



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
CURSO DE GRADUAÇÃO
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS COM ÊNFASE EM CIÊNCIAS
AMBIENTAIS

HANS CHRISTOPHER SAEGESSER SANTOS

**O PAPEL DOS ATRIBUTOS DE DEFESA FÍSICA NA SELEÇÃO DE PLANTAS
POR FORMIGAS CORTADEIRAS NA CAATINGA**

Recife
2023

HANS CHRISTOPHER SAEGESSER SANTOS

**O PAPEL DOS ATRIBUTOS DE DEFESA FÍSICA NA SELEÇÃO DE PLANTAS
POR FORMIGAS CORTADEIRAS NA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação apresentado ao Bacharelado em Ciências Biológicas com ênfase em Ciências Ambientais da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de bacharel.

Orientadora: Profa. Dra. Inara Roberta Leal

Coorientadora: Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira

Recife

2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Santos, Hans Christopher Saegesser.

O papel dos atributos de defesa física na seleção de plantas por formigas cortadeiras na caatinga / Hans Christopher Saegesser Santos. - Recife, 2023.
57 : il., tab.

Orientador(a): Inara Roberta Leal

Coorientador(a): Fernanda Maria Pereira de Oliveira

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas /Ciências Ambientais - Bacharelado, 2023.

1. Formigas cortadeiras. 2. Atta opaciceps. 3. Caatinga. 4. Controle ascendente. 5. Defesas físicas. I. Leal, Inara Roberta . (Orientação). II. Oliveira, Fernanda Maria Pereira de . (Coorientação). IV. Título.

570 CDD (22.ed.)

HANS CHRISTOPHER SAEGESESSER SANTOS

**O PAPEL DOS ATRIBUTOS DE DEFESA FÍSICA NA SELEÇÃO DE PLANTAS
POR FORMIGAS CORTADEIRAS NA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação apresentado ao Bacharelado em Ciências Biológicas com ênfase em Ciências Ambientais da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de bacharel.

Aprovada em: ____/____/____

COMISSÃO EXAMINADORA

Profa. Dra. Inara Roberta Leal, Universidade Federal de Pernambuco

Msc. Jônatas Levi Gomes da Silva, Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Henrique Fernandes Magalhães, Universidade Federal de Pernambuco

Recife

2023

Dedico este trabalho de conclusão de curso, primeiramente à “Natureza” e todo uni ou multiverso, em toda sua diversidade, e segundo à “Ciência” e a todas e todos que a construíram e a constroem.

AGRADECIMENTOS

Durante uma conversa com uma amiga filósofa da Finlândia, chamada Nika, fui questionado: Por que você quer lutar pela natureza? Você não imagina que se a humanidade simplesmente falhar e desaparecer, a natureza não se reinventaria? E após um certo debate sobre quais motivos me instigavam, cheguei à conclusão de que, como toda espécie que busca a sobrevivência, minha luta se dá pela procura de uma interação com a natureza visando o equilíbrio necessário para continuarmos aqui, quanto espécie. Hoje compreendo que estudar biologia se apresenta para mim como um caminho para entender melhor as formas de encontrar esse equilíbrio, enquanto estudo e me admiro, com a diversidade incrível que existe. Na minha caminhada encontrei, e criei, diversos empecilhos que dificultaram e adiaram meus planos, enquanto muitas pessoas próximas e que acreditaram em mim, me apoiaram, no sentido de atingir este objetivo. A essas pessoas devo muito do que conquistei até aqui, e estou certo de que sem elas, provavelmente não estaria presente aqui hoje, são elas minha incrível mãe Beate e meu transformador pai Edval, minhas amadas, e pacientes, irmãs Gabi, Beatriz, Brenda e Sofia, minhas avós e avôs que tanto me ensinaram, e me ensinam, sobre a vida, Hildburg, Socorro, André (*in memoriam*) e Christoph, meus amigos e amigas, que, tal qual minha família, por tudo passaram ao meu lado, Eric, Maiara, Clara, Gilvania, Pedro, Robson e em especial à Priscila, todos do laboratório LIPA e ao PELD catimbau nas pessoas da minha orientadora Profa. Dra. Inara e co-orientadora Dra. Fernanda, que tiveram toda paciência e me disponibilizaram tempo e estrutura para construir, e finalizar, esse projeto, a todos do laboratório Plebeia, nas pessoas de Prof. Dr. Clemens Schlindwein, Profa. Dra. Reisla Oliveira, Prof. Dr. Airton Campos, Prof. Dr. Paulo Milet e Msc. Poliana Ojima, que muito me inspiraram no estudo da ecologia, à Profa. Dra. Luciana Iannuzzi, à Profa. Dra. Daniela Navarro e o LEQ-DQF, à Profa. Dra. Katja da Universität Tübingen (AL), à Dra. Francis do IPA, laboratório de mudanças climáticas e o Ecolume, e à escola técnica SERTA, à Profa. Dra Cláudia Sampaio e todos do ITCBio, pessoas e equipes que, de diversas formas, contribuíram para minha formação, não apenas científica, mas pessoal, e, finalmente, ao curso de Ciências Biológicas (Ambientais) e à todos e todas que o constroem e o mantêm dia após dia, em especial ao Prof. André que me incentivou a não desistir, e a Universidade Federal de Pernambuco. Viva a universidade pública!!

“Cantai, mesmo que o pranto tema em abafar a voz. [...] Ousai, ser laço forte em meio a tantos nós. Gritai, quando o silêncio ameaçar falar por vós...”

