



ISABELA ALBERICO SOUSA

**INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA NA SELEÇÃO DE
RECURSOS ALIMENTARES POR ESPÉCIES DE FORMIGAS
CORTADEIRAS**

**LAVRAS-MG
2023**

ISABELA ALBERICO SOUSA

**INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA NA SELEÇÃO DE RECURSOS
ALIMENTARES POR ESPÉCIES DE FORMIGAS CORTADEIRAS**

Dissertação de mestrado apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e conservação de recursos em paisagens fragmentadas e agrossistemas, 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)

Sousa, Isabela Alberico.

Influência da temperatura na seleção de recursos alimentares por espécies de formigas cortadeiras / Isabela Alberico Sousa. - 2023.

34 p.

Orientador(a): Ronald Zanetti Bonetti Filho.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Aquecimento global. 2. Seleção de recursos. 3. Atta. I. Bonetti Filho, Ronald Zanetti. II. Título.

ISABELA ALBERICO SOUSA

**INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA NA SELEÇÃO DE RECURSOS
ALIMENTARES POR ESPÉCIES DE FORMIGAS CORTADEIRAS**

**INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE FOOD RESOURCES SELECTION BY
LEAF-CUTTING ANT SPECIES**

Dissertação de mestrado apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e conservação de recursos em paisagens fragmentadas e agrossistemas, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA EM: 19 de janeiro de 2023

Dra. Cidalia Gabriela Santos Marinho - UFSJ

Dr. Alexandre dos Santos – IFMT/Cárceres

Dr. Ronald Bonetti Zanetti Filho

Orientador

LAVRAS

2023

RESUMO

As formigas cortadeiras são amplamente distribuídas na região Neotropical e possuem grande importância ecológica, já que aumentam a fertilidade e aeração dos solos, dispersam sementes, além da herbivoria, que altera a composição e a dinâmica da comunidade de plantas nos habitats onde ocorrem. Sabe-se que as atividades de seleção de recursos alimentares e o forrageamento deles por essas formigas são fortemente influenciadas pelas condições climáticas, mas a influência da temperatura na seleção de recursos alimentares pelas espécies simpátricas *Atta laevigata* e *Atta sexdens* é desconhecida e foi objeto desse estudo. Três sub-colônias de cada espécie foram conectadas, por uma mangueira transparente, a uma arena de forrageamento dentro de uma BOD com temperatura de 13°, 25° e 38°C, simulando o ambiente externo. Pellets contendo sacarose ou gordura em duas concentrações (1% e 10%) foram oferecidos às colônias. 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 tempo de localização dos recursos com gordura e sacarose foi maior na temperatura mais alta (38°C), independente da concentração e da espécie. *Atta laevigata* é mais rápida na localização e início de forrageamento dos recursos alimentares do que *A. sexdens* em temperaturas mais altas (38°C), provavelmente por ter uma faixa de tolerância térmica maior. O aumento da temperatura média global poderia aumentar a força competitiva por recursos de *A. laevigata* em relação à *A. sexdens*, implicando na exclusão da última em nível local. Os resultados ajudam a compreender como o aquecimento global pode alterar a dinâmica de forrageamento dessas espécies, a competição por recursos, a exclusão competitiva e suas implicações nas suas funções ecológicas.

Palavra-chave: Aquecimento global. *Atta sexdens*. *Atta laevigata*. Seleção de recursos.

ABSTRACT

Leaf-cutting ants are widely distributed, occur in the Neotropics and have great ecological importance, as they increase soil fertility and aeration, disperse seeds, in addition to herbivory, which alters the composition and dynamics of the plant community in the habitats where they occur. It is known that the activities of selection of food resources and their foraging by these ants are strongly influenced by climatic conditions, but the influence of temperature on the selection of food resources by the sympatric species *Atta laevigata* and *Atta sexdens* is unknown and was the object of this study. Three sub-colonies of each species were connected, by a transparent tube, to a foraging arena inside a BOD with a temperature of 13°, 25° and 38°C, simulating the external environment. Pellets containing sucrose or fat in two concentrations (1% and 10%) were offered to the colonies. A 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 time to locate and start loading the resources and the loading speed were measured. The location time of resources with fat and sucrose was greater at the highest temperature (38°C), regardless of concentration and species. *Atta laevigata* is faster in locating and initiating foraging for food resources than *A. sexdens* at higher temperatures (38°C), probably because it has a wider range of thermal tolerance. The increase in the average global temperature could increase the competitive force for resources of *A. laevigata* in relation to *A. sexdens*, implying the exclusion of the latter at the local level. The results help to understand how global warming can change the foraging dynamics of these species, the competition for resources, the competitive exclusion and its implications in their ecological functions.

Keywords: Global warming. *Atta sexdens*. *Atta laevigata*. Resource selection.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. OBJETIVOS.....	12
2.1 Objetivo.....	12
2.2. Hipóteses.....	12
3. REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
3.1 Importância ecológica das formigas cortadeiras.....	12
4. METODOLOGIA.....	17
5. RESULTADOS.....	19
6. DISCUSSÃO.....	25
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	29
REFERÊNCIAS.....	30

1. INTRODUÇÃO

A temperatura média global próxima à superfície, durante a última década (2010-2019), foi de 0,94°C a 1,03°C mais quente do que no nível pré-industrial, o que torna essa década a mais quente já registrada, tendo um aumento constante na temperatura global desde o final do século XIX (EEA, 2020). Dados apontam que a temperatura média global pode aumentar de 3,3 a 5,7°C que até 2100, alterando o ciclo da água, com períodos secos mais longos, além afetar a produção de alimentos e trazer prejuízos para a saúde humana (IPCC, 2021). A atual e crônica crise climática que, mesmo que seja revertida, acreditando que a diminuição de gases estufa aconteça de forma gradativa e contínua, levaria mais de um século para acontecer (JOLY; QUEIROZ, 2020). Tais mudanças afetam de forma generalizada a biodiversidade de ecossistemas marinhos, terrestres e de água doce, como na dinâmica populacional, distribuição de espécies, estrutura da comunidade, entre outros (DÍAZ et al., 2019). O Brasil é um país que, além de conter a maior biodiversidade do mundo, é responsável pela maior parte da floresta Amazônica, que regula o clima e fornece chuvas para grande parte do sul da América do Sul (MAGNUSSON et al., 2018), o que faz com que se torne importante estudar as alterações climáticas e seus impactos nos organismos que ocorrem nessa região.

Uma das formas de os organismos lidarem com o aumento da temperatura global é alterando o seu comportamento, como o horário de alimentação, tipo de alimento, ciclo circadiano, busca por refúgio ou sombra (WEISKOPF et al., 2020). A temperatura influencia diretamente processos fisiológicos e comportamentais de invertebrados ectotérmicos, como as formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* Fabricius, *Acromyrmex* Mayr, e *Amoimyrmex* Cristiano, Cardoso & Sandoval (ABRAM et al., 2017; CHOWN; SØRENSEN; TERBLANCHE, 2011; HUEY et al., 2012), podendo alterar a capacidade de herbivoria e a seleção dos recursos (SCHERBER et al., 2013; BALE et al., 2002; OMS, CERDÁ; BOULAY, 2017).

A herbivoria consiste em corte e/ou coletar fragmentos frescos das plantas, principalmente das folhas, para cultivar um fungo mutualístico do gênero *Leucoagaricus*, o qual faz parte da dieta alimentar das cortadeiras. As folhas selecionadas possuem, preferencialmente, menores teores de compostos secundários e maiores concentrações de carboidratos, lipídeos e proteínas. Os carboidratos são a principal fonte de energia para as atividades de forrageamento e escavação do solo (CAMARGO et al., 2013; JUTSUM; QUINLAN, 1978; SILVA et al., 2003). Os lipídios são uma das principais fontes energéticas para toda a colônia, além de permitirem a comunicação no jardim de fungos

(KHADEMPOUR et al., 2021). Dessa forma, a atividade de seleção dos recursos alimentares pelas formigas durante o forrageamento está relacionada às necessidades nutricionais das formigas e do seu fungo simbionte (CAMARGO et al., 2013; CAMARGO et al., 2008; SILVA et al., 2013).

A atividade de forrageamento das formigas cortadeiras é fortemente afetada pelas condições climáticas (GIESEL; BOFF; BOFF, 2013). Assim, essas formigas desenvolveram estratégias para minimizar os efeitos negativos da temperatura sobre o seu metabolismo como aumento da velocidade e intensidade de forrageamento com o aumento da temperatura ambiente (BEHRMANN et al., 2017; BOLLAZZI; ROCES, 2010; PILATI; QUIRAN, 1996; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014). Além disso, o fluxo das formigas nas trilhas de forrageamento (BEHRMANN et al., 2017), o tamanho do fragmento transportado (HELANTERÄ; RATNIEKS, 2008; TOLEDO et al., 2016) e o tamanho de formigas recrutadas para o forrageamento (TOLEDO et al., 2016) podem ser influenciados positivamente com o aumento da temperatura.

As diferentes espécies de cortadeiras apresentam estratégias particulares para lidar com as variações climáticas, uma vez que elas são amplamente distribuídas na região Neotropical (DELLA LUCIA; SOUZA, 2011; FORTI et al., 2020), abrangendo as mais variadas condições climáticas. *Atta sexdens* tem o hábito de forragear plantas dicotiledôneas em período noturno e tem seus ninhos são fundados em locais mais sombreados, preferencialmente em florestas mais densas (VAN GILS; GOMEZ; GAIGL, 2011; FOWLER; ROBINSON, 1979; GIESEL; BOFF; BOFF, 2013), indicando um baixo limite de tolerância térmica para forrageamento. *Atta laevigata* forrageia mono e dicotiledôneas, tanto no período noturno quanto diurno, tendo seus ninhos estabelecidos tanto em ambientes abertos quanto em ambientes fechados (VIANA, et al., 2004), indicando ter um limite térmico superior. Essas particularidades permitem supor que essas espécies apresentam diferentes requerimentos nutricionais em diferentes condições de temperatura.

