOBLER e WILSON 1990, 2008). O forrageamento possui várias etapas desde a exploração do ambiente, corte e transporte do material para o interior do ninho (DELLA LUCIA, 1993; RIBEIRO; MARINHO, 2011). Envolve também a tomada de decisão do melhor material a ser coletado, a transferência de informações para outras operárias sobre sua localização e sua qualidade (explicar como corre) (GORDON, 2002). Uma forma de aumentar a eficiência durante o forrageamento é através do uso de trilhas, que é um importante mecanismo facilitador do encontro de recursos pelas operárias (SHEPHERD, 1982). As formigas cortadeiras apresentam uma grande diversidade de estratégias de forrageamento, buscando aumentar a eficiência na busca de substratos (CALDATO et al., 2014) envolvendo atividades individuais e o recrutamento em massa de outras forrageadoras (FOWLER; SAES, 1986).

O forrageamento se inicia com a exploração do ambiente para a busca de materiais vegetais (DELLA LUCIA; OLIVEIRA, 1993), sendo que as formigas cortadeiras se deparam com uma grande diversidade de plantas, e são extremamente seletivas em relação às espécies vegetais que serão escolhidas (ROCKWOOD; HUBBELL, 1987). *Acromyrmex balzani* forrageia material vegetal de acordo com a qualidade do material e as necessidades de seu fungo simbionte (ANDRADE et al., 2020), cessando o forrageamento caso o material seja inadequado para o fungo, mesmo que seja inofensivo para elas (RIDLEY et al., 1996; NORTH et al., 1999).

A escolha do material alimentar é influenciada por inúmeros fatores, que variam desde as características morfológicas, nutricionais, presença de compostos do metabolismo

secundário (WIEMER; ALES, 1981; CHEN et al., 1983), localização do recurso vegetal (CHERRETT, 1968; SCHLINDWEIN, 2004) e até ciclos sazonais da vegetação (ROCKWOOD, 1975). Após a localização do substrato vegetal, as formigas utilizam feromônios para recrutar outras operárias em direção ao recurso alimentar (GORDON, 2002; SHEPHERD, 1982 e CALDATO, 2014b), sendo que o tamanho da operária recrutada varia de acordo com o tamanho do fragmento coletado (WETTERER, 1991). As operárias chegam até o local onde se encontra o recurso, através de trilhas físicas de forma rápida e eficiente (KOST et al., 2005, SHEPHERD, 1982, ROCES, 2002).

O fluxo de formigas nas trilhas de forrageamento é influenciado por fatores climáticos como temperatura, umidade, luminosidade, mas também pela disponibilidade de alimento, ou seja, mesmo que/ as condições climáticas sejam favoráveis, se houver pouco recurso vegetal a taxa de forrageadoras recrutadas pode cair (ESTRELLA, 2018). Após a seleção do substrato vegetal, as operárias cortam o material que será transportado posteriormente, e geralmente esses materiais são cortados por formigas menores (TOLEDO et al., 2016). O corte do material vegetal é influenciado por fatores como: tamanho do ninho (COSTA et al., 2008), vento (ALMA; FARJI-BRENER; ELIZALDE, 2016ab), temperatura e umidade (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014).

Influência de fatores abióticos no forrageamento de formigas cortadeiras

Fatores abióticos como umidade relativa do ar, pressão atmosférica (SUJIMOTO et al., 2020), precipitação pluviométrica (VIANA et al., 2004), vento (ALMA; FARJI-BRENER; ELIZALDE, 2016ab), temperatura (NICKELE et al., 2015; BOLLAZZI e ROCES, 2002; CORRÊA et al., 2016), entre outros afetam o comportamento de forrageamento das cortadeiras, sendo a umidade e a temperatura os principais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Em geral, as formigas forrageiam (procuram e coletam) quando a temperatura ambiente está entre 10°C e 40° C (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), e condições climáticas fora desta faixa podem ser estressantes, pois estão próximos dos limites de tolerância térmica e sobrevivência das formigas (ANGILLETTA et al., 2007; BESTELMEYER, 2008).

Para minimizar os efeitos da variação desses fatores, as operárias podem alterar os padrões de forrageamento, como: o fluxo de operárias na trilha (ARAÚJO; DELLA LUCIA; PICANÇO, 2004), tamanho das operárias recrutadas, comprimento das trilhas usadas pelas operárias, massa do fragmento vegetal, velocidade de caminamento (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014), tempo total de forrageamento individual das operárias (FOWLER; ROBINSON, 1979; KASPARI; WEISER, 2006; CALDATO et al., 2016) e número operárias

entrando no ninho transportando ou não material vegetal, com intuito de obter uma maior eficiência no seu deslocamento e, conseqüentemente, os recursos necessários para atender o fungo simbiote (BOLLAZZI; ROCES, 2011). Além disso, as operárias devem minimizar o tempo gasto e maximizar o ganho de energia em todas as etapas deste processo (FOWLER;STILES, 1980). De modo geral, o sucesso do forrageamento depende da maneira com que essas estratégias serão executadas pelas operárias (TRANIELLO, 1989).

O fluxo de operárias nas trilhas pode ser influenciado reduzir quando a umidade é baixa (SILVA, 2011). Por outro lado, em umidades altas, pode ocorrer aumento do fluxo, uma vez que essas condições podem aumentar a sensibilidade das formigas aos feromônios, estimulando as operárias a saírem para forragear (DEBORA, 2013). Em condições de baixa umidade, as formigas maiores da espécie *A. sexdens* são mais prováveis de serem recrutadas para o transporte de carga, por aumentarem a eficiência das atividades de forrageamento (TOLEDO et al., 2016), e por possuírem uma menor taxa evaporativa (ANDREW et al., 2013; BUJAN; YANOVIK; KASPARI, 2016). O tamanho da formiga recrutada para o transporte, também pode ser influenciado pelo tamanho da trilha; geralmente em trilhas maiores, é mais frequente ocorrência de formigas maiores, quando comparado com trilhas menores (RIBEIRO, 2013). Em um experimento com formigas da espécie *Acromyrmex subterraneus molestans*, as operárias foram mais frequentes em trilhas maiores (2m), quando comparado com trilhas menores (1m) (RIBEIRO, 2013; NICKELE et al., 2015).

Os fatores climáticos também podem influenciar no peso do fragmento vegetal transportado, sendo que as operárias podem reduzir a massa do fragmento com a redução da umidade (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014) uma vez que as cortadeiras ajustam o tamanho do fragmento carregado maximizando a eficiência do forrageamento (BURD, 2000), com isso as formigas podem vir a optar por fragmentos menores e mais secos (LIGHTON; BARTHOLOMEW; FEENER, 1987). A redução no tamanho do fragmento permite também o aumento da velocidade de caminamento das forrageadoras na trilha (CERQUEIRA, 2012; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). Sendo que esse aumento pode compensar a redução na massa do fragmento vegetal coletado e manter a taxa ótima de entrega de recursos para o ninho (RIBEIRO, 2013). Além disso, o aumento da velocidade pode reduzir o tempo de exposição as condições desfavoráveis e conseqüentemente evitam a desidratação (ANGILLETTA et al., 2007; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). A frequência de operárias que saem do ninho, também pode vir a reduzir em umidades baixas (DEBORA, 2013), como forma de evitar a desidratação (ANGILLETTA et al., 2007; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014).