Lamartine Passos, 2014

RESUMO

Perturbações antrópicas são uma das principais causas de perda de espécies, funções e serviços ecossistêmicos. Mas também existem espécies nativas que proliferam com perturbações, como as formigas cortadeiras do gênero *Atta*. Em florestas tropicais úmidas, o relaxamento de controles populacionais ascendentes e descendentes propicia a proliferação de formigas cortadeiras. Na Caatinga, já foi observada a proliferação destas formigas em áreas perturbadas, porém não existem estudos sobre esses controles populacionais. Nesse contexto buscou-se compreender a influência de controles ascendentes como atributos de defesa física na seleção de plantas por formigas cortadeiras na Caatinga. O projeto foi conduzido no PARNA Catimbau (Fazenda Brejo), utilizando a espécie *Atta opaciceps*. Para a seleção das plantas focais deste estudo, primeiramente foi realizado um levantamento das espécies de plantas presentes nas áreas de forrageamento das formigas cortadeiras através do método de ponto quadrante e calculada a frequência de ocorrência das espécies de plantas. Em seguida, foi estabelecida a frequência de uso das plantas pelas colônias. Dessa forma, foi estabelecida um ranking de preferência das espécies, sendo as mais frequentes mas menos usadas classificadas como evitadas e as menos frequentes mas mais usadas como preferidas. Foram selecionadas as 5 espécies mais preferidas e as 5 mais evitadas e delas coletadas até 5 folhas aleatoriamente por indivíduo, mensurando-se os atributos: área específica foliar e penetrabilidade. Os resultados demonstraram, dentre as spp. evitadas, a maior média de penetrabilidade 82,0833, e a menor 29,1304. Para área foliar específica, a maior média foi 0,0071, e a menor 0,0046. Nas plantas preferidas, a maior média de penetrabilidade foi 129,5833, enquanto a menor média foi 34,2083. Para a área foliar específica, o maior valor encontrado foi 0,011, o menor foi 0,0069. Os valores médios para as duas variáveis resposta apresentaram diferenças significativas. No que se refere à área foliar específica, os resultados demonstram uma preferência por plantas que apresentam maiores valores para este atributo, o que indica folhas mais finas e grandes, fáceis de cortar. Por outro lado, os resultados para a penetrabilidade apontam uma preferência para folhas mais duras, contrária a nossa expectativa. A esclerofilia é uma característica comum às plantas da Caatinga, e, dessa forma, este atributo parece não ser o mais adequado para avaliar a seleção das plantas cortadas. A maioria das espécies

estudadas possuem alguma proteção química, e é possível que a atuação conjunta desses diferentes atributos resultem numa escolha refinada e seletividade complexa por formigas cortadeiras. Os resultados deste estudo permitirão uma maior compreensão de como organismos chave para a dinâmica de regeneração são influenciados por controles populacionais ascendentes, na Caatinga.

Palavras-chave: Formigas cortadeiras. *Atta opaciceps*. Caatinga. Controle ascendente. Defesas físicas. Preferência.

ABSTRACT

Anthropogenic disturbances are one of the main causes that reduces species richness, functions and ecosystem services. But there are also native species that proliferate with disturbance, such as leaf-cutter ants of the genus *Atta*. In humid tropical forests, the relaxation of ascending and descending population controls promotes the proliferation of leafcutter ants. In the Caatinga, the proliferation of these ants has been observed in disturbed areas, but there are no studies on these population controls. In this context, we sought to understand the influence of ascending controls such as physical defense attributes on plant selection by leaf-cutter ants in the Caatinga. The study was conducted at PARNA Catimbau (Fazenda Brejo), using the species *Atta opaciceps*. To select the focal plants for this study, a survey of the plant species present in the leaf-cutter ants' foraging areas was first carried out using the quadrant point method and the occurrence frequency of the plant species was calculated. The frequency of plant use by the colonies was also defined. In this way, a 'species preference ranking' was established, with the most frequent but least used species classified as avoided and the less frequent but most used species as preferred. The 5 most preferred species and the 5 most avoided were selected and up to 5 leaves were randomly collected per individual, measuring the attributes: specific leaf area and penetrability. The results demonstrated, among the spp. avoided, the highest penetrability average 82.0833, and the lowest 29.1304. For specific leaf area, the highest average was 0.0071, and the lowest was 0.0046. In preferred plants, the highest penetrability average was 129.5833, while the lowest average was 34.2083. For the specific leaf area, the highest value found was 0.011, the lowest was 0.0069. The average values for the two response variables showed significant differences. With regard to the specific leaf area, the results demonstrate a preference for plants that present higher values for this attribute, which indicates thinner and larger leaves, which are easier to cut. On the other hand, the results for penetrability indicate a preference for harder sheets, contrary to our expectations. Sclerophyllia is a common characteristic of Caatinga plants, and, therefore, this attribute does not seem to be the most appropriate for evaluating the selection of cut plants. Most of the species studied have some chemical protection, and it is possible that the joint action of these different attributes results in a refined choice and complex selectivity by leaf-cutter ants. The results of this study will allow a greater

understanding of how key organisms for regeneration dynamics are influenced by ascending population controls in the Caatinga.

Keywords: Leaf-cutting ants; *Atta opaciceps*. Caatinga. Bottom-up control. Plant physical defenses. Preference.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Fotos ilustrativas da espécie *Atta opaciceps* Borgmeier, 1939. a. Vista frontal; b. Vista lateral; e c. Vista dorsal.

27

- Figura 2 – Esquema ilustrativo desenvolvido para exemplificar como foi realizado o levantamento das plantas na área de estudo. No centro, em marrom, está a colônia de *A. opaciceps*, à distância de 30m das localidades, em cinza, onde estavam localizados os indivíduos dos quais foram coletadas as folhas para realização do estudo. Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

28

- Figura 3 – Exemplo de como foram feitas as medidas das áreas das superfícies foliares utilizando o programa *Image J* e a mesa digitalizadora *Wacom Intuos*. No detalhe, a barra de ferramentas com a função utilizada, mão livre. É possível observar uma linha branca nos limites da folha da espécie