Nessa perspectiva, busca-se entender como essa seleção de recursos alimentares por duas espécies simpátricas de formigas cortadeiras é influenciada pela alteração da temperatura, permitindo compreender as consequências do aquecimento global na atividade de forrageamento dessas espécies.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo

Avaliar como a temperatura influencia a seleção de recursos alimentares com diferentes teores de sacarose e gordura por *Atta sexdens* e *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae).

2.2. Hipóteses

I) Espera-se que *A. sexdens* localize e inicie o forrageamento mais rapidamente do que *A. laevigata* em temperaturas menores, pois *A. sexdens* tem o hábito de forragear em período noturno, com temperaturas mais amenas (VAN GILS; GOMEZ; GAIGL, 2011; FOWLER; ROBINSON, 1979; GIESEL; BOFF; BOFF, 2013), enquanto *A. laevigata* forrageia tanto em períodos noturnos quanto em períodos diurnos quando as temperaturas são mais altas (VIANA, et al., 2004).

II) Em temperaturas mais altas, espera-se que *A. laevigata* localize os recursos mais rapidamente, assim como inicie o carregamento em menor tempo em relação à *A. sexdens*, já que *A. sexdens* têm maior atividade de forrageamento em faixas térmicas menores (ABREU, 2015).

III) Recursos com maior teor de sacarose serão mais rapidamente carregados e forrageados que os com menor concentração em temperaturas mais elevadas, tanto em *A. laevigata* quanto em *A. sexdens*, pois as formigas caminharão mais rapidamente para evitar a perda de água (SILVA, 2011; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014), aumentando o gasto energético pelo organismo (PRATHER et al., 2018).

IV) Recursos mais gordurosos serão mais rapidamente localizados e forrageados do que os menos gordurosos em temperaturas mais baixas, tanto em *A. laevigata* quanto em *A. sexdens*, uma vez que lipídios são utilizados como forma de armazenamento energético para ambas as espécies (MERRILL; WATT, 1973).

3. REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Importância ecológica das formigas cortadeiras

As formigas cortadeiras são conhecidas como engenheiras do ecossistema (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2012), pois estão associadas, positivamente, a processos ecológicos importantes como a herbivoria, revolvimento e formação de galerias que melhoram as propriedades físicas do solo (FARJI-BRENER; TADEY, 2009; LOBRY DE BRUYN;

CONACHER, 1990; MOUTINHO; NEPSTAD; DAVIDSON, 2003) e ajudam ainda na penetração das raízes, drenagem e aeração do solo. Também contribuem na regeneração de florestas e dispersão de sementes (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 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).

Essas atividades realizadas pelas formigas cortadeiras estimulam o crescimento de novas plantas e promovem maior fertilidade do solo adjacente em que ocorrem, podendo desempenhar um papel na manutenção da biodiversidade do ecossistema e na heterogeneidade do seu ambiente (FARJI-BRENER; WERENKRAUT, 2014; WIRTH et al., 2003). Elas também podem realizar a dispersão de sementes de árvores frutíferas no cerrado, além de levarem essas sementes até os ninhos, aumentando a possibilidade de germinação dessas espécies nos locais em que ocorrem (PIKART et al. 2010). Quando as formigas transportam as sementes para longe da planta mãe, é possível observar uma diminuição na predação delas, além da redução do conflito parente-prole. Além disso, as sementes são levadas para o cultivo dos fungos nos ninhos, onde ocorre a retirada do elaiossoma, estrutura atrativa rica em lipídio, e grande parte das sementes são descartadas intactas na parte externa aos ninhos ou em regiões próximas no solo da floresta, proporciona uma maior taxa de germinação nos solos ricos em nutrientes adjacentes aos ninhos (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2011).

Esse aumento na taxa de germinação também é observado em frutos grandes quando as formigas cortadeiras removem somente a polpa das sementes sem levá-las aos ninhos. Em muitos casos, sem a ação das cortadeiras, os frutos maduros caem intactos no solo e se não manipulados ou transportados, apodrecem durante a estação chuvosa, diminuindo significativamente o sucesso de germinação. Assim, a ação das cortadeiras permite que as chances de germinação dessas sementes aumentem, reduzindo o ataque de fungos patogênicos (OLIVEIRA et al., 1995; GALETTI; PEDRONI, 1994; JANZEN, 1983; AUGSPURGER, 1990).

As propriedades químicas do solo também são influenciadas pelas formigas cortadeiras, uma vez que suas colônias apresentam câmaras de deposição de resíduos em seus ninhos (SOUSA-SOUTO; STERNBERG, 2011). De acordo com os autores, os resíduos das colônias são ricos em carbono e outros nutrientes, enriquecendo o solo adjacente aos ninhos (SOUSA-SOUTO; STERNBERG, 2011). O material de refugo pode chegar a ter 80 vezes mais nutrientes, além de melhorar a capacidade de retenção de água dos solos adjacentes fora dos ninhos (FARJI-BRENER; TADEY, 2009). Além disso, estudos indicam que colônias de cortadeiras podem não só aumentar as concentrações de nutrientes no solo, como promover o

aumento da biomassa das raízes e nutrientes foliares de espécies arbóreas e herbáceas, tanto em cerrado quanto em florestas (STERNBERG et al., 2007; SOUSA-SOUTO et al., 2007, 2008) As formigas cortadeiras, que têm o nitrogênio como recurso limitante para seu crescimento, são capazes de realizar uma associação com bactérias fixadoras de nitrogênio, realizando essa fixação no jardim de fungos e superando a limitação desse recurso, além de ser identificado como uma fonte potencial importante de fixação de nitrogênio em ecossistemas neotropicais (PINTO-TOMÁS et al., 2009).

As cortadeiras podem estimular o crescimento das plantas e o aumento da riqueza de espécies de plantas em ambientes nativos em que ocorrem, além de permitir a colonização de plantas devido ao revolvimento do solo e consequente aumento de nutrientes nesses locais (OLIVEIRA, 2019). Esse fato pode ser observado em locais como o Cerrado, que possui como fator marcante a ocorrência de queimadas periodicamente, o que acarreta frequente perda de nutrientes (SOUSA-SOUTO; STERNBERG, 2011). Com o estabelecimento de novas colônias de formigas nesses locais após o distúrbio, as propriedades do solo podem se modificar, acelerando o processo de sucessão e recuperação da cobertura vegetal arbórea (JONKMAN, 1977).

Dentre as espécies de formigas cortadeiras *Atta sexdens* e *Atta laevigata* são as mais amplamente distribuídas e uma das mais abundantes no Brasil (FORTI et al., 2020). *Atta sexdens* apresentam a maior distribuição geográfica, ocorrendo em todas as regiões do país. Tem suas trilhas de forrageamento estabelecidas em até 200m distantes do ninho, porém a distância percorrida frequentemente para realizar a atividade de forrageamento é por volta de 85m (FOWLER; ROBINSON, 1979; SCHLINDWEIN, 2004). Essa espécie atua como carregadora e dispersora de sementes, limpando as sementes e facilitando a germinação de plantas nativas do Cerrado, sendo um importante indicador de qualidade de ambiente e tornando de grande importância os estudos acerca das atividades de forrageamento dessa espécie (OLIVEIRA, 2019; FARIAS et al., 2015). *Atta laevigata* é amplamente distribuída em florestas e savanas, nas cinco regiões do Brasil, sendo bastante invasiva em relação a áreas de nidificação, uma vez que funda seus ninhos tanto em região abertas quanto sombreadas, com as câmaras de fungo bastante próximas à superfície (COSTA; VIEIRA-NETO, 2016; FORTI et al., 2020; MOREIRA et al., 2004). Seus ninhos possuem maior número de câmaras e maior profundidade quando comparados aos ninhos das demais espécies do gênero *Atta* (MOREIRA et al., 2004). Devido ao seu grande potencial forrageador, essa espécie é capaz de moldar a diversidade local de plantas no Cerrado, além de modificar, indiretamente as comunidades locais de plantas juvenis (COSTA et al., 2018).

Além de o gênero *Atta* estar amplamente distribuído, as formigas cortadeiras podem atuar como indicadores ambientais de ecossistemas, já que alguns grupos são endêmicos e interagem intimamente com outras espécies nativas, e já que estabelecem ninhos grandes, são facilmente identificados (FOWLER et al., 1989).

3.2 Seleção de recursos por formigas cortadeiras

As formigas cortadeiras cultivam seus fungos utilizando principalmente material vegetal fresco como substrato. Esses fungos produzem aglomerados de hifas com extremidades inchadas que compõem os estáfilos, que constituem a principal fonte proteína para o crescimento das larvas dessas formigas (SILVA et al., 2014; BASS; CHERRETT, 1995).

A manutenção dos fungos necessita do fornecimento constante de vegetais, os quais são criteriosamente selecionados e transportados, a fim de que o crescimento por parte dos fungos seja maximizado (FOWLER et al, 1991; RIBEIRO; MARINHO, 2011). Para obter esses recursos, o trabalho realizado na atividade de forrageamento em uma colônia abrange a exploração, a seleção do material vegetal, o corte e o transporte do material selecionado para os ninhos pelas formigas operárias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; BEATTIE; HUGHES, 2003).

A seleção das folhas por parte das formigas depende da qualidade da planta a ser forrageada, quanto à quantidade de água, compostos secundários e níveis de nutrientes, sendo que esses fatores afetam o sucesso da colonização do fungo simbiote e, conseqüentemente, influenciam na sobrevivência, reprodução e crescimento das colônias de formigas (MUNDIM; COSTA; VASCONCELOS, 2008). As folhas são a principal escolha feitas pelas formigas cortadeiras na atividade de forrageamento, tendo preferência, segundo estudos realizados, por folhas jovens e com menor teor de água (BARRER; CHERRETT, 1972; MEYER; ROCES; WIRTH, 2006; RIBEIRO, 2009; LEAL; WIRTH. TABERELLI, 2012).