Influência da temperatura no forrageamento de formigas cortadeiras

Os animais ectotérmicos, às variações desse fator, que influencia o seu ritmo diário de forrageamento como as formigas cortadeiras, são incapazes de aproveitar o calor metabólico para manter a temperatura corporal constante e possuem o seu comportamento, fisiologia e distribuição geográfica direcionados pela temperatura (CHERRETT, 1989). Por isso, as formigas são extremamente sensíveis (NEVEN, 2000; PAAIJMANSET et al., 2013; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; JUMBAM et al., 2008). O forrageamento de *A. laevigata* varia em função da temperatura, maior atividade em temperatura em torno de 26°C (ABREU, 2015). Condições climáticas que estejam fora da faixa de temperatura das formigas podem ser estressantes (ANGILLETTA et al., 2007; BESTELMEYER, 2008), podendo perturbar o equilíbrio termodinâmico de macromoléculas, proteínas e lipídios de membrana, levando a uma perda de estrutura e função (DANIEL et al., 2008). O que compromete a eficiência de forrageamento ou até mesmo sobrevivência das formigas (ANGILLETTA et al., 2007; BESTELMEYER, 2008). Tonhasca e Bragança (2000) observaram que as operárias de *A. sexdens*, durante o dia, reduziram a atividade de forrageamento quando as temperaturas atingiram 30°C. Por outro lado, foi observado que operárias de *Acromyrmex crassispinus* não forragearam em temperaturas abaixo de 10°C (NICKELE et al., 2016).

O tamanho das operárias recrutadas varia em função da temperatura, ou seja, operárias de porte médio (largura da cabeça cerca de 2, 2 mm) podem estar mais envolvidas em tarefas que requerem mais tempo fora do ninho, como o forrageamento (WILSON, 1980), por apresentarem uma maior tolerância térmica (LIMA et al., 2022). Além disso, existe também uma plasticidade na seleção do tamanho da carga, sob diferentes condições de temperatura, sendo que operárias das espécies *Atta cephalotes* e *Acromyrmex lobicornis* carregam fragmentos mais leves quando a temperatura está elevada (JOFRÉ; MEDINA, 2012).

O aumento ou redução da velocidade de caminamento das cortadeiras na trilha também é influenciado pela variação da temperatura do ambiente externo (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). Na espécie *Ac. lobicornis* foi relatado um aumento da velocidade na temperatura 25°C chegando a 2,85 cm/seg (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). Já as operárias de *A. cephalotes* quando expostas sob temperatura de 10 a 35°C, tem a sua velocidade aumentada de 1,5 para 3,2 cm/seg, respectivamente (BOLLAZZI; ROCES, 2011). Por outro lado, o aumento da velocidade de transporte de folhas é necessário para manter a taxa ótima de entrega de recursos para o ninho (RIBEIRO, 2013) e também é uma estratégia para reduzir o tempo de exposição das operárias e evitar a desidratação (ANGILLETTA et al., 2007; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014).

O tamanho da carga está intimamente relacionado com a capacidade individual das formigas e também é influenciado pela temperatura (LEWIS; MARTIN; CZACZKES, 2008). Em condições extremas de temperatura, as operárias preferem fragmentos menores e mais leves (LIGHTON; BARTHOLOMEW; FEENER, 1987). Sendo que, as operárias das cortadeiras ajustam o tamanho do fragmento vegetal transportado para maximizar a eficiência do forrageamento (BURD, 2000; GARRETT et al., 2016).

A relação da temperatura com o tempo que as formigas permanecem fora do ninho durante a atividade de forrageamento ainda é pouco conhecida. Temperaturas muito próximas aos limites térmicos tornam os indivíduos mais vulneráveis e a resposta a isso é ajustar o seu comportamento para ficar menos tempo expostos às condições adversas do ambiente e otimizar o gasto energético (ANGILLETTA et al., 2007; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). Com isso, as cortadeiras podem reduzir a frequência de saídas do ninho e o tempo que elas permanecem na área de forrageamento durante temperaturas extremas. As forrageadoras de *Ac. crassispinus* e *Ac. subterraneus* reduzem a velocidade de caminhamento em temperaturas muito baixas (NICKELE et al., 2016), provavelmente a queda de temperatura pode causar reações químicas que reduzem a velocidade de locomoção (LIGHTON; BARTHOLOMEW; FEENER, 1987), o que poderia fazer com que as operárias passassem mais tempo na área de forrageamento. Em contrapartida, o aumento da temperatura pode influenciar no aumento da velocidade de caminhamento na espécie *Ac. lobicornis* (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014), o que poderia reduzir o tempo de permanência das operárias na área de forrageamento.

5. MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram realizados com três sub-colônias de *Atta laevigata*, entre 3 a 4 anos de idade e volume de fungo de aproximadamente seis litros, mantidas no laboratório de Entomologia Florestal da Universidade Federal de Lavras, em uma temperatura de $24 \pm 2^\circ\text{C}$ e umidade relativa do ar de $75 \pm 10\%$. Essas colônias tiveram livre acesso à água e receberam folhas frescas de *Acalypha* sp., *Morus* sp. e farinha de milho, diariamente.

Cada sub-colônia de *A. laevigata* foi conectada por uma mangueira plástica transparente (20mm de diâmetro) a uma arena de forrageamento dentro de uma BOD (modelo 347 CDG) com temperatura e umidade controladas. Antes das avaliações, as sub-colônias ficaram em jejum por 24 horas. Posteriormente, 10 gramas de folhas frescas de *Acalypha* sp., foram colocadas na arena uma hora antes de iniciar o experimento para estimular o forrageamento. Em seguida, a temperatura da câmara foi ajustada para 10° , 22° ou 40°C . Uma câmera filmadora (Logitech c920) foi instalada dentro da BOD acima da saída da arena de forrageamento (Figura

1) para registrar os dados. Para esse estudo, foram realizados três tratamentos (temperaturas) com cinco repetições para cada sub-colônia. Os vídeos foram analisados para coletar os dados propostos.

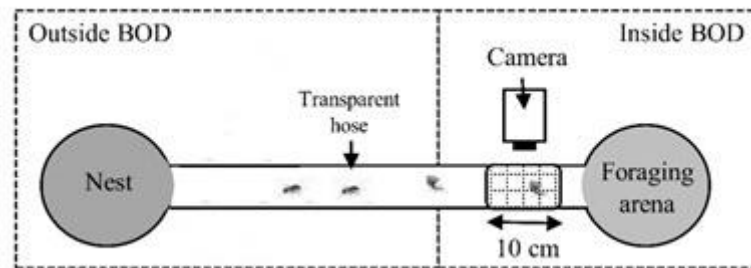


Figura 1. Esquema experimental mostrando o ninho de *Atta laevigata* conectado por mangueira transparente a uma arena de forrageamento dentro da incubadora termostática (BOD) e a posição da câmera filmadora acima da arena.