C. argyrophyloides. LIPA|UFPE. Recife, Pernambuco, 33
2023.

Gráfico 1 –

Gráficos com as médias e desvio padrão para as spp. de plantas evitadas e preferidas por *Atta opaciceps*: A| Área Específica Foliar (ASF) ; e B| Penetrabilidade, na Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, 40
2022.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Lista de espécies de plantas presentes nas áreas de forrageamento de formigas cortadeiras <i>Atta opaciceps</i> no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE. Para cada espécie são apresentadas a frequência de ocorrência (SILVA, J. dados não publicados) e a frequência de uso pelas formigas cortadeiras (SIQUEIRA et al. 2017), de forma que as espécies mais usadas e pouco frequentes foram consideradas as preferidas e as muito frequentes e pouco usadas, as evitadas. Os nomes em vermelho simbolizam spp. substituídas ou retiradas do experimento.	30
Tabela 2 –	Lista de espécies selecionadas para esse estudo, com dados de frequência de ocorrência (SIQUEIRA et. al., 2017), frequência de uso (SILVA, J. dados não publicados) e os índices de preferência gerados. Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.	35
Tabela 3 –	Dados observados em campo para a presença de pelos/tricomas, espinhos, e/ou folhas rígidas, estão organizados	

nesta tabela, por espécie. Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

36

Tabela 4 – Valores para média e desvio padrão da penetrabilidade, média e desvio padrão da Área Específica Foliar (AEF). Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

37

Tabela 5 – Resultados dos modelos lineares gerais investigando o efeito da categoria de preferência (preferida ou evitada) de uso de plantas por formiga cortadeira *Atta opaciceps*.

39

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ANOVA	Análise de variância
AEF	Área Específica Foliar
et. al.	“et alii” latin; e outros(as)
ex.	Por exemplo
F	Valor de F usado no teste ANOVA
LIPA	Laboratório de Interação Planta-Animal
m	Metro ou metros
mm ² mg ⁻²	Milímetro ao quadrado vezes miligrama elevado à menos dois
N/mm ⁻²	Newton sobre milímetro elevado à menos dois
PARNA	Parque nacional
R ²	Coefficiente de regressão
sp.	Espécie
spp.	Espécies
UFPE	Universidade Federal de Pernambuco
X	Versus

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
1.1	EFEITO DA PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA SOBRE PAISAGENS NATURAIS E SUA RELAÇÃO COM ESPÉCIES VENCEDORAS	14
1.2	FORMIGAS CORTADEIRAS COMO EXEMPLO DE ORGANISMOS VENCEDORES NOS NEOTRÓPICOS	16
1.3	CONTROLES POPULACIONAIS ASCENDENTES E DESCENDENTES EM FORMIGAS CORTADEIRAS	20
2	MATERIAIS E MÉTODOS	25
2.1	ÁREA DE ESTUDO	26
2.2	ESPÉCIE ESTUDADA	26
2.3	SELEÇÃO DAS ESPÉCIES DE PLANTAS ESTUDADAS	28
2.4	MEDIDAS DOS ATRIBUTOS FÍSICOS DAS PLANTAS	32
2.5	ANÁLISES ESTATÍSTICAS	34
3	RESULTADOS	34
4	DISCUSSÃO	39
5	CONCLUSÕES	44
6	REFERÊNCIAS	46

1 INTRODUÇÃO

1.1 Efeito de perturbações antrópicas sobre paisagens naturais e sua relação com a espécies “vencedoras”

A principal causa da perda de espécies, funções e serviços ecossistêmicos é o resultado das perturbações causadas pela atividade humana, o que leva a eventos de mudanças climáticas extremas (LEAL, et. al., 2014). À medida que as fronteiras da ocupação humana se expandem, aumentam também as pressões sobre as paisagens naturais, levando à uma rápida alteração destas em todo planeta (TABARELLI, et. al., 2017).

Ao contrário dos eventos naturais, que ao longo do tempo sempre contribuíram para dar forma às paisagens, criando mosaicos variados, a intervenção humana altera o ambiente natural com o propósito de atender a várias necessidades, através da exploração da terra para diversos fins (RIBEIRO, et. al., 2015; ALBERGARIA et. al., 2019; SOUTO, 2019). Os efeitos das atividades humanas ao longo da história podem ser divididos em quatro fases: (1) caça e extinção da megafauna; (2) o início da prática agrícola nos primeiros assentamentos; (3) expansão da agricultura intensiva, exploração de madeira, incêndios florestais, perda e fragmentação de habitats na era moderna; e (4) intensificação da utilização da terra, poluição de recursos hídricos, do solo e do ar, aliadas ao agravamento das mudanças climáticas globais, em conjunto, causando sérios danos aos ecossistemas naturais e resultando na homogeneização da biodiversidade no planeta (LEWIS, et. al., 2015; SIQUEIRA, 2017).

As perturbações das paisagens naturais por atividades humanas podem ser divididas em dois grupos: agudas e crônicas (SINGH, 1998). As perturbações

agudas envolvem a remoção completa da vegetação, causando perda e fragmentação de habitats. Essas alterações incluem deflorestamento para urbanização; criação ou ampliação de pastos; monoculturas de espécies nativas ou exóticas; produção de carvão; mineração; produção de energia elétrica (URBAS, et. al., 2007; WIRTH, et. al., 2008; LEAL, et. al., 2014; RIBEIRO, et. al., 2015; TABARELLI, et. al., 2017; SIQUEIRA, et. al., 2018; OLIVEIRA, et. al., 2019). Estas perturbações agudas geralmente resultam na transformação abrupta dos ecossistemas, o que pode levar à diminuição dos habitats e, conseqüentemente, à perda direta de espécies (RIBEIRO, et. al., 2015; SOUTO, 2019). De maneira mais impactante, nos últimos mil anos, a humanidade tem transformado diversas das paisagens onde se insere, contribuindo com as mudanças climáticas, a degradação e destruição de habitats e o esgotamento de recursos naturais (URBAS, 2005; RIBEIRO, et. al., 2015; KRESS, et.al., 2022). Por outro lado, as perturbações crônicas envolvem a remoção gradual de pequenas porções da biomassa vegetal, como coleta de lenha, exploração de madeira e produtos florestais não madeireiros, criação extensiva de animais domésticos, as quais não causam perda e fragmentação de habitats. O problema com as perturbações crônicas é que, frequentemente, as plantas e os ecossistemas não têm tempo para se recuperar adequadamente, pois a intervenção humana é constante. Mesmo que as taxas de remoção de biomassa estejam dentro da capacidade de suporte da floresta, podem haver alterações prejudiciais à floresta (SING, 1998; SIQUEIRA, 2017).