Ainda relacionado à preferência alimentar, as formigas forrageam, preferencialmente, plantas pioneiras devido a menor capacidade de defesa contra a herbivoria dessas plantas, seja na quantidade de carbono, fibra, terpenoides e taninos, por isso são mais palatáveis e tendem a ser selecionadas pelas formigas cortadeiras (COLEY; AIDE, 1991; HOWARD; WIEMER, 1986; URBAS et al., 2007). Assim como folhas com menor teor de água acarreta em quebra de proteínas e acúmulo de aminoácidos (principalmente prolina) e carboidratos, o que facilita a absorção de água e nutrientes, tornando-as mais nutritivas para as formigas (VASCONCELOS; CHERRETT, 1996; MEYER; ROCES; WIRTH, 2006; RIBEIRO, 2009).

Frutos e sementes também são selecionados pelas formigas para cultivarem seus fungos. As plantas cujas sementes são forrageadas pelas formigas, chamadas de mirmecocóricas, possuem um apêndice especializado, elaiosoma, rico em lipídios que são atrativos às formigas. Mesmo sementes não mirmecocóricas podem ser ricas em lipídios, carboidratos e proteínas e por isso podem se tornar um atrativo para as formigas (PIKART et al., 2010; MUNDIM, COSTA; VASCONCELOS, 2008).

Em ambientes como a Caatinga, em que há alta escassez de recurso e altas temperaturas, as formigas cortadeiras conseguem manter seu padrão de consumo, aumentando a atividade de forrageamento na estação seca, aproveitando qualquer recurso disponível, mesmo que de baixa qualidade (SIQUEIRA et al., 2018). Além disso, uma estratégia para tornar as plantas mais palatáveis, consiste no corte do material escolhido e posterior período de secagem, fazendo com que haja perda de substâncias tóxicas, além da concentração de nutrientes, como a sacarose (MEYER; ROCES; WIRTH, 2006; VASCONCELOS; CHERRET, 1996). Em ambientes desérticos, no período quente, as formigas optam por forragear flores e folhas secas, evitando carregar folhas frescas, já que podem conter uma quantidade maior de substâncias nocivas às formigas (WETTERER; HIMLER; YOSPIN; 2000).

Um dos mais importantes fatores que influenciam na atividade de forrageamento é a temperatura. Esse fator abiótico pode alterar a velocidade com que as formigas caminham na trilha de forrageamento, assim como na velocidade com que transportam o recurso para seus ninhos, em que a velocidade é influenciada positivamente pelo aumento da temperatura (BOLLAZZI; ROCES, 2011; TIZÓN; WULFF; PELÁEZ, 2014).

A temperatura também influencia no recrutamento de formigas para realizar a atividade de forrageamento, podendo diminuir o número de formigas recrutadas em altas temperaturas, o que pode levar, em algumas espécies, até mesmo a abandonar os locais de forrageamento. Além disso, altas temperaturas podem acelerar a volatilidade do feromônio de demarcação de trilha, possivelmente causado pela degradação de seus componentes (OUDENHOVE, et al, 2011; SPICER et al., 2017). Esses fatores podem influenciar no tempo em que os recursos são localizados pelas formigas, já que pode haver uma redução no recrutamento das operárias em temperaturas elevadas, além da dificuldade de demarcação de uma trilha da comunicação química entre as forrageadoras, podendo levar a um aumento do tempo de localização dos recursos a serem forrageados.

4. METODOLOGIA

Preparo das colônias

O experimento foi realizado com duas colônias de *Atta laevigata* e duas de *Atta sexdens*, com idade de 3 a 4 anos, contendo aproximadamente 5L de fungo estabelecidas no Laboratório de Entomologia da Universidade Federal de Lavras, mantidas em uma temperatura de $24\pm 2^{\circ}\text{C}$ umidade relativa de $75\pm 10\%$ e fotoperíodo de 12 horas. As colônias tiveram livre acesso à água e recebem diariamente folhas frescas de *Morus* sp., *Acalypha* sp., *Hibiscus* sp. e flocos de farinha de milho.

Cada colônia foi conectada por uma mangueira transparente (de 20mm de diâmetro) a uma arena de forrageamento (37 x 23,5cm) dentro de uma incubadora termostática (modelo 347 CDG) com temperatura controlada. Uma câmera filmadora (Logitech c920) foi instalada acima da saída da arena de forrageamento para avaliar a seleção dos recursos pelas formigas. Um papel milimetrado de 10 cm de comprimento por 2,5cm de largura foi colocado no fundo da mangueira, abaixo da câmera, para avaliar a velocidade das formigas (Figura 1).

Figura 1 - Incubadora termostática (tipo BOD), colônia com os potes com fungos utilizadas nos bioensaios, arena de forrageamento e tubo de ensaio com as câmeras posicionadas



Fonte: Da autora (2022)

Preparo dos recursos alimentares

Pellets de 1,8mm de diâmetro e 5,0mm de comprimento foram preparados com pó de polpa cítrica desidratada (50g), farinha de trigo (4,76g) e água (165,5ml), além de um dos seguintes componentes: 1) sacarose a 1%; 2) sacarose a 10%; 3) gordura vegetal a 1%; ou 4) gordura vegetal a 10% (p/p), formando quatro tratamentos. Para identificar cada um dos tratamentos testados em pares, os pellets de um deles foram impregnados com o corante rodamina (0,5%), pois pré-testes confirmaram que esse corante não influencia na seleção pelas formigas. Os tratamentos com cada concentração dos recursos foram corados em três das seis repetições de cada confronto e a posição de cada tratamento foi alternada a cada repetição (Figura 2).

Figura 2 - Pellets com (esquerda) e sem (direita) o corante rodamina utilizados nos bioensaios.



Fonte: Da autora (2022)

Bioensaios

A temperatura da câmara termostática foi reajustada em 13, 25 ou 38°C±2°C, umidade relativa de 75±10% e fotoperíodo de 12 horas. Em seguida, 40 pellets de cada concentração de gordura (1 e 10%) ou de sacarose (1 e 10%) foram colocados simultaneamente no centro da arena, formando dois montes espaçados 1cm e equidistantes da entrada da área. O bioensaio de confronto entre as concentrações de cada recurso foi filmado até que os pellets fossem totalmente retirados da arena pelas formigas. O bioensaio com cada recurso alimentar foi repetido seis vezes para cada temperatura, por colônia e por espécie. O intervalo entre as repetições foi de uma hora, para a limpeza da arena e substituição do recurso. A arena e as mangueiras foram limpas com uma solução de água e detergente (5%).

Preparo dos dados

Os vídeos foram analisados para medir o tempo de localização de cada recurso (segundos), o tempo de início do forrageamento a partir da primeira carga carregada (segundos), a velocidade de caminhar (cm/segundos) de 20 formigas com cada tratamento e a eficiência de forrageamento (massa carregada por segundo) de 20 formigas de cada tratamento.

Análise dos dados

O tempo de localização (s) e o tempo de início do forrageamento (s) foram modelados por meio de GLMM (Modelos mistos generalizados), com distribuição de erros Binomial negativa, em que os fatores temperatura (°C), tratamento (controle, sacarose e gordura) e espécie foram adicionados como variável explicativa, bem como as suas interações; e o ninho como variável aleatória. A velocidade foi modelada por GLMM, mas com distribuição de erros GAMMA, sendo fatores temperatura (°C), tratamento (controle, sacarose e gordura) e espécie foram adicionados como variável explicativa e o ninho como variável aleatória. As análises estatísticas e gráficos foram realizados utilizando o software estatístico R. O pacote car e MuMin foram utilizados para verificar a qualidade dos modelos através da função qqp e AIC; o emmeans para realizar as comparações e teste de média marginal; o lme4 para fazer as análises mistas através das funções glmer e glmer.nb; e ggplot2 para confecção dos gráficos.

5. RESULTADOS

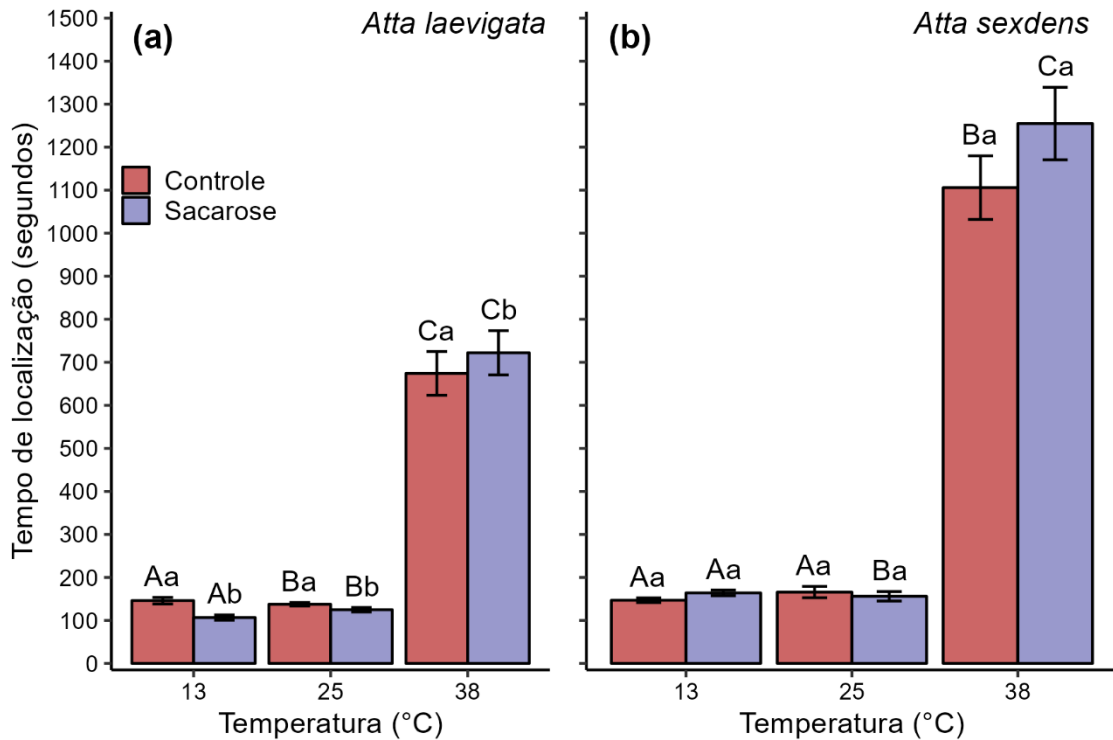
Tempo de localização dos recursos

O tempo de localização dos recursos com gordura e sacarose foi maior na temperatura mais alta (38°C), independente da concentração e da espécie (Figura 3 e 4).