Fluxo de formigas

O número de operárias com e sem carga, em ambas as direções foi contabilizado em um ponto fixo da trilha de forrageamento na saída da arena, durante cinco minutos a cada hora, por 12 horas de avaliação em cada temperatura, totalizando 12 avaliações para cada repetição. O fluxo de operárias entrando e saindo da arena de forrageamento foi calculado como o número de formigas com e sem carga por minuto (formigas/minuto).

Tamanho da cápsula cefálica das operárias e massa do fragmento vegetal transportado

Cinquenta forrageadoras e suas respectivas cargas foram coletadas na saída da câmara climática e ambos fotografados com uma câmera (Canon REBEL T3, EOS 1100D), para a obtenção da largura da cápsula cefálica (mm) e do tamanho do fragmento (mm), utilizando o programa ImageJ. Uma amostra de cinco fragmentos de 1 cm² foi pesada em cada temperatura para estimar a massa dos fragmentos transportados pelas formigas, multiplicando a área do fragmento transportado pela massa média dos fragmentos de 1cm² (mg).

Velocidade de caminhamento e eficiência de forrageamento

O tempo (em segundos) de deslocamento de 50 formigas com carga e 50 sem carga em uma distância de 10 cm em direção ao ninho foram contabilizados na saída da arena de forrageamento, sendo calculada a velocidade de deslocamento em cm/seg. A eficiência de forrageamento da colônia em cada temperatura foi calculada multiplicando a velocidade pela

massa carregada e pelo fluxo de formigas, obtendo a massa total carregada por segundos (mg/cm/segundo).

Análises

A influência da temperatura no fluxo de formigas com e sem carga (formigas/minuto) foi analisada por meio de modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição de erros de Poisson. A influência da temperatura no tamanho das operárias recrutadas (mm), tempo de deslocamento de 50 formigas com carga e 50 sem carga (cm/seg), massa das cargas (mg), largura da cápsula cefálica (mm) de 50 operárias coletadas na saída da câmara climática eficiência do forrageamento foi analisada por meio de modelos lineares generalizados (GLM) e distribuição de erros de Gamma. A temperatura foi considerada a variável explicativa e as demais como variável resposta.

A qualidade dos GLMs foi avaliada verificando a normalidade da distribuição dos resíduos do modelo com um gráfico q-q e plotando os resíduos do modelo contra os valores ajustados para verificar sua homocedasticidade. Todas as análises serão feitas com auxílio do software R.

6. RESULTADOS

O fluxo de formigas nas trilhas em direção ao ninho é maior a 22°C do que nas temperaturas extremas ($\chi^2_{1,378}=3510.5$, $p<0.011$) (Figura 2). O número de formigas sem carga é maior do que com carga independente da temperatura ($\chi^2_{1,378}=307.3$, $p<0.001$).

Os fragmentos carregados pelas formigas em 22°C são mais pesados do que nas temperaturas extremas ($\chi^2_{1,319}=1.9243$, $p<0.001$) (Figura 3). Não existe diferença no tamanho da cápsula cefálica das formigas com carga nas três temperaturas estudadas ($\chi^2_{2,317}=0.3656$, $p>0,05$) (Figura 4).

A velocidade das operárias de *Atta laevigata* com e sem fragmentos aumenta com o aumento da temperatura ($\chi^2_{2,122}=149.018$, $p<0.001$). As formigas sem carga são mais rápidas em todas as temperaturas ($\chi^2_{1,122}=25.328$, $p<0.001$) (Figura 5). A eficiência de forrageamento da colônia é maior a 22°C ($\chi^2_{2,42}=32.878$, $p<0.001$), com maior quantidade total de folhas transportada por segundo para a colônia (Figura 6).

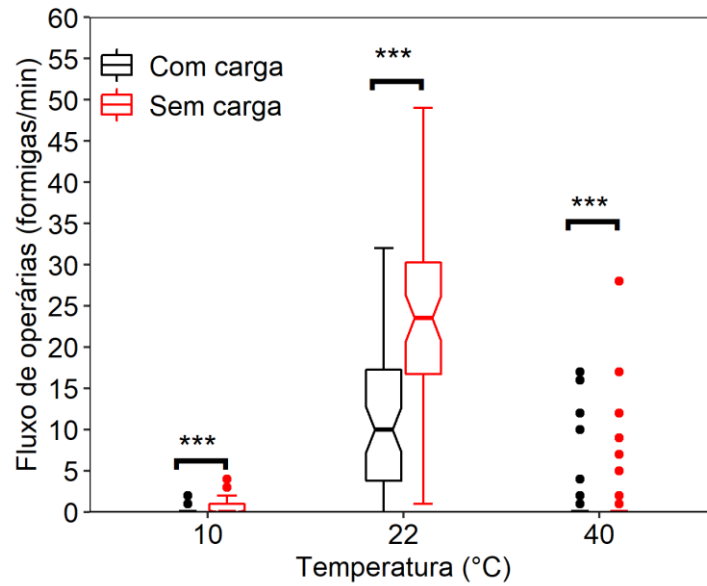


Figura 2. Fluxo de operárias de *Atta laevigata* com e sem carga em diferentes temperaturas. * indica diferença significativa entre com e sem carga (Chi2 $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média (\pm SE).

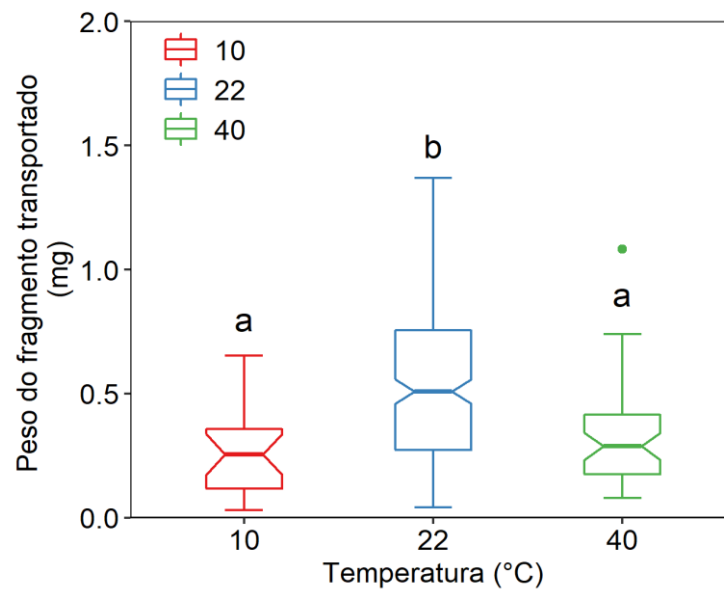


Figura 3. Peso (massa) de fragmentos transportados por operárias de *Atta laevigata* em diferentes temperaturas. Letras diferentes indicam diferença entre significativa (Tukey; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média (\pm SE).