Existem diversas razões que explicam por que a vida selvagem nativa prospera em áreas próximas a assentamentos humanos e em ambientes que foram modificados pela atividade humana (ex.: baratas, plantas pioneiras, algumas spp. de abelhas, formigas cortadeiras). Isso acontece devido à existência de habitats

adequados, oportunidades de alimentação, redução das ameaças de predadores e de competidores, conforme mencionado por Filgueiras et al. (2021). Esses "vencedores" têm a capacidade de atingir populações excessivamente grandes, superando em muito as densidades naturais observadas em habitats não perturbados, o que, por sua vez, pode resultar em impactos adversos sobre outras espécies de fauna e flora nativas (FILGUEIRAS, et al. 2021; MOORE et al., 2023). Mudanças intensivas nas paisagens naturais, como as citadas anteriormente, favorecem essas espécies vencedoras em detrimento das espécies "perdedoras", as quais devem crescer com o passar dos anos. Entre comunidades vegetais, existe uma maior proliferação de espécies pioneiras, as quais crescem na presença de luz e apresentam poucas defesas químicas ou físicas contra herbivoria (LEAL, et. al., 2014). Essa maior contribuição de plantas pioneiras nas bordas de floresta e em pequenos fragmentos leva à proliferação de herbívoros generalistas, pois constituem um recurso mais palatável e preferido por estes organismos (WIRTH et al. 2008). Um exemplo de herbívoro que prolifera em áreas perturbadas são as formigas cortadeiras pertencentes ao gênero *Atta* (WIRTH et al. 2007, MEYER et al. 2009).

1.2 Formigas cortadeiras como exemplo de organismos vencedores nos neotrópicos

As formigas cortadeiras (família Myrmicinae, ordem Hymenoptera), estão contidas na tribo Attini (14 gêneros e 260 espécies), comuns a ambientes neotropicais e subtropicais, e todas apresentando o comportamento de cultivar fungos simbiotes (NICKELE, et al. 2013; BOULOGNE et al., 2014; COSTA, et al. 2018). Algumas espécies destes fungos simbiotes são capazes de viver,

independente das formigas cortadeiras, enquanto outras são tão especializadas que não vivem senão em simbiose, como os fungos das formigas do gênero *Atta* (NICKELE, et al. 2013; BOULOGNE et al., 2014). Formigas cortadeiras do gênero *Atta* e *Acromyrmex* apresentam, comumente, o comportamento de coleta de biomassa vegetal fresca de uma ampla variedade, sendo de importância ecológica e econômica, são consideradas também, alguns dos organismos que mais causam danos à agropecuária (NICKELE, et al. 2013; BOULOGNE et al., 2014; COSTA, et al. 2018). Além da capacidade de coletar toneladas de biomassa de uma grande diversidade de espécies, as formigas cortadeiras não se restringem a uma parte da planta, podendo coletar grande diversidade de material vegetal, sendo capazes de coletar até 50% da flora florestal local (ex.: endosperma de sementes, flores, frutos, cascas e folhas) (WIRTH, et. al., 2003; MONTOYA-LERNA, et. al., 2012; LEAL, et. al., 2014).

As formigas cortadeiras têm sido reconhecidas como organismos-chave nas paisagens neotropicais, devido ao fato de serem os herbívoros mais vorazes dessa região e por sua capacidade de construir ninhos gigantes que podem abranger mais de 250 hectares de território (LEAL, 2014). Assim, as influências dessas formigas nas populações e comunidades de plantas, podem variar de forma positiva ou negativa, sendo reguladas por: (a) mudanças na iluminação da floresta, nas condições climáticas locais e no estado do solo, (b) coleta de frutos, dispersão de sementes e atos predatórios, e (c) eliminação de folhagem de mudas, brotos e plantas adultas. (LEAL et al., 2014; SWANSON et al., 2019). Especialmente na região da Mata Atlântica, tais atividades têm o efeito de modificar a progressão da sucessão florestal, promovendo o desenvolvimento de certas espécies de árvores,

como as pioneiras, e provocando alterações nas comunidades de plantas lenhosas (CORRÊA et al. 2010; MEYER et al. 2011a, 2011b; LEAL, et. al., 2014;).

Essas formigas são tidas como espécies-chave em função dos diversos serviços ecossistêmicos que realizam (LEAL, et. al., 2014; TABARELLI, et. al., 2017; SWANSON, et. al., 2019; OLIVEIRA, et. al., 2019), dentre eles, alterar a oxigenação, temperatura e nutrição do solo (à medida que desenvolvem suas colônias), influenciar mudanças nas comunidades de plantas, alterando sua estrutura e demografia, e dispersar sementes (próximo, ou não das matrizes das plantas coletadas - favorecendo ou não certas espécies) (URBAS et.al., 2007; LEAL, et. al., 2014; OLIVEIRA, et. al., 2019). A dispersão de sementes realizada pelas formigas vai além das plantas mirmecocóricas, pois esses insetos podem dispersar, de maneira oportunista, uma ampla gama de frutos suculentos (ou suas sementes) sendo atraídas pela polpa da fruta. (OLIVEIRA, et. al., 2019).

As formigas cortadeiras são um dos organismos mais comumente reportados como vencedores, ou seja, que proliferam em ambientes perturbados, porém A maioria das investigações nesse campo concentrou-se em florestas tropicais úmidas e savanas (como exemplificado por URBAS et al., 2007). Como exemplo, foi constatado que os efeitos de borda nas comunidades de árvores - um dos principais fatores que contribui para a expansão das formigas cortadeiras em florestas tropicais úmidas - têm pouca influência em áreas de Caatinga. Devido à sua vegetação de baixa estatura e estrutura aberta, é razoável supor que todos os mecanismos relacionados à luz que afetam a defesa das plantas contra herbívoros, o aumento na densidade populacional das formigas cortadeiras e nas taxas de herbivoria comuns

nas florestas tropicais úmidas, tenham uma importância secundária na Caatinga (OLIVEIRA, et. al., 2013; TABARELLI, et al. 2017).

