

VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL NA ATIVIDADE FORRAGEIRA DA SAÚVA (*Atta laevigata*)

Heraldo L. VASCONCELOS¹

RESUMO - Na Amazônia, a regeneração natural da floresta em pastos e cultivos abandonados pode ser afetada pelas saúvas, pois estas são importantes predadoras das plântulas e das sementes das espécies arbóreas que eventualmente ali se estabelecem. Entretanto, pouco se sabe sobre como as chances de uma dada planta ser atacada ou de uma semente ser removida pelas saúvas varia no tempo e no espaço. Com este intuito, estabeleci uma parcela de 80 x 120 m, subdividida em quadrantes de 10 x 10m, em um campo abandonado próximo a Manaus. Na periferia desta parcela haviam 3 ninhos da saúva *Atta laevigata*. Ao longo de 1 ano, determinei quais plantas (das espécies arbóreas somente) foram atacadas pelas formigas. Determinei também como variou a atividade de coleta de sementes por *A. laevigata*. Para isto utilizei grãos de feijão (*Phaseolus vulgaris*). Iscas, com cerca de 20 feijões cada, foram distribuídas pela parcela ao longo do ano. Finalmente, determinei se plantas (mudas de *Bellucia imperialis*) estabelecidas em solo desnudo tinham uma maior chance de serem atacadas do que aquelas estabelecidas em solo com cobertura de gramíneas. Os resultados mostram que a atividade de coleta de sementes foi espacialmente agregada. A maior atividade foi observada nas regiões sudeste e noroeste da parcela, em geral, próximo aos ninhos. Forte variação temporal na coleta de sementes também foi observada. O pico máximo de atividade ocorreu em meados de julho e o de menor atividade em meados de janeiro. A atividade de corte seguiu um padrão similar. Houve uma clara diminuição no número de plantas atacadas entre novembro e janeiro. A proporção de plantas atacadas por parcela variou entre 6 e 89%. A incidência de ataques por saúvas sobre mudas de *B. imperialis* não variou em função da cobertura vegetal (com ou sem gramíneas). Isto possivelmente em função da forte heterogeneidade espacial na atividade de *A. laevigata*, que encobriu qualquer efeito devido a cobertura vegetal.

Palavras-chave: formigas, *Atta laevigata*, herbivoria, Amazônia, regeneração florestal

Spatio-Temporal Variation in the Foraging Activity of the Leaf-cutting Ant (*Atta laevigata*)

SUMMARY - Forest regeneration in abandoned lands of Amazonia can be affected by leaf-cutting ants, since these ants are important predators of the seeds and seedlings of tree species which eventually arrive or emerge in these areas. However, little is known about how rates of seed and seedling predation vary in space and time. With this objective, I established a plot of 80 by 120 m, divided into 10 x 10 m quadrants, in an abandoned field near Manaus, in Brazilian Amazonia. There were three leaf-cutting ant (*Atta laevigata*) nests close to this plot. For one year, I determined which plants (tree species only) were attacked by the ants. I also determined the temporal and spatial variation in seed predation. For this, "seed baits" (20 *Phaseolus vulgaris* seeds in each) were distributed along the plot for one year. Finally, I determined if seedlings (*Bellucia imperialis*) transplanted into bare soil had a greater chance of being attacked than those transplanted into areas with a dense grass cover. Results show that seed predation activity was spatially aggregated. More predation was observed in the south-east and north-west portions of the plot, generally close to where nests were located. Strong temporal variation in seed predation rates was also observed. The greatest rates were observed around July, while the lowest ones around January. The temporal distribution of attacks on tree seedlings and saplings followed a similar pattern. There was a clear decrease in the number of plants attacked between November and January. The proportion of plants attacked per quadrant varied between 6 and 89%. The number of *B. imperialis* seedlings attacked did not vary in response to vegetation cover (with or without grass cover), presumably due to the large spatial heterogeneity in *A. laevigata* foraging activity, which obscured any eventual effect of vegetation cover.

Key-words: Ants, *Atta laevigata*, Amazon forest, secondary forest regeneration, herbivory

Coordenação de Pesquisas em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Cx. Postal 478, 69011-970 Manaus, AM, Brasil

INTRODUÇÃO

As formigas dos gêneros *Atta*, conhecidas como formigas cortadeiras ou saúvas, ocorrem exclusivamente na América, desde o sul dos Estados Unidos até o Norte da Argentina. Estas formigas pertencem a tribo Attini (sub-família Myrmicinae) que é única entre as formigas por seu hábito de cultivar fungo como fonte de alimento. Os gêneros mais primitivos da tribo Attini cultivam fungo sobre fezes de insetos e matéria vegetal morta, enquanto *Atta* usa material vegetal vivo como substrato para o fungo (Weber, 1982). As formigas cortadeiras tem a capacidade de utilizar um grande número de espécies vegetais, provavelmente porque o fungo que cultiva pode degradar compostos vegetais que geralmente são nocivos a outros insetos herbívoros (Cherrett, 1980).