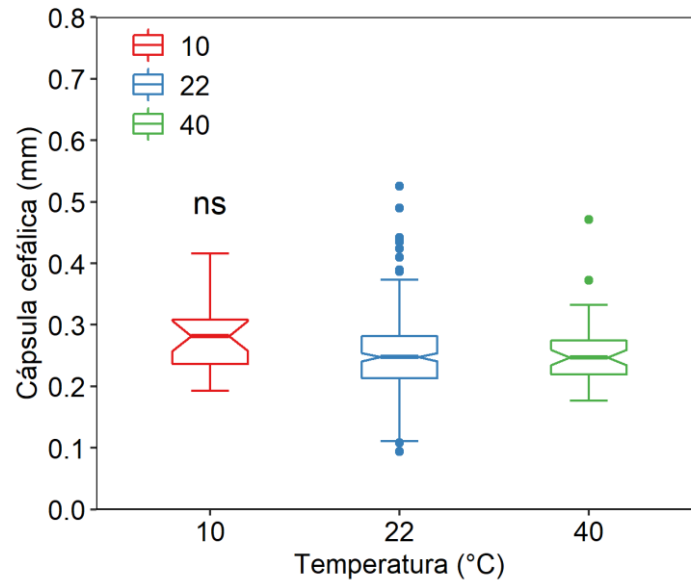


Figura 4. Tamanho da capsula cefálica de operarias de *Atta laevigata* em diferentes temperaturas. ns indica nenhuma diferença entre as temperaturas (Chi2 $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média (\pm SE).

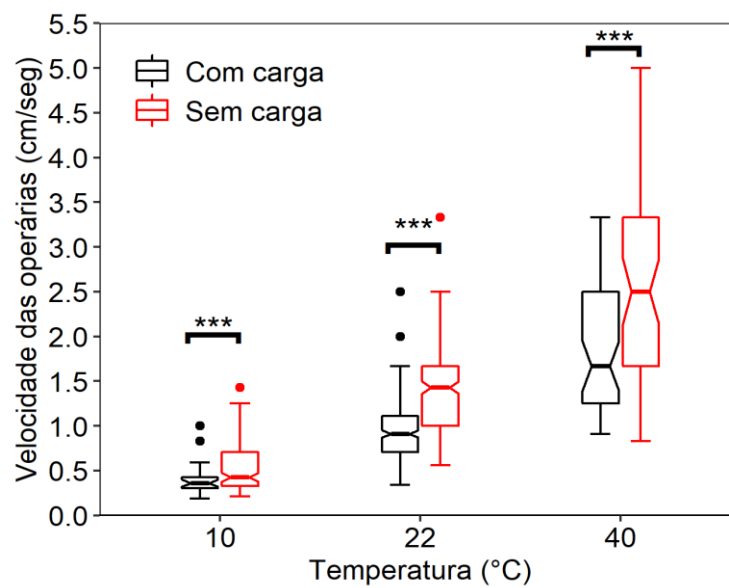


Figura 5. Velocidade de caminhada de operarias de *Atta laevigata* com e sem carga em diferentes temperaturas. * indicam diferença significativa entre com e sem carga (Chi2 $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média (\pm SE).

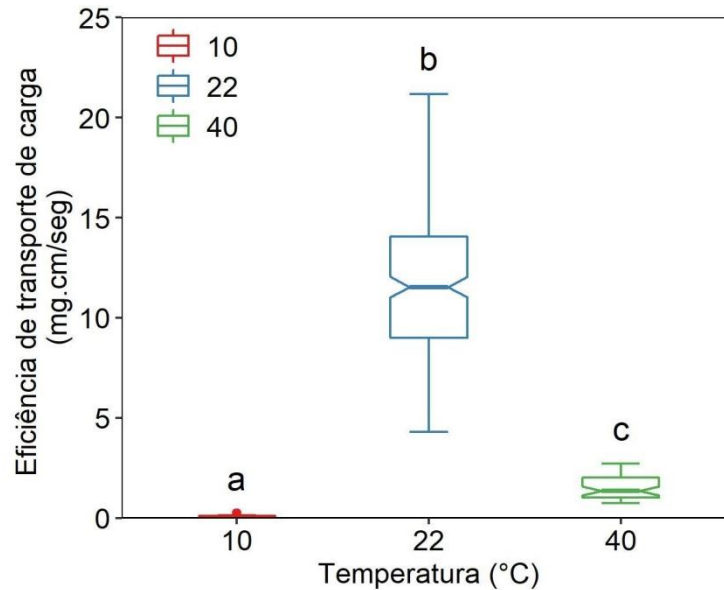


Figura 6. Eficiência de transporte de carga de *Atta laevigata* em diferentes temperaturas. Letras diferentes indicam diferença entre as temperaturas (Tukey; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média ($\pm SE$).

7. DISCUSSÃO

O maior fluxo de operárias de *Atta laevigata* na temperatura ótima (22°C) e a redução da intensidade de forrageamento nas temperaturas extremas confirmam a hipótese testada e esse resultado também foi observado em outras espécies como *Atta capiguara*, (CALDATO, 2016), *Ac. crassispinus*, *Ac. subterraneus subterraneus* (NICKELE et al., 2016), *A. cephalotes* (BUSTAMANTE; AMARILLO-SUÁREZ; WIRTH, 2020) e *A. sexdens* (FOWLER; ROBINSON, 1979). As operárias de *A. laevigata* forrageiam de dia e à noite, mas o forrageamento é reduzido nos horários mais quentes do dia (VIANA et al., 2004). A redução do fluxo em temperaturas extremas está relacionada com as altas taxas energéticas exigidas nessas condições térmicas (LIGTHON et al., 1987; TRANIELLO et al., 1984), e com isso, as operárias podem reduzir as saídas para área de forrageamento otimizando o gasto energético (FOWLER e STILES, 1980; ORIANIS e PEARSON, 1979; SCHOENER, 1979; HOUSTON e MCNAMRA, 1985; ROZEN-RECHELS et al., 2015). *Ac. crassispinus* e *Ac. subterraneus subterraneus* foram relatadas reduzindo ou interrompendo o forrageamento em temperaturas entre 10°C e 11°C (NICKELE et al., 2016). Espécies de formigas que utilizam recrutamento químico tendem a forragear em temperaturas mais baixas do que as espécies que não o fazem (RUANO et al., 2000), devido a evaporação dos feromônios de trilha, o que pode afetar a comunicação a química e com isso as operárias podem ficar desorientadas quando expostas a altas temperaturas e dificultar a localização da saída da arena de forrageamento (VAN

OUDENHOVE et al., 2012). O maior número de forrageadoras retornando ao ninho sem carga pode representar uma resposta às altas necessidades de informação no início de um processo diário de forrageamento, o que também foi observado em *Acromyrmex heyeri* (BOLLAZZI; ROCES, 2011), *Ac. crassispinus* e *Ac. subterraneus subterraneus* (NICKELE et al., 2016; RAMIREZ-OLIER et al., 2022).

As maiores massas de fragmentos carregados pelas formigas em 22°C do que nas temperaturas extremas comprovou a hipótese testada, pois as operárias apresentam um menor gasto energético quando forrageiam dentro da sua faixa de ótima de temperatura, fornecendo a quantidade ideal de folhas para o fungo (LIGHTON; BARTHOLOMEW; FEENER, 1987). Nas temperaturas extremas, as operárias podem optar por transportar fragmentos mais leves durante o forrageamento, porque o carregamento de fragmentos pesados requer um custo energético muito alto para a colônia (TRANIELLO, 1989), como observado em *A. vollenweideire* e *A. colombica* (LIGHTON; BARTHOLOMEW; FENEER, 1987; MOLL; FERDERLE; ROCES, 2011; MEYER; BURD, 2017). Além disso, em temperaturas altas as formigas podem transportar fragmentos mais leves e aumentar a velocidade de caminamento e consequentemente ocorre a redução à exposição das operárias às condições ambientais desfavoráveis revisão (BOLAZZI; ROCES 2011; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014; NICKELE ET al., 2016).