Apesar de ter havido um aumento na velocidade das mudanças nessa paisagem natural, nas últimas décadas, as repercussões disso na perda da biodiversidade e nas relações entre espécies, tanto quanto suas implicações na composição e estrutura das populações de plantas, ainda são pouco conhecidas (SIQUEIRA, 2017). Mesmo havendo alguns trabalhos visando reduzir as lacunas de conhecimento nessa temática, ainda há uma escassez significativa de informações sobre como a densidade populacional de formigas cortadeiras e as taxas de herbivoria se relacionam com as perturbações florestais (URBAS, 2004; TABARELLI, et al. 2017), ou como os controles populacionais descendentes e ascendentes, influenciam as relações entre formigas cortadeiras e plantas, em ecossistemas de florestas sazonais tropicais secas (LEAL, et. al., 2014), uma vez que a maior parte desses estudos tem foco na floresta atlântica (RIBEIRO-NETO, 2009; LEAL, et. al. 2014).

A espécie *Atta opaciceps* (Borgmeier, 1939) é endêmica da Caatinga e também prolifera em áreas perturbadas (SIQUEIRA et al. 2017). As razões para esta proliferação ainda não foram estudadas, mas foi sugerido que maior disponibilidade de locais para construir seus ninhos, como áreas próximas a estradas, facilite o aumento na densidade de colônias (SIQUEIRA et al., 2017). A presença de espécies arbustivas pioneiras, incluindo aquelas de plantas mais palatáveis e preferidas por formigas cortadeiras, também parece ter um papel importante na proliferação (SIQUEIRA et al., 2017; KNOECHELMANN, et. al., 2020). É importante observar que em florestais em processo de regeneração, estas plantas arbustivas pioneiras

se tornam predominantes, possibilitando que suas populações prosperem após o abandono de terras anteriormente usadas pela agricultura ou pastagens (RITO, et. al., 2017). De fato, já foi observado que as taxas de herbivoria tendem a ser mais elevadas em áreas de Caatinga perturbadas ou em processo de regeneração, em comparação com áreas cobertas por florestas maduras (SIQUEIRA, et. al., 2018).

1.3 Controles populacionais ascendentes e descendentes em formigas cortadeiras

O estudo dos controles populacionais é importante para compreender de que forma as diferentes interações tróficas moldam as comunidades (LEAL, et. al., 2014). De diferentes formas, as interações tróficas influenciam não apenas a abundância de uma espécie, mas de todo um nível trófico. Por exemplo, quando o que determina a abundância de uma ou mais espécies são seus predadores e parasitas, tem-se um controle descendente; quando a quantidade de energia fornecida pelos produtores define a abundância de uma ou mais espécies, tem-se um controle ascendente (RICKLEFS e RELYEA, 2014; URBAS, 2004). Ecologistas têm pesquisado e debatido a importância destes controles em diferentes ecossistemas terrestres e aquáticos (GANDIWA, 2013). A intensidade e a forma como esses controles atuam pode variar tanto espacialmente quanto temporalmente (GANDIWA, 2013).

No âmbito das interações planta-herbívoro, o aumento ou diminuição de uma população, em um cenário ambiental específico, depende da interação entre forças ascendentes e descendentes, que agem de maneira combinada para afetar a quantidade e distribuição dos herbívoros (WIRTH, ET. AL., 2008; COSTA, et. al.,

2008). O grau em que as interações entre plantas e herbívoros são influenciadas por esses dois processos fundamentais é um tópico clássico na ecologia, que tem ganhado novo destaque na última década devido a estudos sobre a fragmentação de habitats (WIRTH, et. al., 2008; COSTA, et. al., 2008).

Dentro das florestas tropicais, as relações de coevolução entre herbívoros e plantas têm levado a uma notável diversidade de adaptações e interações onde, em muitas cadeias alimentares, os herbívoros desempenham um papel central na transferência de energia, e subsistir exclusivamente com base em plantas pode ser uma tarefa desafiadora, devido às barreiras físicas e químicas que os herbívoros enfrentam na busca por alimento, dentre elas: folhas rígidas (esclerofilia) que os herbívoros não conseguem cortar, bem como plantas com pelos e espinhos como mecanismos de defesa (RIBEIRO-NETO, 2009).

Chaudhary et. al. (2018), aponta em sua revisão cinco tipos de barreiras físicas observadas em plantas:

1. Ceras: As ceras epicuticulares são os principais constituintes da cutícula das plantas e desempenham um papel fundamental na proteção dos órgãos aéreos contra danos causados por fatores bióticos e abióticos. Essas ceras aumentam a superfície escorregadia das plantas, dificultando a aderência de insetos herbívoros e impedindo que eles se alimentem;

2. Resistência dos Tecidos: A firmeza das folhas tem um impacto negativo na capacidade de alimentação de insetos sugadores e mastigadores. O termo "esclerofila" descreve folhas que se tornam mais rígidas, reduzindo sua atratividade e facilidade de digestão, assim, minimizando os danos causados pelos herbívoros. O fortalecimento das paredes celulares para aumentar a tenacidade das folhas ocorre

devido à deposição de substâncias químicas como lignina e celulose, bem como pequenas moléculas orgânicas e até partículas de sílica inorgânica;

3. Tricomas: Muitas vezes, a planta apresenta pequenas proeminências na epiderme chamadas tricomas. A densidade desses tricomas tem um efeito adverso na alimentação dos insetos em diversas espécies de plantas. Além disso, a presença abundante de tricomas tem um impacto mecânico na herbivoria, dificultando a movimentação de insetos e outros artrópodes na sua superfície. Tricomas podem ser glandulares tendo a capacidade de secretar metabólitos secundários que podem ter efeitos tóxicos, repelentes ou até mesmo capturar insetos. É conhecido que folhas mais jovens de várias espécies herbáceas apresentam maior presença de tricomas do que as folhas mais maduras;

4. Látex: O látex é uma emulsão viscosa composta por uma combinação de compostos orgânicos produzidos por certas plantas e armazenada sob pressão interna em células especiais conhecidas como lactíferos. Quando a planta sofre danos, seu sistema de canais é rompido, resultando na exsudação do látex que pode capturar ou até mesmo ser tóxico para os herbívoros, podendo, além disso, conter metabólitos secundários, em concentrações mais elevadas do que nas folhas. O látex é altamente eficaz contra a maioria dos insetos herbívoros, incluindo os que perfuram, raspam e mastigam.