As saúvas são consideradas os “herbívoros dominantes” da região Neotropical, já que consomem mais vegetação que qualquer outro grupo de animais com diversidade taxonômica comparável (Hölldobler & Wilson, 1990). Por exemplo, estima-se que numa floresta semi-decídua do Panamá as saúvas consumam 1,6% de toda a produção foliar, uma porcentagem bem maior que aquela consumida por outros herbívoros, como os macacos-guariba (0,8%) ou o bicho-preguiça (0,6%) (Haines, 1978). A herbivoria por saúvas acelera a ciclagem de nutrientes e assim pode ser benéfica ao nível do ecossistema (Haines, 1978; Moutinho, 1998).

Entretanto, a herbivoria por saúvas muitas vezes afeta o crescimento, reprodução ou a sobrevivência da planta, e por isto o controle das populações de saúvas é geralmente um pré-requisito para o estabelecimento de alguns cultivos e plantações (Cherrett, 1986).

Alguns estudos indicam que o controle das populações de saúvas pode acelerar a regeneração florestal em áreas de pasto ou cultivo abandonado na Amazônia, particularmente em áreas cultivadas intensivamente e por um período longo (Uhl *et al.*, 1991). Nestas áreas a regeneração da floresta dá-se de forma muito lenta em função da falta de sementes de espécies florestais no banco de sementes, da falta de sítios adequados para a germinação, da alta taxa de predação sobre as sementes, da alta taxa de herbivoria e do estresse hídrico sofrido pelas plantas jovens (Nepstad *et al.*, 1998). Um dos principais herbívoros e predadores de sementes existentes nestas áreas são as saúvas (Moutinho *et al.*, 1993; Vasconcelos & Cherrett, 1997; Nepstad *et al.*, 1998), especialmente *Atta sexdens* e *A. laevigata*, espécies que são favorecidas pela conversão da floresta primária em pastagens ou cultivos (Vasconcelos & Cherrett, 1995).

Num estudo sobre o impacto de *Atta laevigata* na regeneração arbórea em campos e cultivos abandonados da Amazônia foi observado que as chances de uma dada planta ser atacada e sobreviver ao ataque por saúvas depende da espécie de planta, da idade ou tamanho da planta, e do número de vezes que é atacada (Vasconcelos & Cherrett, 1997).

Algumas espécies são mais suscetíveis que outras, assim como plantas pequenas ou atacadas repetidas vezes são mais suscetíveis que as plantas maiores ou aquelas atacadas apenas uma vez (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Há evidências também de que variações temporais e espaciais na atividade forrageira das saúvas podem influenciar as chances de uma dada planta ser atacada ou de uma semente ser removida pelas saúvas (Vasconcelos, 1997). Para melhor avaliar esta hipótese determinei os padrões temporais e espaciais da atividade de forrageira da saúva *Atta laevigata* em uma área em início de regeneração florestal.

A. laevigata é uma espécie com ampla distribuição na América do Sul, ocorrendo desde o sul do Brasil até a região central da Colômbia e Venezuela (Gonçalves, 1967). Na Amazônia, *A. laevigata* ocorre em pequenas manchas de mata circundadas por savana mas está ausente da floresta contínua (Gonçalves, 1967; Vasconcelos & Cherrett, 1995). Juntamente com *Atta sexdens*, *A. laevigata* é uma das principais pragas de plantações e muitos cultivos da região (Gonçalves, 1967).

MÉTODOS

O trabalho foi desenvolvido em um pequeno sítio abandonado, localizado 7 km ao norte de Manaus, Brasil (3°05'Sul, 60°00'Oeste). Em Manaus a precipitação média anual é de 2100 mm e tem uma distribuição sazonal, havendo uma estação caracteristicamente mais seca entre

junho e outubro (Ribeiro, 1976). Antes de ser abandonado este sítio fora utilizado para o cultivo de mandioca e depois para o plantio de castanha-do-pará. Em 1990 a área plantada foi derrubada e limpa com trator, sendo então abandonada. Em meados de 1992, quando iniciei este estudo, a área abandonada havia sido colonizada e era dominada por gramíneas, ciperáceas, e arbustos. Árvores, a maioria indivíduos jovens com menos de 1 m de altura, especialmente *Cecropia* spp., *Vismia* spp., *Bellucia imperialis*, *Casearia* spp. e *Byrsonima crysophylla*, estavam distribuídas por toda a parcela.

Para este estudo estabeleci uma parcela de 80 por 120m, que foi subdividida em quadrantes de 10 por 10 m. Na periferia desta parcela haviam 3 ninhos de *A. laevigata*, sendo um ao sul, um sudeste e outro a noroeste da parcela.

Experimento sobre predação de sementes

Este experimento foi planejado com o intuito de determinar possíveis variações temporais e sazonais na atividade de coleta de sementes por *A. laevigata*. Para isto utilizei grãos de feijão (*Phaseolus vulgaris*) em função da dificuldade em obter uma grande quantidade de sementes de plantas nativas ao longo de todo o ano. Entretanto, os feijões tem tamanho próximo àquele das sementes normalmente carregadas pelas saúvas. Um feijão pesa cerca de 0,15 g, sendo que as saúvas geralmente coletam sementes de peso variando entre 0,1 e 0,4 g (Moutinho

et al., 1993).