A semelhança no tamanho das operárias entre as temperaturas avaliadas não era esperado, pois é relatado o recrutamento de operárias maiores em temperaturas altas (BURD, 1996), porque insetos maiores apresentam uma maior capacidade de transportar cargas vegetais maiores e são mais velozes no caminamento mesmo em temperaturas altas (HOOD; TSCHINKEL, 1990, ROCES, 1990; BURD, 1996; KASPARI, 2015) e possuem uma menor taxa de perda evaporativa, evitando a desidratação (SILVA, 2011). Operárias maiores teriam proporcionalmente maior eficiência em termos de retorno energético, o que compensaria o maior investimento na produção destas operárias (SHUTLER; MULLIE 1991). A correlação positiva entre o tamanho da formiga e o tamanho do fragmento foi detectada tanto em *Atta* (BURD, 2000; WETTERER, 1990b), como em *Acromyrmex* (ROCES; NÚÑEZ, 1993; QUIRAN; STEIBEL, 2001; BOLLAZZI; ROCES, 2011). No entanto, essa relação é um tanto complexa (BURD, 2000b) e em alguns casos, as operárias podem flexibilizar o seu comportamento de corte e o tamanho dos fragmentos pode não ser proporcional ao tamanho da operária (DUSSUTOUR et al., 2009). O diâmetro dos tuneis (mangueiras) utilizados nesse estudo pode ter sido pequeno para permitir a passagem de cargas maiores e então as formigas cortaram os fragmentos aproximadamente do mesmo tamanho independentemente do tamanho

da formiga. O tamanho reduzido das sub-colônias utilizadas pode também ter contribuído para isso, pois colônias pequenas tendem a ter menor polimorfismo (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), transportando cargas de tamanhos semelhantes.

O aumento da velocidade de caminamento das operárias de *A. laevigata* em função do aumento da temperatura confirma a hipótese testada e também foi observado em outras espécies de formigas cortadeiras como *Ac. subterraneus molestans* (RAMIREZ-OLIER et al., 2022) e *Ac. lobicornis* (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). O aumento da velocidade de caminamento das operárias quando expostas a altas temperaturas, pode reduzir a exposição das operárias às condições ambientais desfavoráveis (BOLAZZI; ROCES 2011; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014; NICKELE et al., 2016), uma vez que, a exposição prolongada das operárias em altas temperaturas pode causar desidratação e até morte (ANGILLETTA et al., 2007; KASPARI et al., 2015). Por outro lado, a redução da velocidade em baixas temperaturas pode ocorrer devido ao impacto negativo dessas temperaturas na movimentação desses insetos (FARJI-BRENER et al., 2018a; ANGILLETTA et al., 2007; JUMBAM et al., 2008 e COLE et al., 2010), como foi observado em operárias de *Ac. lobicornis* (TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). A redução da velocidade das formigas com carga em relação as sem carga está relacionada com a maior quantidade de energia necessária para transportar a carga, o que poderia causar a redução na velocidade dessas formigas (LIGHTON, BARTHOLOMEW; FEENER, 1987).

A maior eficiência de forrageamento da colônia em 22°C era esperada, uma vez que nessas temperaturas ocorre um aumento na velocidade de deslocamento das operárias na trilha, um aumento no fluxo de operárias que transportam material vegetal e também ocorre um aumento no tamanho do fragmento transportado, como observado também para *A. capiguara* (CALDATO et al., 2016). O aumento da eficiência é proporcional ao aumento do fluxo de operárias, devido ao aumento da comunicação entre forrageadoras carregadas que retornam ao formigueiro e formigas que saem sem carga (DUSSUTOUR et al., 2007), pois ambas as formigas (com e sem carga) participam da modulação da eficiência de forrageamento quando retornam ao ninho e a eficiência de forrageamento diminui quando a taxa de contatos com ambas as formigas carregadas ou não carregadas diminui (BOUCHEBTI et al., 2015).

8. CONCLUSÃO

O fluxo de operárias na trilha, o peso dos fragmentos transportados pelas formigas e a velocidade de caminamento de operária de *A. laevigata* são maiores na temperatura ótima ao forrageamento (22°C), porém o tamanho das operárias recrutadas não variou em função da temperatura. A eficiência de forrageamento da colônia é maior na temperatura de 22°C e reduz

nas temperaturas extremas. Alterações no comportamento das forrageadoras de *A. laevigata* em função da variação de temperatura indicam flexibilidade comportamental permitindo o forrageamento e a manutenção de recursos mesmo em condições extremas. Os resultados obtidos ampliam o conhecimento sobre a ecologia dessa espécie e poderão melhorar a eficiência de manejo dessa espécie, como definir os horários da aplicação de iscas tóxicas em temperaturas mais favoráveis ao forrageamento, aumentando o carregamento para o interior do ninho e reduzindo sua disponibilidade para organismos não-alvo.

REFERÊNCIAS

- ALMA, A. M.; FARJI-BRENER, A. G.; ELIZALDE, L. Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. **Behavioral Ecology**, v. 27, p. 1017–1024, 2016a. doi: <https://doi:10.1093/beheco/arw007>.
- ANDRADE, V.S. et al. Inseticidas botânicos de *Myrcia lundiana* sobre *Acromyrmex balzani*. **Cadernos de Agroecologia**, v. 15, n. 2, 2020.
- ANDREW, N. R.; HART, R. A.; JUNG, M.-P.; HEMMINGS, Z.; TERBLANCHE, J. S. Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. **Journal of Insect Physiology**, v. 59, n. 9, p. 870–880, set. 2013. doi: 10.1016/j.jinsphys.2013.06.003.
- ANGILLETTA, M. J.; WILSON, R. S.; NIEHAUS, A. C.; SEARS, M. W.; NAVAS, C. A.; RIBEIRO, P. L. Urban Physiology: City Ants Possess High Heat Tolerance. **PLoS ONE**, v. 2, n. 2, p. e258, 28 fev. 2007. doi: 10.1371/journal.pone.0000258.
- ARAÚJO, M. S.; DELLA LUCIA, T. M. C.; PICANÇO, M. C. Impacto da queima da palhada da cana-de-açúcar no ritmo diário de forrageamento de *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 1, p. 33–38, 2004. doi: 10.1590/s0101-81752004000100006.
- ARENAS, A.; ROCES, F. Gardeners and midden workers in leaf-cutting ants learn to avoid plants unsuitable for the fungus at their worksites. **Animal Behaviour**, 115, 167–174, 2016.
- BESTELMEYER, B. T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, n. 6, p. 998–1009, 7 jul. 2008. doi: 10.1111/j.1365-2656.2000.00455.x.
- BIEBER, A. G. D.; OLIVEIRA, M. A.; WIRTH, R.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? **Austral Ecology**, v. 36, n. 2, p. 220–232, abr. 2011. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02141.x.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Information Needs at the Beginning of Foraging: Grass-Cutting Ants Trade Off Load Size for a Faster Return to the Nest. **PLoS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17667, 9 mar. 2011. doi: 10.1371/journal.pone.0017667.

- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. **Insectes Sociaux**, 49, 153–157, 2002.
- BOUCHEBTI, S.; FERRERE, S.; VITTORI, K. LATIL, G.; DUSSUTOUR, A., e FOURCASSIÉ V. Contact rate modulates foraging efficiency in leaf cutting ants. *Sci Rep* 5, 18650, 2015. <https://doi.org/10.1038/srep18650>
- BRAGANÇA, M. A. L., TONHASCA, A. JR., e DELLA LUCIA, T. M. C. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 89(3), 305–311, 1998.
- BYRNE, B., DE KORT, S. R., e PEDLEY, S. M. Leafcutter ants adjusts foraging behaviours when exposed to noise disturbance. **PloS One**, 17(6), e0269517, 2022.
- BUJAN, J.; YANOVIK, S. P.; KASPARI, M. Desiccation resistance in tropical insects: causes and mechanisms underlying variability in a Panama ant community. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 17, p. 6282–6291, 8 set. 2016. doi: 10.1002/ece3.2355.
- BURD, M. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. **Animal Behaviour**, v. 60, n. 6, p. 781–788, dez. 2000. doi: 10.1006/anbe.2000.1537.
- BURD, M. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology**, Volume 11, Issue 2, March 2000, Pages 125–131, <https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.125>.
- BUSTAMANTE, S.; AMARILLO-SUÁREZ, A; WIRTH, R. Effects of pasture and forest microclimatic conditions on the foraging activity of leaf-cutting ants. **Biotropica**, v. 52, n. 4, p. 697-708, 2020.
- CALDATO, N.; FORTI, L. C.; BOUCHEBTI, S.; LOPES, J. F. S.; FOURCASSIÉ, V. Foraging activity pattern and herbivory rates of the grass-cutting ant *Atta capiguara*. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 3, p. 421–428, 25 ago. 2016. doi: 10.1007/s00040-016-0479-x.
- CERQUEIRA, V. M. Avaliação do período diário e sazonal da atividade de forrageamento de *Atta sexdens* L. (Hymenoptera: Formicidae), em florestas cultivadas. p. 51, 2012.
- CHEN, T. K.; ALES, D. C.; BAENZIGER, N. C.; WIEMER, D. F. Ant-repellent triterpenoids from *Cordia alliodora*. **The Journal of Organic Chemistry**, v. 48, n. 20, p. 3525–3531, 1 out. 1983. doi: 10.1021/jo00168a030.
- CHERRETT, J. M. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L., in coffee plantations with different types of management and landscape contexts, and alternatives to insecticides for its control (Hymenoptera, Formicidae). **The Journal of Animal Ecology**, v. 37, n. 2, p. 387, jun. 1968. doi: 10.2307/2955.
- COLE, B. J. et al. Does foraging activity affect foraging success in the western harvester ant (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 101, n. 1, p. 272-276, 2008.

- CORRÊA, M. M.; SILVA, P. S.; WIRTH, R.; TABARELLI, M., e LEAL, I. R. Foraging activity of leaf-cutting ants changes light availability and plant assemblage in Atlantic forest. **Ecological Entomology**, 41(4), 442–450, 2016.
- COSTA, A. N.; VASCONCELOS, H. L.; VIEIRA-NETO, E. H. M.; BRUNA, E. M. Do herbivoresexert top-downeffects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, n. 6, p. 849–854, 29 dez. 2008. doi: 10.3170/2008-8-18461.
- DEBORA. Harvester ant colony variation in foraging activity and response to humidity. **PLoS ONE**, v. 8, n. 5, p. e63363, 23 maio 2013. doi: 10.1371/journal.pone.0063363.
- DELLA LUCIA, T. D., e FOWLER, H. G. As formigas cortadeiras. **Sociedade de Investigadores Florestais**, 1993. 262p., 1993.
- DUSSUTOUR, A.;DENEUBOURG, J. L., BESHES, S., & FOURCASSI, V..Individual e collective problem-solving in a foraging context the leaf-cutting ant *Attacolombica*. **Animal Cognition**, 12(1), 21–30,2009.
- DUSSUTOUR, A., BESHES, S., DENEUBOURG, JL.; FOURCASSI, V. Crowding increases foraging efficiency in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Insect. Soc.** 54, 158–165, 2007. <https://doi.org/10.1007/s00040-007-0926-9>.
- ENDRINGER, F. B.; VIANA-BAILEZ, A. M.; BAILEZ, O. E.; TEIXEIRA, M. C.; LIMA, V. L. S., e SOUZA, J. H. Load capacity of workers of *Atta robusta* during foraging (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, 59(3), 1–10,2012.
- ESTRELLA, N. S. P. Influência da umidade relativa no desempenho da tarefa de busca de água em formigas-cortadeiras da espécie *Atta sexdensrubropilosa* (Forel, 1908). Universidade de São Paulo, São Paulo, 2018. doi: 10.11606/D.41.2018.tde-20082018-161511.
- FARJI-BRENER, A. G.; DALTON, M. C.; BALZA, U.; COURTIS, A.; LEMUS-DOMÍNGUEZ, I.; FERNÁNDEZ-HILARIO, R.; CÁCERES-LEVI, D. Working in therain? Why leaf-cutting ants stop foraging when it’s raining. **Insectes Sociaux**, v. 65, n. 2, p. 233–239, 27 maio 2018b.doi: 10.1007/s00040-018-0605-z.
- FARJI-BRENER, A. G.; TADEY, M. Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility: Causes and consequences. **Soil Fertility**, n. February, p. 81–91, 2009.
- FORTI, L. C.; RANDO, J. S.; CAMARGO, R. D. S.; MOREIRA, A. A.; CASTELLANI, M. A.; LEITE, S. A.; SOUSA, K. K. A.; CALDATO, N. Occurrence of Leaf-Cutting and Grass-Cutting Ants of the Genus *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Geographic Regions of Brazil. **Sociobiology**, v. 67, n. 4, p. 514, 28 dez. 2020. doi: 10.13102/sociobiology.v67i4.5741.
- FOWLER, H. G.; ROBINSON, S. W. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**, v. 4, n. 3, p. 239–247, ago. 1979. doi: 10.1111/j.1365-2311.1979.tb00581.x.
- FOWLER, H. G.; SAES, N. B. Dependence of the activity of grazing cattle on foraging grass-cutting ants (*Attn* spp.) in the southern Neotropics. **Journal of Applied Entomology**, v. 101, n. 1–5, p. 154–158, 12 jan. 1986. doi: 10.1111/j.1439-0418.1986.tb00844.x.