5. Resinas: As defesas baseadas em resina são uma mistura de monoterpenos, sesquiterpenos e ácidos resinosos diterpênicos e são armazenadas em dutos de resina e estruturas secretoras relacionadas

Em um ambiente perturbado, os controles ascendentes e descendentes podem ser reduzidos, favorecendo populações de algumas espécies (GANDIWA, 2013). Johnson (2008) apontou que a variação intra-específica da qualidade das plantas atuasse como fator chave que regula o crescimento das populações de artrópodes. Gandiwa, em 2013, aponta que ambos controles influenciam no tamanho das populações de herbívoros. Em ecossistemas áridos e semiáridos que apresentam altas variações do regime de chuvas, os padrões de controle descendentes e ascendentes podem ser ainda mais afetados (GANDIWA, 2013; MESERVE, et. al., 2008).

Apesar de generalistas, as formigas cortadeiras apresentam um processo complexo de seleção de plantas, que considera seus atributos de defesa, tanto químicos, por meio de substâncias tóxicas ou que reduzam sua palatabilidade, quanto físicos, através de estruturas que impedem sua predação (ex.: tricomas, pelos, espinhos e penetrabilidade das folhas), e, além disso, ambas podem atuar de maneira conjunta (LEAL, et. al., 2014; DESCOMBES, et. al., 2017; CHAUDHARY, et. al., 2018). Contudo, alterações das paisagens naturais têm proporcionado a proliferação de espécies vegetais pioneiras, geralmente pouco protegidas contra herbivoria, sendo assim mais palatáveis (TABARELLI, et. al. 2012; LEAL, et. al., 2014). Adicionalmente, a perda ou redução de populações de predadores de formigas cortadeiras (WIRTH et al. 2008; LEAL, et. al., 2014; PALMEIRIM, et. al., 2021). Mais especificamente, o relaxamento de controles populacionais ascendentes (aumento da população de plantas palatáveis, como as pioneiras) e descendentes (redução das populações de níveis tróficos mais altos, a exemplo de parasitas como moscas forídeos e predadores como tatus), propicia a proliferação de formigas cortadeiras, que podem ter suas populações aumentadas e seus impactos nessas

áreas amplificados, com efeitos que vão desde uma planta individual, passando pela composição de espécies de comunidades vegetais (LEAL, et. al., 2014; TABARELLI, et. al., 2017).

Embora o papel de formigas cortadeiras proliferando em habitats perturbados devido ao relaxamento dos seus controles populacionais já tenha sido descrito em florestas tropicais úmidas e, de forma menos detalhada, em cerrados (LEAL et. al., 2014; SIQUEIRA, et. al., 2017; COSTA, et. al., 2008), poucos estudos foram feitos em florestas tropicais secas como a Caatinga, principalmente no que se diz respeito aos controles ascendentes. Além disso, as evidências utilizadas para avaliar o relaxamento dos controles ascendentes são pouco exploradas e se restringem a quantificar a abundância de plantas pioneiras (LEAL, et. al., 2014, PALMEIRIM, et. al. 2021).

Promover um maior entendimento de como o controle ascendente atua na regulação da densidade de colônias de formigas cortadeiras facilita no direcionamento dos esforços para controlar as populações destes herbívoros vorazes. Neste contexto torna-se importante compreender de que forma os diferentes atributos físicos das plantas cortadas para a criação do fungo simbiote atuam nos controles populacionais ascendentes de formigas cortadeiras. Isso é particularmente importante na Caatinga onde já foi visto que além das formigas cortadeiras proliferarem com perturbações antrópicas, ainda aumentam suas taxas de herbivoria por colônia e influenciam negativamente a regeneração da vegetação (KNOECHELMANN, et. al., 2020; OLIVEIRA et al. 2023). Em função disso, investigar mais a fundo as características que influenciam o controle populacional de

formigas cortadeiras pode ajudar a entender melhor a capacidade de recuperação desses ecossistemas.

Com isso, esse trabalho teve por objetivo principal compreender como os controles populacionais ascendentes influenciam a seleção de plantas por formigas cortadeiras na Caatinga. Para isso, buscou-se identificar espécies de plantas preferidas e evitadas pelas formigas cortadeiras da espécie *Atta opaciceps* e avaliar diferentes atributos de defesa física contra herbivoria destas espécies numa área de Caatinga. Com os resultados desse estudo pretendemos auxiliar na redução das lacunas de conhecimento sobre a temática, possibilitando uma maior compreensão de como atuam os controles ascendentes sobre as populações de formigas cortadeiras em áreas de florestas tropicais secas, possibilitando assim futuros esforços para controlar as populações que proliferarem em futuros cenários de mudanças climáticas e pressões antrópicas.

2. Materiais e métodos

2.1 Área de estudo

A Caatinga brasileira é a maior, e uma das regiões de floresta tropical sazonalmente seca mais biodiversas do planeta (DA SILVA et al. 2017). A partir da chegada dos europeus no século XVI, esse ecossistema tem passado por transformações que resultaram na criação de paisagens moldadas pelas atividades humanas, especialmente devido à prática da agricultura com corte e queima, bem como, a criação de gado de forma extensiva para fins de subsistência e comércio.

Além de toda essa pressão sobre sua biodiversidade, a caatinga ainda é pouco protegida (SAMPAIO, 1995).