Atta laevigata localizou mais rapidamente os recursos com maior concentração de sacarose do que com menor concentração nas temperaturas de 13° e 25°C, ao contrário do que ocorreu na temperatura de 38°C (Figura 3a). O tempo de localização do recurso com maior concentração de sacarose aumentou com o aumento da temperatura, enquanto o recurso menos concentrado foi localizado mais rapidamente por *A. laevigata* na temperatura de 25°C, seguido pelas temperaturas de 13° e de 38°C.

Figura 3 - Tempo de localização de recursos contendo sacarose a 1% e 10% por *Atta laevigata* (a) *Atta sexdens* (b) em diferentes temperaturas (13, 25 e 38°C). Letras maiúsculas indicam diferença entre as temperaturas para o mesmo recurso (Teste de média marginal; $p < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferença entre a concentração dos recursos nas mesmas

temperaturas (Teste de média marginal; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média ($\pm SE$).



Fonte: RStudio (2022)

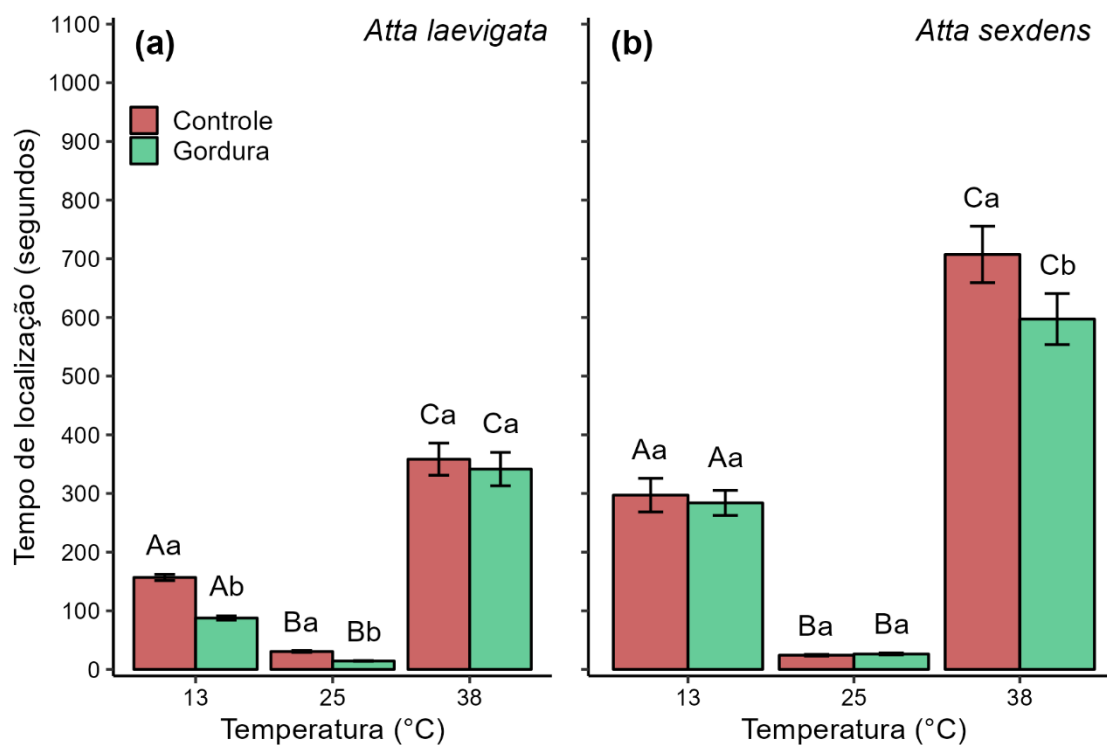
Não houve diferença no tempo de localização dos recursos com sacarose por *A. sexdens* em nenhuma das três temperaturas. O tempo de localização dos recursos com menor teor de sacarose foi maior na temperatura de 38°C que nas demais, que não diferiram entre si. Os recursos com maior concentração de sacarose foram mais rapidamente encontrados por *A. sexdens* na temperatura de 25°C do que na temperatura 13°C, tendo o maior tempo para localizar a isca na temperatura 38°C (Figura 3).

Operárias de *A. laevigata* localizaram mais rapidamente o recurso mais gorduroso tanto na temperatura de 13°C quanto na de 25°C. Porém, não houve diferença no tempo de localização dos teores de gordura na temperatura 38°C. *Atta sexdens* demorou menos tempo para localizar os recursos mais gordurosos na temperatura de 38°C, enquanto levou o mesmo tempo para localizar ambos os teores de gordura nas temperaturas de 13°C e 25°C (Figura 4).

O tempo de localização de ambos os teores de gordura foi menor na temperatura de 25°C, seguido das temperaturas de 13°C e de 38°C para ambas as espécies (Figura 4).

Figura 4 - Tempo de localização de recursos contendo gordura a 1% e 10% por *Atta laevigata* (a) *Atta sexdens* (b) em diferentes temperaturas (13, 25 e 38°C). Letras maiúsculas indicam

diferença entre as temperaturas para o mesmo recurso (Teste de média marginal; $p < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferença entre a concentração dos recursos nas mesmas temperaturas (Teste de média marginal; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média ($\pm SE$).



Fonte: RStudio (2022)

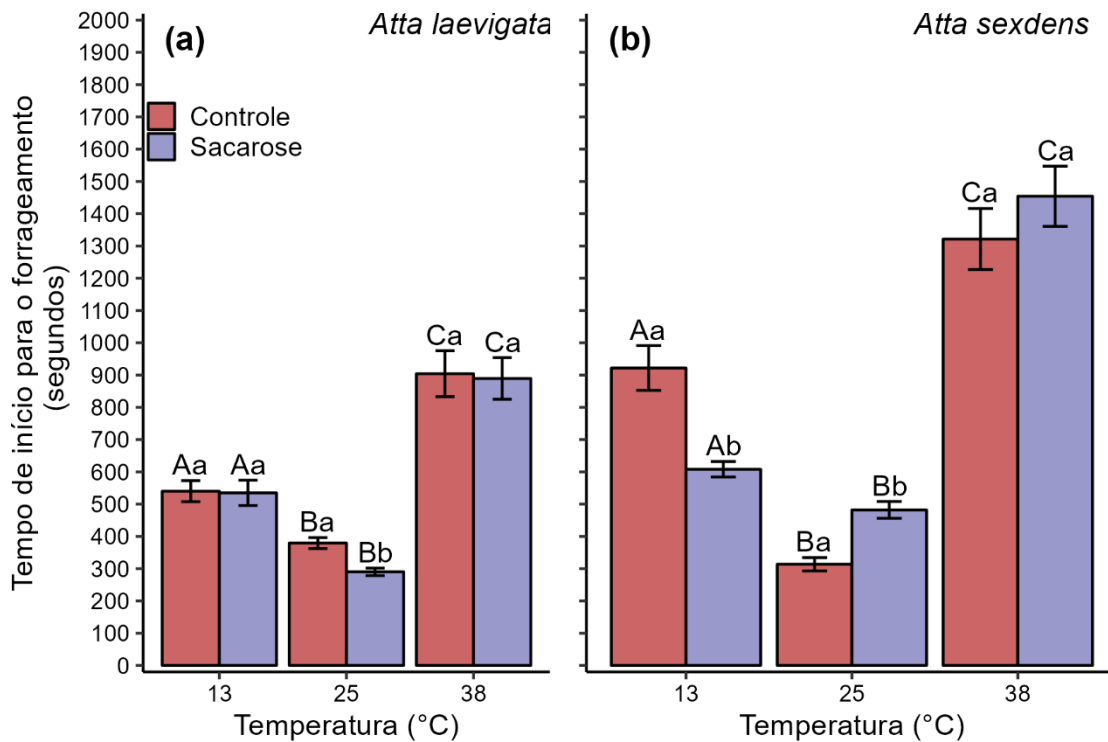
Tempo de início de forrageamento dos recursos

Não houve diferença no tempo de início de forrageamento por *A. laevigata* entre os teores de sacarose recursos nas temperaturas de 13°C e de 38°C. O tempo de início de forrageamento do maior teor de sacarose foi menor do que o de menor teor na temperatura de 25°C (Figura 5a).

Atta sexdens demorou menos tempo para iniciar o forrageamento do recurso com mais sacarose que com menos sacarose na temperatura de 13°C, ao contrário do que ocorreu a 25°C. Não houve diferença no tempo de início de forrageamento entre os teores de sacarose na temperatura de 38°C (Figura 5b).