- FOWLER, H. G.; EW, STILES. Conservative resource management by leaf-cutting ants. The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. 1980.
- GAMBOA, G. J. Effects of Temperature on the Surface Activity of the Desert Leaf-cutter Ant, *Acromyrmex versicolor* (Pergande) (Hymenoptera: Formicidae). **American Midland Naturalist**, v. 95, n. 2, p. 485, abr. 1976. doi: 10.2307/2424417.
- GAZAL, V. S., BAILEZ, O., VIANA-BAILEZ, A. M., e TONHASCA, A. JR. Effect of the size of workers of *Atta sexdens rubropilosa* (Forel) on the attack behavior of *Neodohniphora* spp. (Diptera: Phoridae). **Sociobiology**, 50(1), 1–10, 2007.
- GIESEL, A.; BOFF, M. I. C.; BOFF, P. Seasonal Activity and Foraging Preferences of the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens spiriventris* (Santschi) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, v. 42, n. 6, p. 552–557, 27 dez. 2013. doi: 10.1007/s13744-013-0160-2.
- GORDON, D. M. The organization of work in social insect colonies. **Complexity**, v. 8, n. 1, p. 43–46, set. 2002. doi: 10.1002/cplx.10048.
- HANDEL, S. N.; BEATTIE, A. J. Seed Dispersal by Ants. **Scientific American**, v. 263, n. 2, p. 76–83A, ago. 1990. doi: 10.1038/scientificamerican0890-76.
- HEBLING-BERALDO, M. J. A. Tolerancia as variações de temperatura, em operárias de saúvas. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 38, p. 195–199, 1978.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. Cambridge: Harvard University Press, 1990. 746 p. HOOD, W. G.; TSCHINKEL, W. R. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. **Physiological Entomology**, v. 15, n. 1, p. 23–35, mar. 1990. doi: 10.1111/j.1365-3032.1990.tb00489.x.
- HONGJIE et al. Symbiont-mediated digestion of plant biomass in fungus-farming insects. **Annual Review of Entomology**, v. 66, p. 297–316, 2021.
- HOOD, W. G.; TSCHINKEL, W. R. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. **Physiological Entomology**, v. 15, n. 1, p. 23–35, mar. 1990. doi: 10.1111/j.1365-3032.1990.tb00489.x.
- HOUSTON, A., e MCNAMARA, J. The choice of two prey types that minimises the probability of starvation. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 17, n. 2, p. 135–141, 1985.
- JUMBAM, K.; JACKSON, S.; TERBLANCHE, J.; MCGEOCH, M.; CHOWN, S. Acclimation effects on critical and lethal thermal limits of workers of the Argentine ant, *Linepithema humile*. **Journal of Insect Physiology**, v. 54, n. 6, p. 1008–1014, 2008. doi: 10.1016/j.jinsphys.2008.03.011.
- KASPARI, M.; WEISER, M. D. Ant Activity along Moisture Gradients in a Neotropical Forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4a, p. 703–711, 15 mar. 2006. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.tb00518.x.
- KASPARI, Michael et al. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. **Global Change Biology**, v. 21, n. 3, p. 1092–1102, 2015.

- KOST, C.; DE OLIVEIRA, E. G.; KNOCH, T. A.; WIRTH, R. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 6, p. 677–688, 19 nov. 2005. doi: 10.1017/S0266467405002592.
- KLEINEIDAM, C. J.; RÖSSLER, W.; HÖLLDOBLER, B., e ROCES, F. Perceptual differences in trail-following leaf-cutting ants relate to body size. **Journal of Insect Physiology**, 53(12), 1233–1241, 2007.
- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. Dispersão de sementes por formigas-cortadeiras. In: Terezinha Maria Castro Della Lucia. (Org.). Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo. Viçosa: Editora UFV, v.1 , p. 236-248, 2011.
- LEWIS, O T; POLLARD, G V DEBLEY, G. C. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) Formicidae: Attini). **Journal of Animal Ecology**, v. 43, p. 143–153, 1974.
- LEWIS, O. T.; MARTIN, M.; CZACZKES, T. J. Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. **Behavioral Ecology**, v. 19, n. 4, p. 805–809, 2008. doi: 10.1093/beheco/arn032.
- LIGHTON, J. R. B.; BARTHOLOMEW, G. A.; FEENER, D. H. Energetics of Locomotion and Load Carriage and a Model of the Energy Cost of Foraging in the Leaf-Cutting Ant *Atta colombica* Guer. **Physiological Zoology**, v. 60, n. 5, p. 524–537, set. 1987. doi: 10.1086/physzool.60.5.30156127.
- LIMA, C., HELENE, A. F., e CAMACHO, A. Leaf-cutting ants' critical and voluntary thermal limits show complex responses to size, heating rates, hydration level, and humidity. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 192, n. 2, p. 235-245, 2022.
- LIMA, C. A.; DELLA LUCIA, T. M. C.; RIBEIRO, M. M. R., e VIANA-BAILEZ, A. M. M. The role of seasonality on load transport and polymorphism in the grass-cutting ant *Atta bisphaerica* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, 48(1), 175–181, 2006.
- LOPES, J. F. S.; BRUGGER, M. S.; MENEZES, R. B.; CAMARGO, R. S., FORTI, L. C., e FOURCASSIÉ, V. Spatio-temporal dynamics of foraging networks in the grass-cutting ant *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini). **PlosOne**, 11, 1–15, 2016.
- MACIEL, M. A. F. et al. Ritmo diário de atividade forrageadora da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 24, n. 2, p. 371-378, 1995.
- MARICONI, F.A.M. 1970. As Saúvas. Ed. Agronômica. **Ceres**. 167p.
- MOLL, K.; FEDERLE, W.; ROCES, F. The energetics of running stability: costs of transport in grass-cutting ants depend on fragment shape. **Journal of Experimental Biology**, v. 215, n. 1, p. 161–168, 1 jan. 2012. doi: 10.1242/jeb.063594.

- MOREIRA, D. D. O. 1992. A glândula do feromônio de trilha e efeito deste na orientação de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa. p. 75.
- MOREIRA, A.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P.; BOARETTO, M. A.; LOPES, J. Nest Architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, v. 39, n. 2, p. 109–116, 9 ago. 2004. doi: 10.1080/01650520412331333756.
- NICKELE, M. A.; REIS FILHO, W.; PIE, M. R.; PENTEADO, S. R. C. Daily foraging activity of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 645–650, 2016. doi: 10.13102/sociobiology.v63i1.902.
- NICKELE, M. A.; REIS FILHO, W., e PIE, M. R. Sequential load transport during foraging in *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Myrmecological News*, 21, 73–82, 2015.
- NORTH, R. D.; JACKSON, C. W.; HOWSE, P. E. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. **Physiological Entomology**, v. 24, n. 2, p. 127-133, 1999.
- NOBUA-BEHRMANN, B. E. et al. Coexisting in harsh environments: temperature-based foraging patterns of two desert leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). **Myrmecological News**, v. 25, p. 41-49, 2017.
- LESSELLS, C. M.; STEPHENS, D. W. Central place foraging: single-prey loaders again. **Animal Behaviour**, v. 31, n. 1, p. 238-243, 1983.
- QUIRAN, E. M.; STEIBEL, J. P. Relacion entre el peso de *Acromyrmex lobicornis* Emery 1887 (Hymenoptera: Formicidae) y el peso de la carga, en Condiciones de laboratorio. **Gayana**, v. 65, p. 113-118, 2001.
- RAMIREZ-OLIER, J. P. et al. Walking and foraging activity of *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) at different temperatures. **Physiological Entomology**, 2022.
- RANDO, J. S. S.; FORTI, L. C. Ocorrência de formigas *Acromyrmex* Mayr, 1865, em alguns municípios do Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 27, n. 2, 26 mar. 2005. doi: 10.4025/actascibiols.v27i2.1322.
- RIDLEY, P.; HOWSE, P. E.; JACKSON, C. W. Control of the behaviour of leaf-cutting ants by their ‘symbiotic’ fungus. **Experientia**, v. 52, n. 6, p. 631-635, 1996.
- BUSTAMANTE, S; AMARILLO-SUÁREZ, A; WIRTH, R. Effects of pasture and forest microclimatic conditions on the foraging activity of leaf-cutting ants. **Biotropica**, v. 52, n. 4, p. 697-708, 2020.
- ROCES, F. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **The Biological Bulletin**, v. 202, n. 3, p. 306-313, 2002.