No centro e em cada um dos cantos de cada quadrante de 10 x 10 m coloquei uma "isca" com cerca de 20 feijões cada. Após 72 h contei o número de iscas removidas pelas saúvas. Este experimento foi repetido a cada duas semanas por 1 ano, num total de 27 repetições. Metade dos feijões de cada isca foram colocados dentro de um saquinho plástico (com capacidade para 120 ml) e a outra metade sobre o saquinho. Isto permitiu distinguir as iscas exploradas pelas saúvas daquelas exploradas por outros predadores de sementes, como por exemplo roedores. Isto porque as saúvas ao encontrar a isca removem todos os feijões, incluindo aqueles dentro do saquinho, e ali deixam marcas características (cortes semi-circulares no plástico).

Regeneração natural

Determinei também o padrão espacial e temporal de ataques por *A. laevigata* sobre os indivíduos das espécies arbóreas que se estabeleceram na área de estudos, uma vez que esta foi abandonada e a floresta começou a regenerar-se. Para isto marquei com etiquetas de alumínio todos os indivíduos encontrados em 39 parcelas de 10 x 10 m. A cada 2-4 meses um novo censo era conduzido de modo a marcar as plantas nascidas naquele período. Como no experimento anterior, determinei, a cada duas semanas, quais plantas foram atacadas pelas saúvas. As plantas atacadas por *A. laevigata*

tem suas folhas cortadas pelo pecíolo e em geral são totalmente desfolhadas.

Plantio de mudas

Dois experimentos, envolvendo o plantio de mudas de espécies arbóreas foram conduzidos. O primeiro deles envolveu o plantio de 6 espécies: *Bellucia imperialis*, *Cariniana micrantha*, *Cecropia purpurascens*, *Hevea guianensis*, *Vismia cayennensis* e *Trema micrantha*. Oitenta mudas de cada uma destas espécies foram plantadas em quatro parcelas (20 mudas por parcela) de 8 x 12 m cada. O espaçamento das mudas dentro da parcela foi de 80 cm, e a posição das mudas determinada aleatoriamente. Todos os olheiros (orifício de entrada e saída para uma trilha de forrageamento) existentes dentro e ao redor das parcelas foram marcados. Trinta dias após o plantio, determinei quais plantas haviam sido atacadas pelas saúvas. Determinei também a distância de cada planta, atacada ou não, até o olheiro mais próximo.

O segundo experimento foi organizado na forma de blocos casualizados, havendo dois tratamentos por bloco. Em um deles a cobertura de gramíneas (*Paspalum* spp.) existente foi removida manualmente de modo a plantar as mudas em solo desnudo, enquanto no outro a cobertura foi mantida. A cobertura de gramíneas foi removida manualmente de uma parcela de 2 x 2,5 m, sendo deixada uma parcela, de igual tamanho, ao lado desta, com cobertura de gramíneas. Três mudas de

Bellucia imperialis foram plantadas no centro de cada parcela, deixando um espaçamento de 50 cm entre as mudas. No total, 16 blocos foram estabelecidos.

Análise dos dados

Para determinar o padrão espacial e temporal de remoção de sementes ou de ataque sobre as plantas da área de estudos, a razão entre a média e a variância (do número de iscas de feijões removidas ou do número de plantas atacadas por parcela/ponto amostral ou unidade de tempo) foi calculada. Uma razão igual ou próxima a 1 indica que o padrão é ao acaso, enquanto valores inferiores ou superiores a 1 indicam, respectivamente, um padrão uniforme ou agregado. Utilizei o teste de Qui-quadrado descrito em Brower & Zar (1977) para testar se os valores calculados diferiam significativamente de 1, isto é de um padrão ao acaso.

Utilizei um teste de *t* pareado para determinar se o número de mudas atacadas variava em função da muda ter sido plantada entre gramíneas ou em solo desnudo.

RESULTADOS

Predação de sementes

Em média, 21,9% das iscas de feijões colocadas em cada um dos 213 pontos amostrais distribuídos na área de estudos foram encontrados e removidos pelas formigas. A atividade de remoção das iscas foi espacialmente agregada (razão entre a variância e a média do número de iscas removidas por ponto de coleta =

4,46, $\chi^2 = 945,7$, $n = 213$, $p < 0,001$). Em cerca de 20% dos pontos amostrais nenhuma ou apenas uma das iscas foi removida, enquanto em contraste em alguns outros pontos a maioria das iscas foi removida (Fig. 1). A maior atividade foi observada nas regiões sudeste e noroeste da parcela (Fig. 2).