O presente projeto foi conduzido no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau), localizado no agreste do Estado de Pernambuco (coordenadas geográficas 8°24'00" e 8°36'35" Sul e 37°09'30" e 37°14'40" Oeste). Sua área é de 607 km², o clima predominante na região é o semiárido do tipo Bsh, com temperatura média anual de 23°C e com grande variação na precipitação anual entre 480 e 1100 mm. A vegetação do PARNA possui um mosaico de fitofisionomias, apresentando áreas com caatinga arbustiva com elementos de cerrado e campos rupestres até caatinga arbórea com espécies perenifólias e fisionomia mais florestal. Criado em 2002, populações rurais ainda vivem no parque, utilizando diferentes recursos naturais através da caça, pecuária extensiva, agricultura de corte e queima, extração de madeira e de produtos florestais não madeireiros (RITO, et. al., 2017). Assim, o PARNA constitui um mosaico de vegetação, com áreas de agricultura, áreas em regeneração com diferentes idades e áreas de floresta madura (Barros et al. 2022). O experimento foi realizado na localidade Fazenda Brejo (KNOECHELMANN, et. al., 2020; OLIVEIRA, et. al., 2023).

2.2 Espécie estudada

Esse estudo foi realizado com a espécie de formigas cortadeiras *Atta opaciceps* Borgmeier, 1939 (Hymenoptera: Formicidae, tribo Attini) (figura 1). *Atta opaciceps* é uma espécie de formiga endêmica da Caatinga, sendo encontrada desde em florestas maduras até áreas abertas, como campos abandonados da agropecuária, podendo causar grandes perdas à agricultura (KNOECHELMANN, et.

al., 2020; SIQUEIRA, et. al., 2017). A espécie também é a formiga cortadeira mais abundante e amplamente distribuída no PARNA Catimbau (KNOECHELMANN, et. al., 2020), além de ser também a espécie que mais prolifera em ambientes perturbados, o que influenciou na sua escolha para realização deste estudo.

Figura 1. Fotos ilustrativas da espécie *Atta opaciceps* Borgmeier, 1939. a. Vista frontal; b. Vista lateral; e c. Vista dorsal.

a.



b.



c.



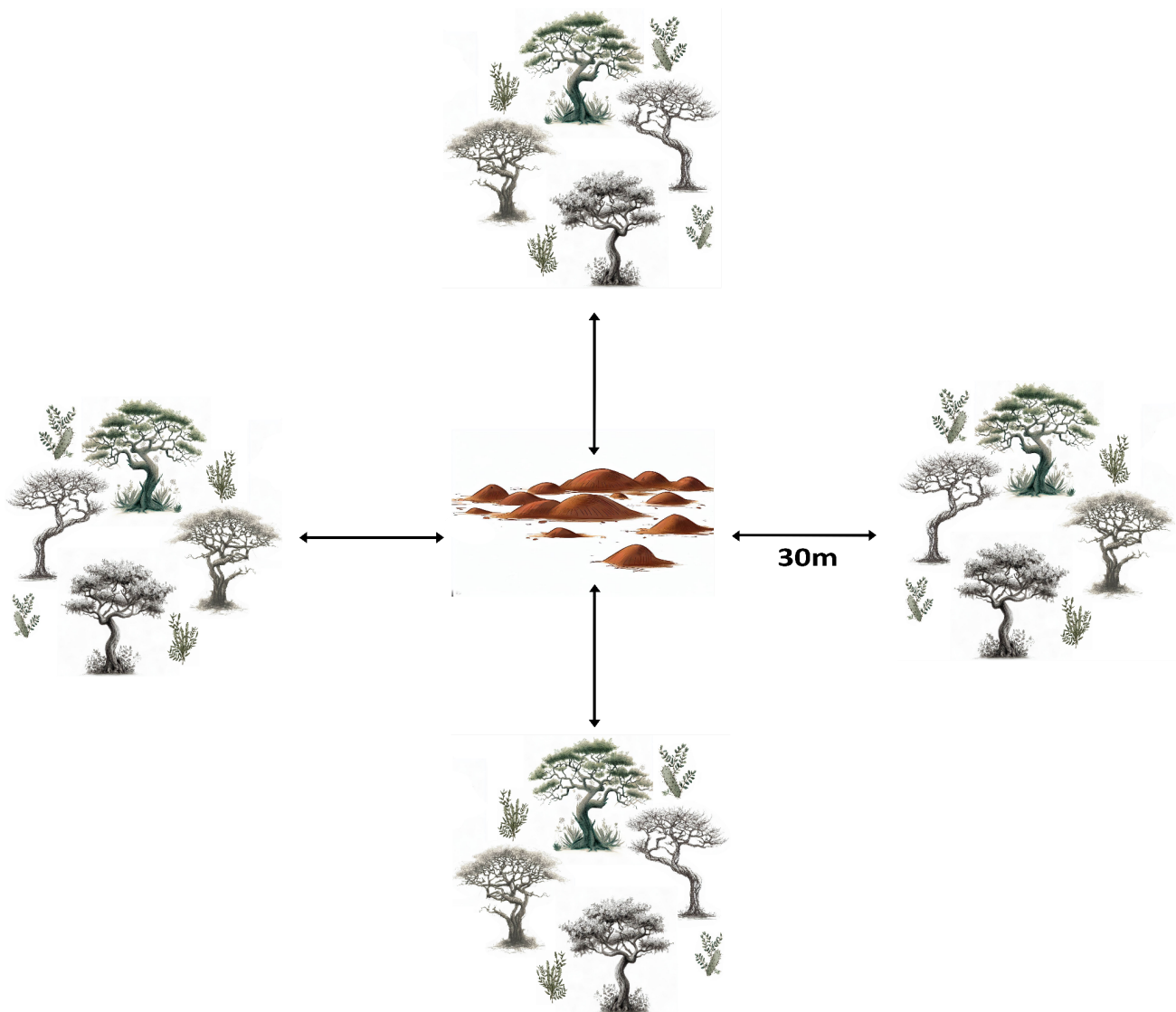
Fonte: Hartam, S.; California Academy of Sciences (2023)