- ROCES, F.; NÚÑEZ, J. A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, London, v. 45, p. 135-143, 1993.
- ROCKWOOD, L. L. The Effects of Seasonality on Foraging in Two Species of Leaf-Cutting Ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. **Biotropica**, v. 7, n. 3, p. 176, set. 1975. doi: 10.2307/2989622.
- ROCKWOOD, L. L.; HUBBELL, S. P. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. **Oecologia**, v. 74, n. 1, p. 55–61, nov. 1987. doi: 10.1007/BF00377345.
- RUANO, F; TINAUT, A e SOLER, A. J. J .High surface temperatures select for individual foraging in ants. **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 4, p. 396-404, 2000.
- SCHLINDWEIN, M. N. Dinâmica do Ataque de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 sobre a Vegetação: Uso de Manipulação de Recursos e Armadilha de Solo para se Estimar o Comportamento de Forrageamento. **Revista Brasileira Multidisciplinar**, v. 8, n. 2, p. 153, 16 jul. 2004. doi: 10.25061/2527-2675/ReBraM/2004.v8i2.315.
- SCHOENER, T, W. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. **The American Naturalist**, v. 114, n. 6, p. 902-914, 1979.
- SHEPHERD, J. D. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 11, n. 2, p. 77–84, out. 1982. doi: 10.1007/BF00300095.
- SHUTLER, D., e MULLIE, A. Size-related foraging behaviour of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Canadian Journal of Zoology**, 69(6), 1530–1533, 1991.
- SILVA, M. B. Caracterização das trilhas de forrageamento em formigas cortadeiras de gramíneas (Formicidae, Attini): transferência de informações durante o recrutamento em *Atta bisphaerica*. Dissertação de Mestrado. Unesp, 2011.
- SOUSA-SOUTO, L. SCHOEREDER, J. H.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SILVA, W. L. Ant nests and soil nutrient availability: the negative impact of fire. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 24, n. 6, p. 639-646, 2008.
- STERNBERG, L. S. L.; PINZON, M. C.; MOREIRA, M. Z.; MOUTINHO, P.; ROJAS, E. I.; HERRE, E. A. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. **Proceeding of the Royal Society of London**, London, v. 274, n. 1608, p. 315-321, 2007.
- SUJIMOTO, F. R.; COSTA, C. M.; ZITELLI, C. H. L.; BENTO, J. M. S. Foraging activity of leaf-cutter ants is affected by barometric pressure. **Ethology**, v. 126, n. 3, p. 290–296, mar. 2020.
- SWANSON, A. C. et al. Welcome to the *Atta* world: A framework for understanding the effects of leaf-cutter ants on ecosystem functions. **Functional Ecology**, v. 33, n. 8, p. 1386-1399, 2019.

- TIZÓN, R.; WULFF, J. P.; PELÁEZ, D. V. The effect of increase in the temperature on the foraging of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera : Formicidae). **Zoological Studies**, v. 1, p. 53–40, 2014.
- TOLEDO, M. A. de; RIBEIRO, P. L.; CARROSSONI, P. S. F.; TOMOTANI, J. V.; HOFFMAN, A. N.; KLEBANER, D.; WATEL, H. R.; IANNINI, C. A. N.; HELENE, A. F. Two castes sizes of leafcutter ants in task partitioning in foraging activity. **Ciência Rural**, v. 46, n. 11, p. 1902–1908, nov. 2016. doi: 10.1590/0103-8478cr20151491.
- TONHASCA, A.; BRAGANÇA, M. A. L. Effect of leaf toughness on the susceptibility of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* to attacks of a phorid parasitoid. **Insectes Sociaux**, 47(3), 220–222, 200.
- TRANIELLO, J. F. A. Foraging Strategies of Ants. **Annual Review of Entomology**, v. 34, n. 1, p. 191–210, jan. 1989. doi: 10.1146/annurev.en.34.010189.001203.
- TRANIELLO, J. F. A. Comparative foraging ecology of north temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. **Insectes Sociaux**, v. 34, n. 2, p. 118-130, 1987.
- VAN OUDENHOVE, L.; BILLOIR, E.; BOULAY, R.; BERNSTEIN, C.; CERDÁ, X. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. **Naturwissenschaften**, v. 98, n. 12, p. 1009–1017, 27 dez. 2011. doi: 10.1007/s00114-011-0852-6.
- VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, J. M. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 3, p. 357–370, 10 maio 1997. doi: 10.1017/S0266467400010567.
- VIANA LR, SANTOS JC, ARRUDA LJ, SANTOS GP, FERNANDES GW. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Attalaevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. **Neotropical Entomology**, v. 33, 391–393. 2004.
- WETTERER, J. K. Central place foraging theory: When load size affects travel time. **Theoretical Population Biology**, v. 36, n. 3, p. 267–280, dez. 1989. doi: 10.1016/0040-5809(89)90034-8.
- WETTERER, J. K. Foraging Ecology of the Leaf-Cutting Ant *Acromyrmex octospinosus* in a Costa Rican Rain Forest. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 98, n. 4, p. 361–371, 1991. doi: 10.1155/1991/46737.
- WETTERER, J. K. Load-size determination in leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology**, v. 1, p. 95-101, 1990b.
- WIEMER, D. F.; ALES, D. C. Lasidiolangelate: an ant repellent sesquiterpenoid from *Lasiantheae fruticosa*. **The Journal of Organic Chemistry**, v. 46, n. 26, p. 5449–5450, 1 dez. 1981. doi: 10.1021/jo00339a052.
- ZANETTI, R.; ZANUNCIO, J. C.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; MEDEIROS, A. G. B.; SOUZA-SILVA, A. Combate sistemático de formigas-cortadeiras com iscas granuladas, em eucaliptais com cultivo mínimo. **Revista Árvore**, v. 27, n. 3, p. 387–392, jun. 2003. doi: 10.1590/S0100-67622003000300016.

ZANETTI, R.; ZANUNCIO, J.; SANTOS, J.; DA SILVA, W.; RIBEIRO, G.; LEMES, P. An Overview of Integrated Management of Leaf-Cutting Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian Forest Plantations. **Forests**, v. 5, n. 3, p. 439–454, 20 mar. 2014. doi: 10.3390/f5030439.