Forte variação temporal na atividade de remoção das iscas também foi observada. O pico máximo de atividade foi observado em meados de julho e o de menor atividade em meados de janeiro, quando apenas cerca de 10% das iscas foram removidas (Fig. 3A). A razão entre a variância e a média do número de iscas removidas por censo foi igual à 5,14, indicando que a atividade de remoção de iscas teve um padrão agregado no tempo ($\chi^2 = 133,8$, $n = 27$, $p < 0,001$).

Regeneração natural

A atividade de corte seguiu um padrão bastante similar ao observado através do experimento com iscas de feijões. Houve maior atividade entre abril e agosto do que entre novembro e janeiro (Fig. 3B).

O número de plantas atacadas numa dada parcela foi proporcional ao número de plantas existentes naquela parcela. Mais plantas foram atacadas onde a densidade de plantas era maior (Fig. 4A, Coeficiente de correlação de Spearman, $r_s = 0,734$, $n = 38$, $p < 0,001$). Já a proporção (do total existente) de plantas atacada por parcela foi independente da densidade (Fig. 4B, $r_s = 0,073$, $n = 38$,

$p \gg 0.05$). A proporção de plantas atacadas por parcela variou entre 6 e 89% (Fig. 4B), indicando que a atividade de corte foi bastante variável espacialmente.

Plantio de mudas

A distância média para o olheiro (entrada de uma trilha de forrageio) mais próximo foi significativamente menor para as mudas que haviam sido atacadas 30 dias após o transplante do que para aquelas que não haviam sido atacadas (média \pm erro padrão; mudas

atacadas = $3,8 \pm 0,2$, não atacadas = $5,9 \pm 0,2$; $F_{1,472} = 42,5$, $p < 0,001$).

No experimento onde mudas de *Bellucia imperialis* foram transplantadas em parcelas com ou sem cobertura de gramíneas, não foi observado um efeito da cobertura vegetal sobre a incidência de ataques por saúvas nas mudas (Tab. 1; teste de t pareado, $p > 0,05$ em todos os três períodos amostrais). Em geral, o que se observou foi que se alguma das mudas de um tratamento dentro de um dado bloco foi atacada, as do outro

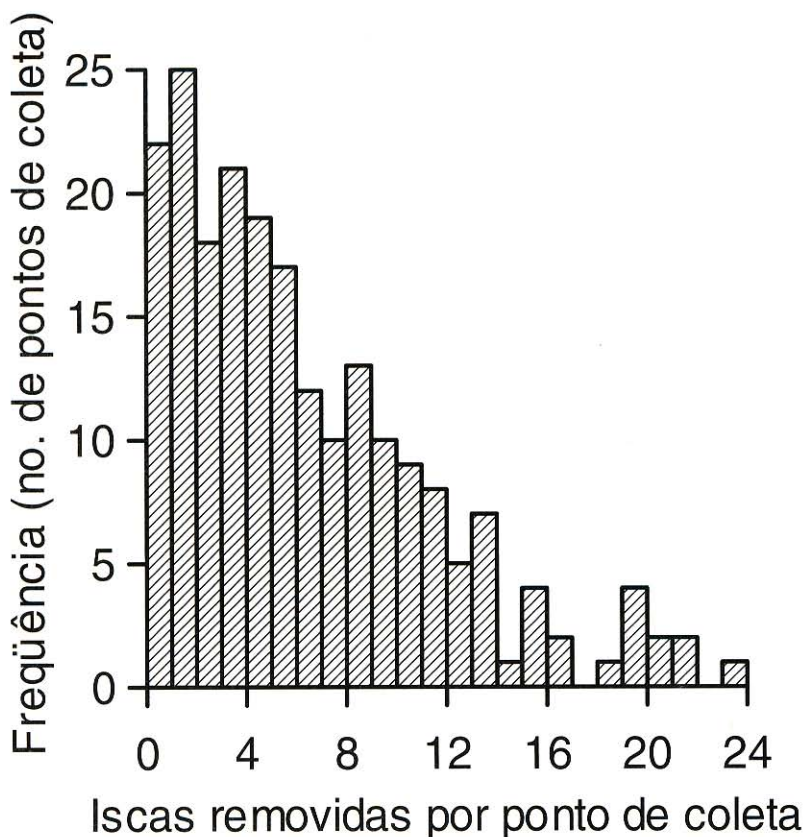


Figura 1. Histograma de frequência do número de isclas de feijão encontradas e removidas por *A. laevigata* por ponto amostral ($n = 213$ pontos amostrais) ao longo de 1 ano.