O tempo de início de forrageamento para ambos os teores de sacarose foi menor na temperatura de 25°C e maior nas temperaturas de 13°C e de 38°C, para ambas as espécies (Figura 5).

Figura 5 - Tempo de início do forrageamento de recursos contendo sacarose a 1% e 10% por *Atta laevigata* (a) *Atta sexdens* (b) em diferentes temperaturas (13, 25 e 38°C). Letras maiúsculas indicam diferença entre as temperaturas para o mesmo recurso (Teste de média marginal; $p < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferença entre a concentração dos recursos nas mesmas temperaturas (Teste de média marginal; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média (\pm SE).



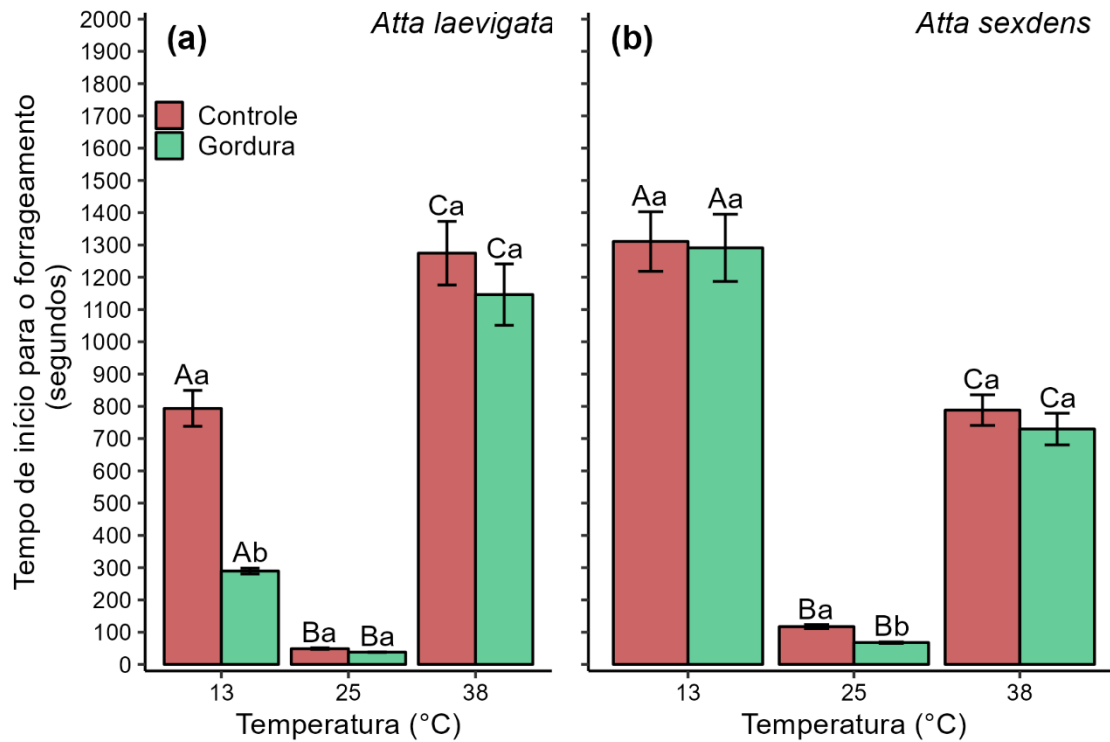
Fonte: RStudio (2022)

Operárias de *A. laevigata* iniciaram o forrageamento de recursos com maior teor de gordura mais rapidamente do que com recursos com menor teor de gordura na temperatura de 13°C, enquanto não houve diferença entre os teores de gordura nas demais temperaturas (Figura 6a). O tempo de início de forrageamento por *A. sexdens* entre os teores de gordura diferiu somente na temperatura de 25°C, sendo menor para os recursos mais gordurosos (Figura 6b).

O tempo de início de forrageamento de ambos os teores de gordura foi menor na temperatura de 25°C, seguidos das temperaturas de 13°C e de 38°C, para *A. laevigata* e de 38°C e de 13°C, para *A. sexdens* (Figura 6).

Figura 6 - Tempo de início de forrageamento de recursos contendo gordura a 1% e 10% por *Atta laevigata* (a) *Atta sexdens* (b) em diferentes temperaturas (13, 25 e 38°C). Letras maiúsculas indicam diferença entre as temperaturas para o mesmo recurso (Teste de média marginal; $p < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferença entre a concentração dos recursos nas

mesmas temperaturas (Teste de média marginal; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média ($\pm SE$).

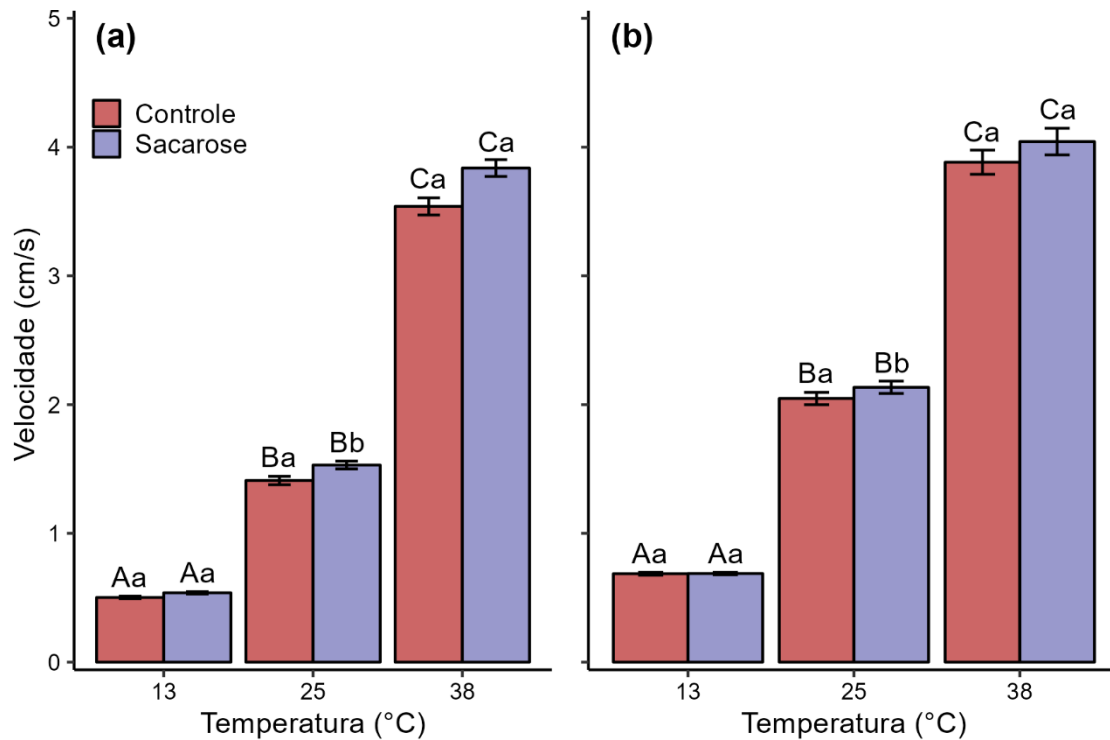


Fonte: Rstudio (2022)

Velocidade de carregamento dos recursos

A velocidade de operárias de *A. laevigata* e de *A. sexdens* carregando recursos de ambos os teores de sacarose aumentou com o aumento da temperatura (Figura 7). Na temperatura de 25°C, a velocidade foi ligeiramente maior quando as formigas de ambas as espécies carregavam recursos com mais sacarose, enquanto nas demais temperaturas não houve diferença na velocidade entre os teores de sacarose transportados (Figura 7).

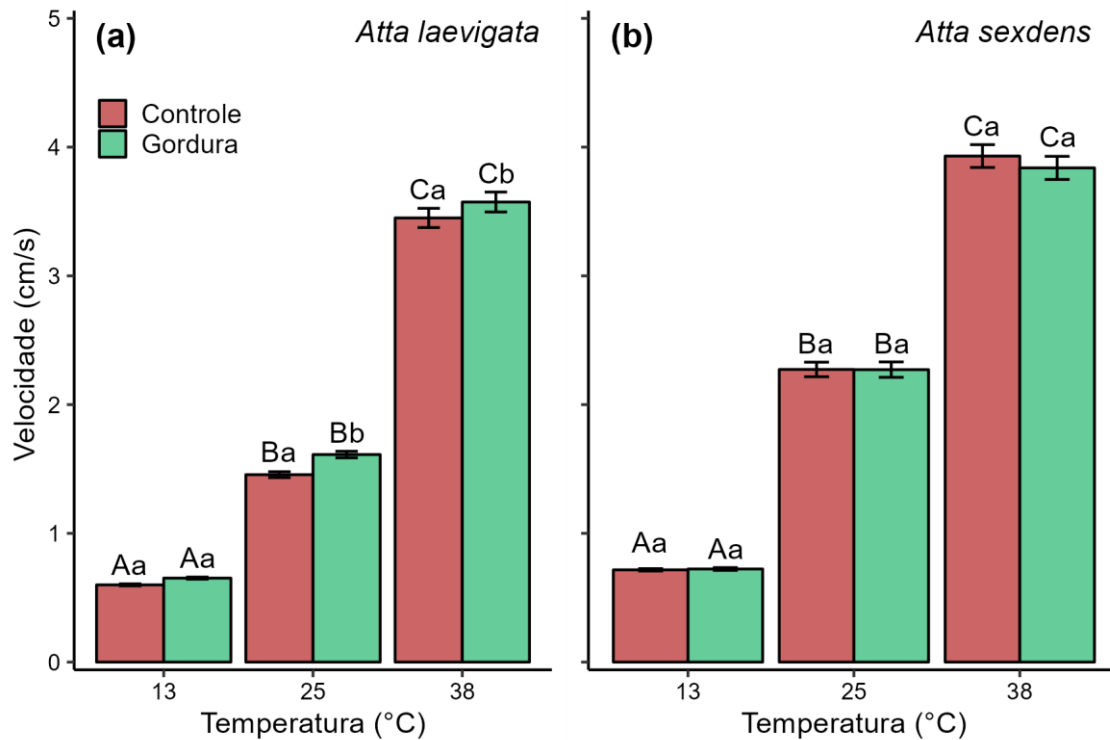
Figura 7 - Velocidade de carregamento de recursos contendo sacarose a 1% e 10% por *Atta laevigata* (a) *Atta sexdens* (b) em diferentes temperaturas (13, 25 e 38°C). Letras maiúsculas indicam diferença entre as temperaturas para o mesmo recurso (Teste de média marginal; $p < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferença entre a concentração dos recursos nas mesmas temperaturas (Teste de média marginal; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média ($\pm SE$).