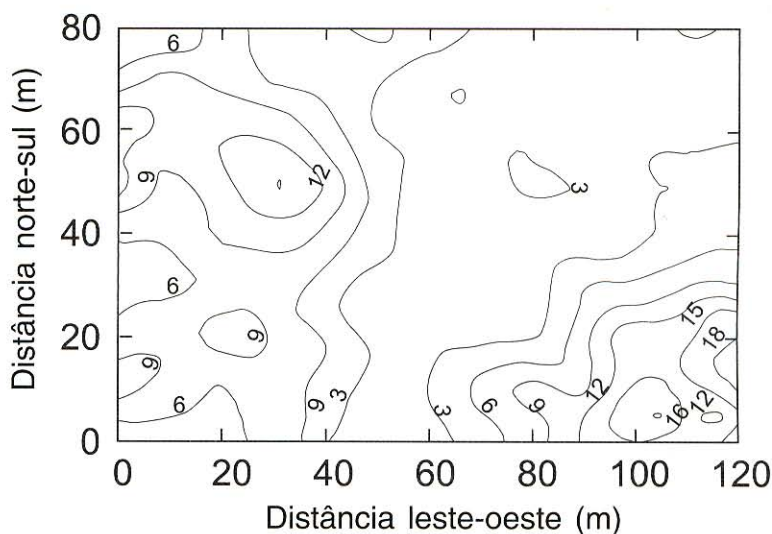


Figura 2. Distribuição espacial da atividade de coleta de sementes (iscas de feijão) por *A. laevigata*. As isolinhas representam as áreas com igual número de iscas removidas ao longo do ano.

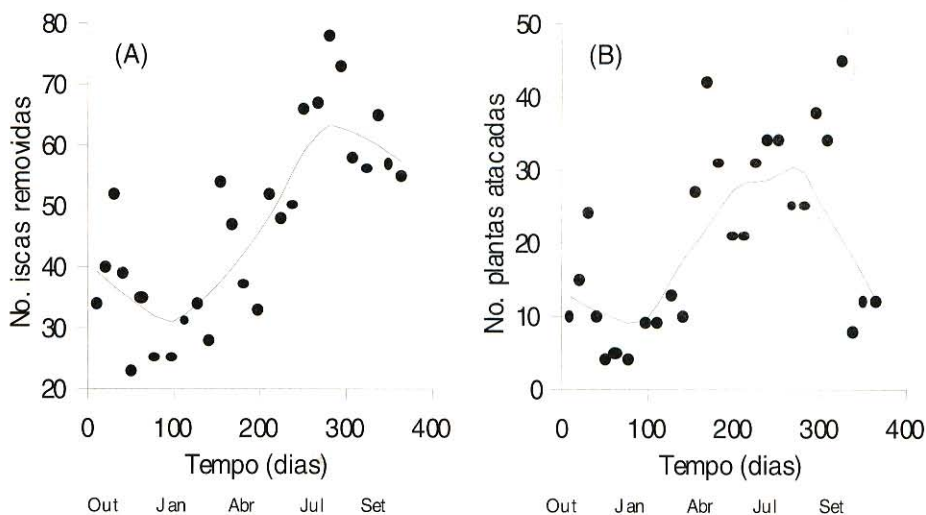


Figura 3. Variação na atividade forrageira de *A. laevigata* entre outubro de 1992 e setembro de 1993. Os pontos em (A) representam o número de iscas de feijão encontradas e removidas pelas formigas após 72 h, enquanto os pontos em (B) representam o número de plantas (espécies arbóreas somente) atacadas a cada 2 semanas.

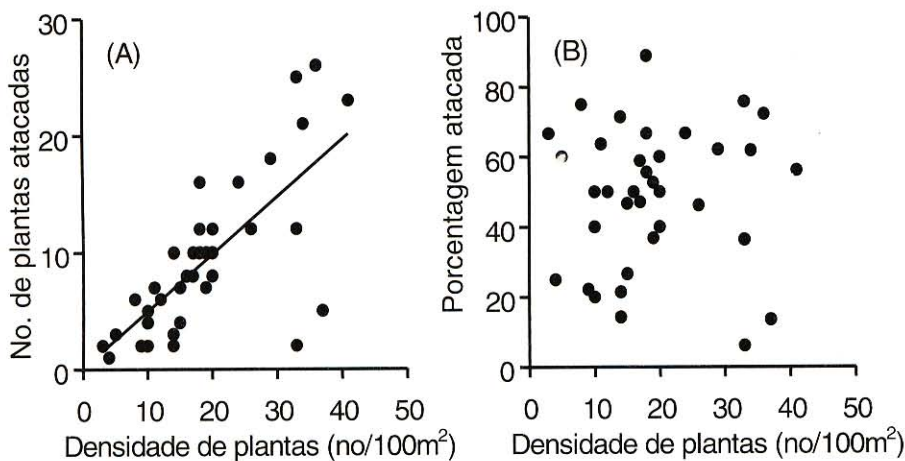


Figura 4. (A) Relação entre a densidade local de plantas (plantas por 100m²) e (A) o número absoluto ou (B) a porcentagem de plantas atacadas por *A. laevigata*.

tratamento também foram. Do mesmo modo, se dentro de um bloco não observou-se ataque sobre as mudas de um dado tratamento o mesmo ocorreu para as mudas do outro tratamento (Tab. 2). Isto indica que em geral é mais importante “onde a planta está” do que “com quem ela está.

DISCUSSÃO

Variação temporal

Forte variação temporal na atividade de forrageio de *A. laevigata* foi observada. A atividade foi bem maior entre abril e agosto do que entre novembro e janeiro. É possível que o aumento ou diminuição na atividade esteja relacionado a um concomitante aumento ou diminuição na qualidade ou quantidade dos recursos vegetais. Assim a atividade poderia aumentar quando houvesse maior disponibilidade de folhas jovens (p. ex. Rockwood, 1975; Shepherd, 1985)

e/ou quando as folhas fossem mais nutritivas ou quando tivessem uma menor concentração de compostos secundários (Hubbell *et al.*, 1984). Entretanto, o fato de que forte variabilidade temporal na atividade foi observada não só através do monitoramento das plantas atacadas ao longo do ano (cuja qualidade ou quantidade da folhagem poderia variar ao longo do ano), mas também através do oferecimento contínuo de um mesmo recurso (iscas de feijões) às formigas, sugere que esta hipótese não é verdadeira. No experimento com iscas de feijões não houve qualquer variação sazonal no recurso sendo oferecido às formigas, já que exatamente a mesma quantidade e tipo de feijão foi oferecido ao longo do ano. Ou seja, embora a qualidade e quantidade de recursos disponíveis manteve-se uniforme ao longo do tempo, a intensidade de exploração deste mesmo recurso variou

Tabela 1. Porcentagem média (\pm erro padrão da média) de mudas de *Bellucia imperialis*, plantadas em solo desnudo ou em solo com cobertura de gramíneas, atacadas por *A. laevigata*.

Tempo após o plantio	Tratamento	
	Entre gramíneas	Em solo desnudo
7 dias	33,3 + 11,0	39,6 + 12,2
21 dias	47,9 + 12,2	50,0 + 12,2
70 dias	75,0 + 9,9	81,2 + 9,1

Tabela 2. Porcentagem dos blocos experimentais (n = 16) onde tanto as mudas de *Bellucia imperialis* plantadas em solo desnudo como em solo com cobertura de gramíneas foram atacadas, onde nenhuma muda de nenhum dos tratamentos foi atacada, ou onde somente aquelas de um dos dois tratamentos foram atacadas.

Tempo após o plantio	Tratamentos por bloco		
	Nenhum	Um	Ambos
7 dias	43,8	25,0	31,2
21 dias	37,5	12,5	50,0
70 dias	0	12,5	87,5

fortemente.

Em regiões subtropicais a sazonalidade na atividade das formigas cortadeiras é explicada em parte por variações na temperatura ao longo do ano, havendo uma clara diminuição na atividade durante o período mais frio (Fowler, 1981). Na Amazônia a sazonalidade do clima está associada principalmente a sazonalidade na precipitação (Ribeiro, 1976). Assim, é possível que a variabilidade temporal na atividade de *A. laevigata* seja função de variações na quantidade de chuvas. De fato, a atividade diminuiu no princípio da estação chuvosa (novembro a janeiro) e atingiu um pico no final das chuvas e princípio da seca (abril a agosto). Entretanto, é também no princípio da estação chuvosa que

ocorre a reprodução das colônias (época do vôo nupcial ou revoadas). Deste modo, a diminuição na atividade de forrageio durante o princípio das chuvas pode ser na verdade resultado do fato da colônia estar envolvida com outras atividades, como por exemplo o alargamento dos olheiros sobre o ninho, atividade esta que ocorre somente no período reprodutivo (Autuori, 1941). Do mesmo modo é possível que, para criar novas rainhas e machos, a colônia tenha uma maior demanda por recursos vegetais (que se transformarão em fungo e assim em alimento para as larvas), e que o aumento observado em atividade no fim das chuvas e princípio da seca seja coincidente com o período de criação das larvas de reprodutivos. De fato,

estudos com *Acromyrmex octospinosus* mostram que o consumo de vegetação aumenta durante o período de criação das larvas de sexoados, decaindo logo após a revoada (Lewis, 1975). Entre as formigas de correição (*Eciton* spp.) um fenômeno relativamente similar também ocorre. Estas formigas apresentam um ciclo estacionário e outro nômade de atividades. É durante a fase nômade que a maior parte do desenvolvimento larval ocorre e é também durante esta fase que a colônia está mais ativa, mudando de ninho todos os dias à procura de alimento para a colônia (Gotwald, 1995).

Variação espacial

Está a heterogeneidade espacial na atividade de *A. laevigata*, aqui observada, relacionada a heterogeneidade na distribuição dos recursos vegetais? Estudos com *A. colombica* indicam que em ambiente florestais a colônia dirige seus esforços (estabelecendo trilhas de forrageio) para os setores mais produtivos do território, em particular para onde as espécies mais palatáveis estão situadas (Shepherd, 1985). Entretanto, mesmo em áreas de reflorestamento ou em monocultivos, onde a distribuição dos recursos vegetais é muito mais homogênea que em uma floresta, a atividade forrageira das saúvas é agregada espacialmente (Barnola *et al.*, 1994). Do mesmo modo aqui, embora exatamente o mesmo recurso (iscas de feijões) tenha sido disponibilizado por toda a área de estudos, a atividade de exploração deste recurso esteve restrita a algumas “áreas-core” (Fig. 2). Como observado