Fonte: RStudio (2022)

A velocidade de operárias de *A. laevigata* e de *A. sexdens* carregando recursos de ambos os teores de gordura aumentou com o aumento da temperatura (Figura 8). No entanto, *A. laevigata* transportou mais rapidamente recursos com maior teor de gordura nas temperaturas de 25°C e de 38°C, mas não na temperatura de 13°C (Figura 8a). Não houve diferença na velocidade de transporte de ambos os teores de gordura por *A. sexdens* em nenhuma das temperaturas (Figura 8b).

Figura 8 - Velocidade de carregamento de recursos contendo gordura a 1% e 10% por *Atta laevigata* (a) *Atta sexdens* (b) em diferentes temperaturas (13, 25 e 38°C). Letras maiúsculas indicam diferença entre as temperaturas para o mesmo recurso (Teste de média marginal; $p < 0,05$). Letras minúsculas indicam diferença entre a concentração dos recursos nas mesmas temperaturas (Teste de média marginal; $p < 0,05$). As barras de erro indicam o erro padrão da média (\pm SE).



Fonte: RStudio (2022)

6. DISCUSSÃO

Tempo de localização e de início de forrageamento dos recursos

O menor tempo de localização e de início de forrageamento em ambos os recursos e para ambas as espécies foram verificados na temperatura de 25°C, pois as formigas conseguem ter uma maior atividade de forrageamento nessas condições (QUINLAN; CHERRETT, 1978). O maior tempo para localizar os recursos alimentares em temperaturas mais altas ocorre, pois, as formigas evitam forragear em temperaturas elevadas para evitar a perda de água e a desidratação, além de terem dificuldade de manutenção das pistas químicas em altas temperaturas (OUDENHOVE et al, 2011; SPICER et al., 2017). A formação de trilhas em *A. sexdens* pode ser interrompida em temperaturas acima de 30°C e abaixo de 10°C, além de apresentarem um ótimo de atividade de forrageamento em temperaturas entre 19° e 26° e com umidade superior à 60%, indicando que essas formigas apresentam um limite de tolerância para realizarem tal atividade (FOWLER; ROBINSON, 1979). Além disso, as formigas têm maior atividade de forrageio nas faixas térmicas em que ocorre crescimento máximo do fungo em torno de 25°C, como no caso de formigas de *Acromyrmex heyeri* (BOLLAZZI; ROCES, 2010).

O tempo de localização e de início de forrageamento foi maior em ambas as espécies na temperatura de 38°C para ambos os recursos, principalmente para *A. sexdens* quando comparado com *A. laevigata*, confirmado a hipótese testada. O fato de o padrão de forrageamento em *A. sexdens* ser predominantemente noturno, momento em que as temperaturas são mais baixas, pode explicar os resultados observados. Em temperaturas mais altas, a exigência energética e a exposição a altos riscos de dessecação são maiores, o que indica que as formigas tendem a minimizar o tempo gasto fora do ninho (RAMIREZ-OLIER et al., 2022). O maior número de operárias de *A. sexdens* com carga ocorreu entre 20° e 24°C na Mata Atlântica e no Cerrado, entre 19° e 26°C na transição Cerrado-Mata Atlântica e entre 16° e 24°C no Pampa, não tendo sido registrado número significativo de operários com carga em temperaturas superiores a 34°C (ABREU, 2015). Tal comportamento configurou um padrão de forrageamento predominantemente noturno, o que também foi observado em outras espécies de cortadeiras como *Ac. crassispinus* e *Ac. subterraneus subterraneus*, as quais realizam a atividade de forrageamento principalmente à noite (NICKELE et al., 2016). No entanto, *A. sexdens* iniciou mais rapidamente o forrageamento dos recursos com gordura na temperatura de 38°C quando comparado à *A. laevigata*.

Os recursos com maior concentração de sacarose foram mais rapidamente encontrados por *A. sexdens* na temperatura de 25°C do que na de 13°C, tendo o maior tempo para localizar os pellets na temperatura de 38°C. O fato de o padrão de forrageamento em *A. sexdens* ser predominantemente noturno, momento em que as temperaturas são mais baixas, pode explicar esses resultados, já que possuem menor limite de tolerância térmica (ABREU, 2015), tendo tempo inferior somente no início de forrageamento para iscas com gordura na temperatura de 38°C quando comparado à *A. laevigata*. Pellets contendo maior teor de sacarose levaram mais tempo para serem localizados por *A. laevigata* na temperatura de 38°C, mas não diferiu no início de forrageamento em relação aos com menor teor de sacarose, pois essa espécie é mais seletiva quando a área de forrageio é mais distante da colônia ou quando há uma queda na oferta de material vegetal de qualidade em estação seca (COSTA et al, 2019). O aumento da temperatura média nos locais onde as formigas cortadeiras ocorrem, pode levar a um empobrecimento na qualidade alimentar consumida pelas forrageadoras e ofertada para o fungo simbiote.

Operárias de *A. laevigata* localizaram mais rapidamente o recurso mais gorduroso tanto na temperatura de 13°C do que de 25°C. Porém, não houve diferença no tempo de localização dos teores de gordura na temperatura 38°C. *Atta sexdens* demorou menos tempo para localizar os recursos mais gordurosos na temperatura de 38°C, enquanto levou o mesmo

tempo para localizar ambos os teores de gordura nas temperaturas de 13°C e 25°C. Materiais vegetais contendo esse nutriente são importantes como reserva energética e foi fundamental na história evolutiva da tribo Attini, evoluindo de uma fundação semiclaustral para claustral (SEAL, 2009). Rainhas claustrais não precisam realizar atividade de forrageamento, metabolizando as reservas para seus filhotes (BROWN; BONHOEFFER, 2003), como no caso de *A. sexdens*.

O tempo de localização de ambos os teores de gordura foi menor na temperatura de 25°C, seguido das temperaturas de 13°C e de 38°C para ambas as espécies. *Atta sexdens* iniciou mais rapidamente o forrageamento do recurso com mais sacarose do que com menos na temperatura de 13°C. Em temperaturas mais baixas, como na temperatura de 13°C, a atividade de forrageamento em *A. sexdens* reduz ou até mesmo cessa (ABREU, 2015), o que nos indica a necessidade de recursos com maior teor de gordura como reserva energética assim como sacarose, importantes nutrientes em períodos que há uma menor atividade de forrageamento.

Tanto o tempo de localização quanto o tempo de início de forrageamento entre as concentrações de ambos os recursos foram menores em *A. laevigata* do que *A. sexdens* na temperatura de 13°C, diferindo da hipótese testada. Esses resultados apontam algumas dissimilaridades nos comportamentos de *A. laevigata* e sugerem que herbívoros que estão amplamente distribuídos podem alterar seu padrão de forrageamento em diferentes locais, como, por exemplo, realizar a atividade de forrageamento em temperaturas mais baixas (COSTA; VIEIRA-NETO, 2019).

Velocidade de carregamento dos recursos

O aumento da velocidade de carregamento com o aumento da temperatura, tanto em *A. laevigata* quanto em *A. sexdens*, confirma a hipótese testada e vai ao encontro de outros relatos (*Ac. heyeri*: BOLAZZI; ROCES, 2011; *Ac. lobicornis*: PILATI; QUIRAN, 1996; *A. colombica*: WELCH et al, 2020). *Acromyrmex subterraneus* aumenta a sua velocidade de caminhamento em temperaturas mais altas para que otimizem a atividade de forrageamento, além de diminuïrem o tempo exposição a temperaturas elevadas, evitando assim a dessecação (RAMIREZ-OLIER et al., 2022). O fato de a velocidade variar em relação à temperatura em ambas as espécies pode ser explicado devido ao metabolismo de animais ectotérmicos. Com o aumento da temperatura, esses animais aumentam suas taxas metabólicas, aumentando a sua velocidade (WAHL; PFEFFER; WITTLINGER, 2015). A velocidade de caminhamento reduz em baixas temperaturas, devido a diminuição do metabolismo, fazendo com que fiquem mais

lentas o que nos permite explicar o maior tempo gasto nessas etapas do forrageamento. A velocidade de caminhamento das forrageadoras de *Ac. crassipinus* e *Ac. subterraneus subterraneus* diminui em temperaturas muito baixas. Tal comportamento se deve provavelmente pelo fato de que em temperaturas mais baixas, pode haver reações químicas que reduzem a velocidade com as formigas se locomovem (NICKELE et al., 2016; LIGHTON; BARTHOLOMEW; FEENER, 1987).

As operárias de *A. sexdens* e *A. laevigata* observadas apresentaram maior velocidade ao carregar os pellets contendo sacarose na temperatura de 25°C. Resultados semelhantes foram encontrados em estudos realizados com *Ac. lundii*, em que foi constatado a preferência alimentar das formigas por discos de plástico com concentração de 10% de sacarose ao invés de 1%, sendo percebida uma maior velocidade no carregamento dos discos com maior concentração de sacarose, além de ter havido maior recrutamento de operárias (ROCES; NUNES, 1993). Isso que sustenta o fato de as formigas buscarem recursos mais energéticos para realizarem suas atividades e alimentarem os fungos simbiotes. A necessidade nutricional do fungo faz com que as formigas procurem fontes de alimento com alto teor energético. Colônias de *Atta colombica* tiveram crescimento máximo das hifas quando dietas com maiores concentrações de carboidratos foram ofertadas às formigas (CRUMIÈRE et al., 2021).