neste e em outros estudos (Fowler & Stiles, 1980; Shepherd, 1982; Vasconcelos, 1990; Farji Brener & Sierra, 1993), a chance de uma planta ser encontrada e atacada pelas saúvas depende da distância desta planta até uma trilha de forrageio já existente. Quanto mais próxima à trilha maior a chance da planta ser atacada. Mas o que determina que uma trilha seja estabelecida em uma dada área e não em outra? Os resultados indicam que a distância até o ninho é um dos fatores determinantes, já que a maior atividade foi observada nas imediações dos ninhos. Isto ao menos em áreas como a estudada, em início de sucessão de vegetal, e onde forte heterogeneidade na distribuição dos recursos vegetais ainda não é observada. A medida que esta heterogeneidade torna-se mais aparente, é bem provável que novos ajustes são feitos de modo a que a atividade fique mais concentrada nas áreas mais produtivas, áreas estas que não necessariamente são as áreas mais próximas ao ninho.

Como a mobilidade das operárias entre gramíneas muito provavelmente é menor que em uma área desnuda (sem gramíneas), esperava-se que a incidência de ataque por saúvas em mudas plantadas nas áreas sem vegetação fosse conseqüentemente maior. Isto não foi observado, provavelmente porque a heterogeneidade existente na atividade de *A. laevigata* encobriu qualquer efeito devido ao tratamento dado aqui às mudas. Mudas plantadas próximo a áreas cuja atividade, anterior ao

plântio, já era grande, foram atacadas rapidamente, enquanto aquelas mais distantes não. As parcelas estabelecidas para estes experimentos (com tamanho de alguns metros quadrados) eram pequenas relativo a escala espacial de forrageio de *A. laevigata* (centenas de metros quadrados). Assim, é provável que a falha em detectar-se um efeito da cobertura vegetal seja uma consequência da escala do experimento, mais do que a falta do efeito em si. De fato, experimentos de maior escala e de mais longo prazo mostram que a cobertura vegetal tem forte influência sobre o padrão espacial da atividade forrageira das saúvas (Blanton & Ewel, 1985)

Implicações para a regeneração arbórea em pastagens e cultivos abandonados da Amazônia

Estudos sobre o impacto de *Atta laevigata* sobre a regeneração de espécies arbóreas na área de estudos, mostram que as chances de um planta sobreviver ao ataque pelas saúvas depende em parte do tamanho desta planta (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Plantas menores, mais jovens, tem menos chance de sobrevivência do que plantas maiores. Entretanto, várias características do forrageamento de *A. laevigata* parecem ter contribuído para o fato de que muitas plantas só foram atacadas num período mais tardio em seu desenvolvimento, quando então tinham maior chance de sobrevivência. Muitas das plantas recém germinadas possivelmente escaparam ao ataque simplesmente porque elas germinaram

em um local onde, ou numa época em que, as formigas não estavam ativas. De fato, uma grande proporção das plantas germinaram durante o princípio da estação chuvosa (Vasconcelos, 1994), período em que *A. laevigata* foi menos ativa. Além disto, *A. laevigata*, como outras espécies de saúvas, (Fowler & Stiles, 1980; Shepherd, 1982; Vasconcelos, 1990; Farji Brener & Sierra, 1993) tem um conhecimento apenas parcial de seu "território" (foraging range), uma vez que o forrageamento é concentrado na vizinhança das trilhas existentes e estão não cobrem toda a extensão do território. Como consequência, a mortalidade causada por *A. laevigata* variou espacialmente, dependendo da proporção de plântulas atacadas localmente (Vasconcelos & Cherrett, 1997), proporção esta que varia em função do nível de atividade no local. Isto indica que plantas que nascem relativamente longe das áreas de maior atividade das formigas tem, em geral, uma chance maior de sobrevivência, pois quando estas forem finalmente encontradas e atacadas já terão crescido o suficiente e assim terão reservas para suportar os danos causados.

A mortalidade causada por *A. laevigata* sobre as plântulas das espécies arbóreas que se estabeleceram na área de estudos foi de 18% (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Como somente cerca da metade das plantas existentes na área de estudos foram atacadas, a redução na densidade de plântulas foi de 9%. Estima-se que este valor deva diminuir

a medida que a sucessão vegetal prossegue e conseqüentemente a densidade de árvores aumente, já que o número de plântulas atacadas por *A. laevigata* não aumentou em função de um aumento temporal na densidade de plântulas (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Estes resultados indicam que o impacto de *A. laevigata* sobre a regeneração arbórea em pastos e cultivos agrícolas abandonados vai depender basicamente da densidade de saúveiros na área quando esta é abandonada, sendo maior onde a densidade é maior. Isto porque, em contraste com outros herbívoros, como mamíferos e alguns insetos que muitas vezes tem um impacto substancial sobre a sucessão vegetal (Davidson, 1993), as saúvas tem pouca mobilidade e um tempo de geração alto (especialmente quando comparado a outros insetos herbívoros). A baixa mobilidade dificulta o encontro das plantas situadas a uma maior distância do ninho ou das trilhas de forrageio existentes, enquanto o tempo de geração relativamente alto (cerca de 5-6 anos; Fowler *et al.*, 1986) significa que não haverá um aumento na densidade local de saúveiros até muito tempo depois do início da regeneração arbórea, quando então não só a densidade arbórea já será elevada mas também a maioria das plantas estabelecidas já terá passado a fase jovem, quando são mais suscetíveis aos danos causados pelas saúvas.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho teve o apoio

financeiro do Conselho Nacional Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF (convênio INPA e Smithsonian Tropical Research Institute).

Bibliografia citada

- Autuori, M. 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera - Formicidae) I. Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). *Arq. Inst. Biol. S. Paulo*, 12: 197-228
- Barnola, L.F.; Hasegawa, M.; Cedeno, A. 1994. Mono- and Sesquiterpene variation in *Pinus caribaea* needles and its relationship to *Atta laevigata* herbivory. *Biochem. System. Ecol.*, 5: 437-445
- Blanton, C.M.; Ewel, J. 1985. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*, 66: 861-869
- Brower, J.E.; Zar, J.H. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. W.M.C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa.
- Cherrett, J.M. 1980. Possible reasons for the mutualism between leaf-cutting ants (Hym., Formicidae) and their fungus. *Biol. Ecol. Mediterranee*, 7: 113-122
- Cherrett, J.M. 1986. The biology, pest status and control of leaf-cutting ants. *Agric. Zool. Rev.*, 1: 1-27
- Davidson, D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 68: 23-35
- Farji Brener, A.G.; Sierra, C. 1993. Distribution of attacked plants along trails in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae): consequences in territorial strategies. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 891-896
- Fowler, H.G.; Stiles, E.W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails and environmental patchiness. *Sociobiology*, 5: 25-41

- Fowler, H.G. 1981. Subtropical seasonality and the foraging activity of a grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini). *Ciência e Cultura*, 33: 252-256
- Fowler, H.G.; Pereira da Silva, V.; Forti, L.C.; Saes, N.B. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: Lofgren, C. S.; Vander Meer, R. K. (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants: Biology and management*. Westview Press, Boulder and Colorado, p. 123-145.
- Gonçalves, C.R. 1967. As formigas cortadeiras da Amazônia dos gêneros *Atta* Fabr. e *Acromyrmex* Mayr. *Atas do Simpósio sobre a biota Amazônica*, 5 (Zoologia): 181-202
- Gotwald, W.H., Jr. 1995. *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca.
- Haines, B.L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*, 10: 270-277
- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Hubbell, S.P.; Howard, J.J.; Wiemer, D.F. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65: 1067-1076
- Lewis, T. 1975. Colony size, density and distribution of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) in cultivated fields. *Trans. R. ent. Soc. London*, 127: 51-64
- Moutinho, P.R.S.; Nepstad, D.C.; Araujo, K.; Uhl, C. 1993. Formigas e floresta. *Ciência Hoje*, 88: 59-60
- Moutinho, P.R.S. 1998. Impactos do uso da terra sobre a fauna de formigas: consequências para a recuperação florestal na Amazônia Oriental. In: Gascon, C.; Moutinho, P. (Eds). *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*. MCT-INPA, Manaus, p. 155-170
- Nepstad, D.C.; Uhl, C.; Pereira, C.A.; Silva, J.M.C. 1998. Estudo comparativo do estabelecimento de árvores em pastos abandonados e florestas adultas da Amazônia oriental. In: Gascon, C.; Moutinho, P. (Eds). *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*. MCT-INPA, Manaus, p. 191-218
- Ribeiro, M.N.G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica*, 6: 229-233
- Rockwood, L.L. 1975. The effects of seasonality on foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica*, 7: 176-193
- Shepherd, J.D. 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11: 77-84
- Shepherd, J.D. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant *Atta colombica*. *Biotropica*, 17: 245-252
- Uhl, C.; Nepstad, D.; Silva, J.M.C.; Vieira, I. 1991. Restauração da floresta em pastagens degradadas. *Ciência Hoje*, 13: 23-31
- Vasconcelos, H.L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Ins. Soc.*, 37: 131-145
- Vasconcelos, H.L. 1994. *Interactions between leaf-cutting ants and forest regeneration in Amazonia*. Tese de Doutorado, University of Wales, Bangor, Grã-Bretanha.
- Vasconcelos, H.L.; Cherrett, J.M. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies Netrop. Fauna Environ.*, 30: 107-113
- Vasconcelos, H.L. 1997. Foraging activity of an Amazonian leaf-cutting ant: responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia*, 112: 370-378
- Vasconcelos, H.L.; Cherrett, J.M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *J. Trop. Ecol.*, 13: 357-370

Weber, N.A. 1982. Fungus ants. *In*: Hermann, H. R. (Ed). *Social Insects*. Academic Press, New, York, p. 255-263

Aceito para publicação em 26/12/2001