Não houve diferença na velocidade de carregamento entre as iscas contendo maior e menor teor de sacarose, na temperatura de 38°C, em ambas as espécies, diferindo das hipóteses. A atividade de forrageamento das formigas é guiada por fatores como riqueza e abundância de espécies preferidas e também pelas condições climáticas como a temperatura (VIANA et al, 2004; SILVA et al., 2013). O aumento da temperatura causado pelas ações antrópicas, pode atuar de forma combinada com a diminuição e a abundância da riqueza de espécies selecionadas para forragear, uma vez que em altas temperaturas, as formigas são menos seletivas por recursos com maior teor de nutrientes e forrageiam recursos que as deixem menos tempo expostas a essa condição adversa, podendo levar a um empobrecimento da dieta das formigas e possíveis mudanças na colônia.

Além dos fatores físicos, como faixa de tolerância térmica e umidade relativa, a atividade de forrageamento pode ser influenciada por fatores bióticos, como a interação com outras espécies. Apesar de comumente utilizarem locais de nidificação e ritmo de forrageamento diferentes, *A. laevigata* e *A. sexdens* podem coexistir em alguns ambientes e, portanto, competirem por recursos, uma vez que possuem morfologia e amplitude de nichos semelhantes (GOTELLI; ELLISON, 2002; BOUCHEBTI et al., 2015).

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conhecimento do efeito da temperatura na seleção de recursos por duas espécies simpátricas de formigas cortadeiras do gênero *Atta* é importante para entender como o aquecimento global influencia na dinâmica de forrageamento dessas espécies e de suas funções ecológicas. *Atta laevigata* é mais rápida em localizar e iniciar o forrageamento dos recursos alimentares do que *A. sexdens* em temperaturas mais altas (38°C), provavelmente por ter uma faixa de tolerância térmica maior. O aumento da temperatura média global poderia aumentar a força competitiva por recursos de *A. laevigata* em relação à *A. sexdens*, implicando na exclusão da última em nível local. Os resultados ajudam a compreender como o aquecimento global pode alterar a dinâmica de forrageamento dessas espécies, a competição por recursos, a exclusão competitiva e suas implicações nas suas funções ecológicas. Conhecer os padrões de forrageamento em relação a seleção de recursos nutricionais em diferentes temperaturas, pode ajudar a compreender os efeitos da herbivoria dessas duas espécies em habitats naturais e manejados, onde ocorrem ambas as espécies. Além disso, por serem espécies de grande importância econômica e ecológica, prever as interações competitivas entre elas, é importante para ampliar os conhecimentos sobre a influência da temperatura nos padrões de escolha de material vegetal, além de outros comportamentos nas atividades de forrageamento desse grupo de formigas amplamente distribuídas em todos os biomas do Brasil.

REFERÊNCIAS

- ABRAM, P. K. et al. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. **Biological Reviews**. v. 92, n. 4, p. 1859-1876, 2017.
- ABREU, C. S. Forrageamento diário e sazonal de *Atta sexdens* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais nos biomas brasileiros. Universidade Federal de Lavras. **Dissertação**, 54f, 2015.
- ABRIL, S.; OLIVERAS, J.; GÓMEZ, C. Effect of temperature on the development and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile*, **Journal of Insect Science**. v. 10, n. 1, p.1-13, 2010.
- ARRESE, E. L; SOULAGES, J. L. Insect fat body: Energy, Metabolism and Regulation. **Annual Review of Entomology**. v.55, n. 1 p.207-225, 2010.
- AUGSPURGER, C. K. The potential impact of fungal pathogens on tropical plant reproductive biology. In: BAWA, K. S.; HADLEY, M. (Eds). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Carnforth: The Panthenon Publishing Group, p. 237-246, 1990.
- BALE, J. S. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology**. v. 8, n. 1, p. 1-16, 2002.
- BARRER, P. M.; CHERRETT, J. M. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting activity in the ant *Atta cephalotes* L. **Physiological Entomology**. v. 47, n. 1, p. 15-27, 1972.
- BASS, J.; CHERRETT, J. M. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology**. v. 20, n. 1, p. 1-6, 1995.
- BEATTIE, A. J.; HUGHES, L. Ant-plant interactions. In: HERRERA, C. M.; PELLMYR, O. (Eds). **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. 2.ed Oxford: Blackwell Science, p. 211-235. Capítulo 8, 2003.
- BEHRMANN, B. N. 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.
- 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, e17667, 2011.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade off nest thermoregulation for humidity control. **Journal of Ethology**, v. 28, n. 2, p. 399–403, 2010.
- BOLLAZZI, R.; KRONENBITTER, J.; ROCES, F. Soil temperature, digging behavior, and the adaptive value of nest depth in South America species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Oecologia**. v.158, n. 2, p. 165-175, 2008.

- BOLLAZZI, R.; ROCES, F. To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. **Animal Behavior**. v.74, n. 5, p. 1349-1355, 2007.
- BOUCHEBTI, S.; JOST, C.; FORTI, L. C.; FOURCASSIÉ, V. Comparative study of resistance to heat in two species of leaf-cutting ants. **Insectes Sociaux**. v. 62, p. 97-99, 2015.
- BROWN, M. J. F.; BONHOEFFER, S. On the evolution of claustral colony founding in ants. **Evolutionary Ecology Research**. v. 5, p. 305-313, 2003.
- CAMARGO, R. S. et al. Energy substrate used by workers of leaf-cutting ants during nest excavation. **Revista Brasileira de Entomologia**. v.57, n. 4, p. 397-400, 2013.
- CAMARGO, R. S. et al. Growth of population and fungus garden of *Atta sexdens rubropilosa* in response to foraged substrate. **Sociobiology**. v. 52, p. 633-643, 2008.
- CHOWN S. L.; SØRENSEN, J. G.; TERBLANCHE, J. S. Water loss in insects: An environmental change perspective. **Journal of Insect Physiology**. v. 57, n. 8, p. 1070-1084, 2011.
- COLEY, P. D.; AIDE, T. M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: PRICE, P.W.; LEWINSOHN, T.M.; FERNANDES, G.W.; BENSON, W.W. (eds.). **Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. p.25-49, New York, 1991.
- COSTA, A. N. et al. Adaptive foraging of leaf-cutter ants on spatiotemporal changes in resource availability in Neotropical savannas. **Ecological Entomology**. v. 44, n. 2, p. 227-238, 2019.
- COSTA, A. N.; BRUNA E. M.; VASCONCELOS, H. L. 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**. v. 6, e5612, 2018.
- COSTA, A. N.; VIEIRA-NETO, E. H. M. Species turnover regulates leaf-cutter ant densities in environmental gradients across the Brazilian Cerrado. **Journal of Applied Entomology**. v. 140, n. 6, p. 474-478, 2016.
- CRISTIANO, M. P. et al. *Amoimyrmex Cristiano*, Cardoso & Sandoval, gen. Nov. (hymenoptera: Formicidae): a new genus of leaf-cutting ants revealed by multilocus molecular phylogenetic and morphological analyses. **Austral Entomology**. v. 59, p. 643-676, 2020.
- CRUMIÈRE, A. J. J. The multidimensional nutritional niche of fungus-cultivar provisioning in free-ranging colonies of a neotropical leafcutter ant. **Ecology Letters**. v. 24, n. 11, p. 2439-2451, 2021.
- DELLA LUCIA, T. M. C.; SOUZA, D. J. Importância e história de vida das formigas cortadeiras. In: Terezinha Maria Castro Della Lucia. (Org.). **Formigas-Cortadeiras da Bioecologia ao Manejo**. 1ed. Viçosa, MG: Editora UFV, v. 1, p. 13-26, 2011.

DÍAZ, S et al. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services secretariat of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services. (Eds.) **Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services**. IPBES secretariat, Bonn, Germany, 2019.

EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY – EEA. The European environment – state and outlook 2020 – **Knowledge for transition to a sustainable Europe**. Luxembourg, 2020.

FARIAS, J. et al. Seed dispersal and predation of *Buchenavia tomentosa* Eichler (*Combrataceae*) in Cerrado *sensu stricto*, midwest Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. v. 75, n. 4, p. 88-96, 2015.

FARJI-BRENER, A. G.; TADEY, M. Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility - causes and consequences. In: LUCERO, D.P.; BOGGS, J.E. (Eds) **Soil fertility**, Nova Science Publishers, New York, p.81-91, 2009.

FARJI-BRENER, A. G.; WERENKRAUT, V. A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. **Ecological Entomology**, v. 40, n. 2, p. 150–158, 2014.

FORTI, L. C. et al. 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. 514-525, 2020.

FOWLER, H. G. et al. A pest is a pest is a pest? The Dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. **Environmental Management**. v. 13, n. 6, p. 671-675, 1989.

FOWLER, H. G. et al. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZZI, A. R.; PARRA J. R. P. (Eds.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, p. 131-223, 1991.

FOWLER, H. G.; ROBINSON, S. W. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**. v. 4, n. 1, p. 239-247, 1979.

GALETTI, M.; PEDRONI, F. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. New York, v. 10, n. 1, p. 27-39, 1994.

GIESEL, A.; BOFF, M. I. C.; BOFF, P. Seasonal Activity and Foraging Preferences of the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens piriventris* (Santschi) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**. v. 42, n. 6, p. 552-557, 2013.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. Assembly rules for New England ant assemblages. **OIKOS**. v. 99, n. 3, p. 591-599. 2002.

HELANTERÄ, H.; RATNIEKS, F. L.W. Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. v. 275, n. 1640, p. 1255–1260, 2008.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, Harvard University Press, 733 p. 1990.

HOWARD, J. J.; WIEMER, D. F. Chemical ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. In: LOFGREN, C.S.; VANDER MEER, R.K. (eds.). *Fire Ants and Leafcutting Ants: **Biology and Management***. p.260-273. Westview Press, Boulder, 1986.

HUEY, R. B. et al. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behavior, physiology and adaptation. ***Philosophical Transactions of the Royal Society B***. v. 367, n. 1596, p. 1665-1679, 2012.

JONKMAN, J. C. M. Ant nest as accelerators of succession in Paraguayan pastures. *The role of Arthropods in Forest Ecosystems*. cap. 10, p. 85-87, New York. 1977.

JOLY, C. A.; QUEIROZ, H. L. Pandemia, biodiversidade, mudanças globais e bem-estar humano. ***Estudos avançados*** (ONLINE). v. 34, p. 67-82, 2020.

JUTSUM, A. R.; QUINLAN, R. J. Flight and substrate utilization in laboratory-reared males of *Atta sexdens*. ***Journal of Insect Physiology***. v.24, n. 12, p. 821-825, 1978.

KHADEMPOUR, L et al. From plants to the ants: fungal modification of leaf lipids for nutrition and communication in the leaf cutter ant fungus garden ecosystem. ***American Society for Microbiology Journals***. v. 6, n.2, p.1-33, 2021.

LEAL, I. R., WIRTH, R.; TABARELLI, M. Formigas cortadeiras e a ambiguidade de suas relações com plantas. In DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. (Eds.). ***Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva***. p. 217-239. Technical Books Editora, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, 2012.

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.

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, 1987.

LOBRY DE BRUYN, L. A.; CONACHER, A. J. The role termites and ants in soil modification – a review. ***Australian Journal of Soil Research***. v.28, n. 1, p. 55-93, 1990.

MAGNUSSON, W. E et al. Effects of Brazil's Political Crisis on the Science Needed for Biodiversity Conservation. ***Frontiers in Ecology and Evolution***. v. 6, p. 1-5, 2018.

MERRILL, A. L.; WATT, B. K. Energy value of foods: basis and derivation. Washington. United States Department of Agriculture, 1973. 105p.

MEYER, S. T.; ROCES, F.; WIRTH, R. Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intraspecific and within-plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. ***Functional Ecology***. London, v. 20, n. 1, p. 973-981, 2006.

MOREIRA, A. et al. Nest Architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). ***Studies on Neotropical Fauna and Environment***. v. 39, n. 2, p. 109-116, 2004.

MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C.; DAVIDSON, E. A. Influence of leaf-cutting ant nest on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecological Society of America**. v. 98, n. 5, p. 1265-1276, 2003.

MUNDIM, F. M.; COSTA, A. N.; VASCONCELOS, H. L. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. v. 130, n. 1, p. 47-54, 2008.

NICKELE, M. A. et al. Daily foraging activity of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. **Sociobiology**. v. 63, n. 1, p. 645-650, 2016.

OLIVEIRA, C. A. Dispersão de sementes arbóreas pela formiga cortadeira *Atta sexdens* (L.) em Cerrado na região sul do Tocantins. **Dissertação**. 59f. Universidade Federal do Tocantins, 2019.

OLIVEIRA, P. S. et al. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldi* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). **Biotropica**. Malden, v. 27, n. 4, p. 518-522, 1995.

OMS, C. S.; CERDÁ, X.; BOULAY, R. Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants? **The Science of Nature**. v. 104, n. 42, p. 5-6, 2017.

OUDENHOVE, L VAN. et al. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. **The science of nature**. v. 98, p. 1009-1017, 2011.

PIKART, T.G. et al. Dispersion of seeds of tree species by the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus molestans* in Viçosa MG, Brazil. **Sociobiology**. v.56, n. 3, p. 645-652, 2010.

PILATI, A.; QUIRAN, E. Foraging patterns of *Acromyrmex lobicornis* (Formicidae: Attini) in a grassland of Lihue Calel National Park, La Pampa, Argentina. **Ecologia Austral**. v. 6, p. 123-126, 1996.

PINTO-TOMÁS, A. A. et al. Symbiotic nitrogen fixation in the fungus garden of leaf-cutter ants. **Science**. v.326, n. 5956, p. 1120-1123, 2009.

PRATHER, R. M. et al. Using metabolic and thermal ecology to predict temperature dependent ecosystem activity: a test with prairie ants. **Ecology**. v. 99, n. 9, p. 2113-2121. 2018.

QUINLAN, R. J.; CHERRETT, J. M. Aspects of symbiosis of the leaf-cutting *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. **Ecological Entomology**. v. 3, n. 3, p. 221-230, 1978.

RAMIREZ-OLIER, J. P. et al. Walking and foraging activity of *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) at different temperatures. **Physiological Entomology**. v. 47, n. 3, p. 162-169, 2022.

RIBEIRO, J. D. Formigas cortadeiras *Atta sexdens* L. forrageiam preferencialmente sobre plantas submetidas a estresse hídrico? **Dissertação**. 83f. Universidade Federal de Pernambuco, 2009.

RIBEIRO, M. M. R.; MARINHO, C. G. S. Seleção e forrageamento em formigas-cortadeiras. In: Terezinha Maria Castro Della Lucia. (Org.). **Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. Viçosa: Editora UFV, v.1, p. 189-203, 2011.

ROCES, F.; NÚÑEZ, J. A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behavior**. v. 45, n. 1, p. 135-143, 1993.

SCHERBER, C. et al. Multi-factor climate change effects on insect herbivore performance. **Ecology and Evolution**. v. 3, n. 6, p. 1449-1460, 2013.

SCHLINDWEIN, M. N. Dinâmica de ataque de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 sobre a vegetação: uso e manipulação de recursos e armadilha de solo para estimar o comportamento de forrageamento. **Revista Brasileira Multidisciplinar**. v.8, n.2, p.153-166, 2004.

SILVA, A. et al. Survival of *Atta sexdens* workers on different food sources. **Journal of Insect Physiology**. v. 49, n. 4, p.307-313, 2003.

SILVA, E. J. et al. Protein content of leaf-cutting ant queens before the nuptial flight and during the post-claustral phase. **Revista Brasileira de Entomologia**. v.58, n. 4, p. 333-336, 2014.

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**. (Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 72f, 2011.

SILVA, P. S. D. et al. Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. v. 147, n. 2, p.110-119, 2013.

SEAL, J. N. Scaling of body weight and fat content in fungus-gardening ant queens: does this explain why leaf-cutting ants found claustrally? **Insectes Sociaux**. n. 56, p. 135-141, 2009.

SPICER, M. E. et al. Thermal constrains of foraging of tropical canopy ants. **Oecologia**. v. 183, p. 1007-1017, 2017.

SIQUEIRA, F. F. S. et al. Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest. **Biotropica**. v. 50, n. 5, p. 779-788, 2018.

SOUSA-SOUTO, L. SCHOEREDER, J. H.; SCHAEFER, C. E. Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. **Austral Ecology**. Camberra, v. 32, n. 7, p. 758-765, 2007.

SOUSA-SOUTO, L.; STERNBERG, L. Ciclagem de nutrientes por formigas-cortadeiras. In: Terezinha Maria Castro Della Lucia. (Org.). **Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. Viçosa: Editora UFV, v. 1, p. 249-262, 2011.

STERNBERG, L. S. L. et al. 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.

SWANSON, A. C. et al. Welcome to *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.

THE ENVIRONMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE - IPCC. Summary for Policymakers. In: **Climate Change 2021: The Physical Science Basis**. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. MASSON-DELMOTTE, V. (Eds.). Cambridge University Press, 2021.

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. 53, n. 40, p. 1–13, 2014.

TOLEDO, M. A. de et al. Two castes sizes of leafcutter ants in task partitioning in foraging activity. **Ciência Rural**. v. 46, n. 11, p. 1902–1908, 2016.

URBAS, P. et al. Cutting more from cut forests – Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. **Biotropica**. v. 39, n. 4, p. 489-495, 2007.

VAN GILS, H. A. J. A.; GOMEZ, L. E.; GAIGL, A. *Atta sexdens* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) Demography in the Colombian Amazon: an evaluation of the palatable forage hypothesis. **Environmental Entomology**. v. 48, n. 4, p. 770-776, 2011.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, J. M. The effect of wilding on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Entomologia experimentalis et Applicata**. The Netherlands. v. 78, n. 1, p. 215-220, 1996.

VIANA, L. R. et al. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. **Neotropical Entomology**. v. 33, n. 3, p. 391-393, 2004.

WAHL, V.; PFEFFER, S. E.; WITTLINGER, M. Walking and running in the desert ant *Cataglyphis fortis*. **Journal of Comparative Physiology A**. v. 201, p. 645-656, 2015.

WEISKOPF, S. R. et al. Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. **Science of The Total Environment**. v.733, n. 137782, 2020.

WELCH, L. E; BAUDIER, K. M. HARRISON, J. F. Warmer mid-day temperature increase leaf intake by increasing forager speed and success in *Atta colombica* during the rainy season. **Insectes Sociaux**. v. 67, n. 2, p. 213-219. 2020.

WETTERER, J. K.; HIMLER, A. G.; YOSPIN, M. M. Foraging ecology of the desert leaf-cutting ant, *Acromyrmex versicolor*, in Arizona (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**. v. 36, n. 2, p. 1-17, 2000.

WIRTH, R. et al. Herbivory of leaf-cutter ants: a case study of *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. **Ecological Studies**. v.164, n.1 Springer - Berlin p.1–233, 2003.