2.3 Seleção das espécies de plantas estudadas

Para selecionar as espécies de planta utilizadas no estudo, foi feito inicialmente um levantamento das espécies de plantas na área de estudo disponíveis para as formigas cortadeiras na região da Fazenda Brejo (SILVA, J. dados não publicados), durante o mês de julho de 2022. Foi então aplicado o Método do Ponto-quadrante, que se trata de uma abordagem que elimina a necessidade de estabelecer parcelas, resultando em uma execução mais eficiente. Esse método se fundamenta na ideia de que é possível determinar a densidade de árvores por unidade de área com base na média das distâncias entre elas. Para fazer este levantamento, foram inicialmente selecionados ninhos de *Atta opaciceps* de maneira aleatória ao longo de toda a área de estudo. Em cada ninho, foram estabelecidos quatro pontos (uma para cada direção) a uma distância de 30m do ninho. Nesses pontos, foi aplicado o método de ponto quadrante e foram anotadas as plantas mais próximas de cada quadrante, totalizando quatro plantas por ponto e 16 plantas por ninho (esquema ilustrativo na Figura 2). Os ninhos utilizados eram espaçados minimamente 400 metros entre si. Essa distância foi utilizada para não haver sobreposição no levantamento das plantas sob influência dos ninhos, considerando as áreas de forrageamento máximas de colônias de *Atta opaciceps* na área de estudo em torno de 200 m (SIQUEIRA, et. al., 2018).

Figura 2. Esquema ilustrativo desenvolvido para exemplificar como foi realizado o levantamento das plantas na área de estudo. No centro, em marrom, está a colônia de *A. opaciceps*, à distância de 30m das localidades, em cinza, onde estavam localizados os indivíduos dos quais foram coletadas as

folhas para realização do estudo. Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.



Fonte: O autor (2023)

Com os dados do levantamento, foi calculada a frequência de ocorrência das espécies de plantas na área de estudo, dividindo a abundância de plantas registradas pelo número de pontos amostrados.

Adicionalmente, foi utilizada a frequência de uso de cada espécie de planta por colônias de *Atta opaciceps* na área de estudo (tabela 1). Essa lista está presente no trabalho de Siqueira et al. (2017). Finalmente, a frequência de uso foi dividida pela frequência de ocorrência de cada espécie de planta e foi estabelecida uma classificação das espécies de planta de acordo com a preferência de *Atta opaciceps*, variando da planta mais preferida à planta mais evitada (tabela 1).

Com base nessa lista, selecionadas cinco espécies de plantas mais preferidas e cinco espécies mais evitadas para medir os atributos de defesa física (tabela 1): Preferidas – *Cnidoscolus obtusifolius* Pohl; *Portulaca elatior*; *Croton argyrophylloides* Mull. Arg; *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G. P. Lewis;); *Ziziphus joazeiro* Mart.. Evitadas — *Herissantia crispa*; *Croton heliotropiifolius* Kunth; *Varronia leucocephala*; *Croton* sp.. Algumas das spp. definidas para o estudo (*Cenostigma microphyllum*, *Piptadenia stipulacea*, *Cnidosculus urens*) não puderam ser avaliadas por diferentes motivos (ausência de folhas íntegras suficientes; impossibilidade de aplicar o método definido para mensurar a área foliar, devido ao tamanhos muito reduzido dos foliólulos, aliada a impossibilidade de avaliar suas penetrabilidades).

Tabela 1. Lista de espécies de plantas presentes nas áreas de forrageamento de formigas cortadeiras *Atta opaciceps* no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE. Para cada espécie são apresentadas a frequência de ocorrência (SILVA, J. dados não publicados) e a frequência de uso pelas formigas cortadeiras (SIQUEIRA et al. 2017), de forma que as espécies mais usadas e pouco frequentes foram consideradas as preferidas e as muito frequentes e pouco usadas, as evitadas. Os nomes em vermelho simbolizam spp. substituídas ou retiradas do experimento.

Espécie de planta (SIBBR, 2023; TROPICOS, 2023)	Frequência de ocorrência	Frequência de uso Felipe	Preferência
<i>Cnidoscolus obtusifolius</i> Pohl ex Baill.	0,39	6,08	15,56
<i>Portulaca elatior</i> Mart. ex Rohrb.	1,17	6,08	5,19
<i>Croton argyrophyllodes</i> Müll. Arg	3,91	17,12	4,38
<i>Pilosocereus gounellei</i> (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley	0,39	1,7	4,35
<i>Cenostigma microphyllum</i> (Mart. ex G. Don) Gagnon & G.P. Lewis	3,91	9,39	2,40
<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) Gagnon & G. P. Lewis	3,52	7,18	2,04
<i>Tacinga Inamoena</i> (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy	3,13	6,08	1,95
<i>Ipomoea</i> sp.	0,39	0,55	1,41
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	1,17	1,1	0,94
<i>Sida galheirensis</i> Ulbr.	9,77	7,18	0,74
<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth.) Luckow & R.W. Jobson	3,52	2,21	0,63
<i>Cnidoscolus quercifolius</i> Pohl	4,69	2,76	0,59
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Iltis	1,17	0,55	0,47
<i>Senegalia bahienseis</i> (Benth.) Seigles & Ebinger	1,17	0,55	0,47
<i>Jatropha mutabilis</i> (Pohl) Baill	7,03	2,76	0,39
<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	1,56	0,55	0,35
<i>Tacinga palmadora</i> (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy	1,56	0,55	0,35
<i>Jatropha ribifolia</i> (Pohl) Baill	7,03	1,66	0,24
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill	4,69	1,1	0,23
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	20,31	0	0
<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	3,52	0	0
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	3,52	0	0
<i>Varronia leucocephala</i> (Moric.) J.S. Mill.	3,52	0	0
<i>Croton</i> sp.	1,56	0	0
<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur	1,17	0	0
<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke	1,17	0	0
<i>Chamaecrista cytisoides</i> (DC. ex Collad.) H.S. Irwin & Barneby	0,78	0	0
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	0,78	0	0
<i>Fabaceae</i> sp1	0,78	0	0
<i>Fabaceae</i> sp3	0,78	0	0
<i>Manihot</i> sp.	0,78	0	0
<i>Anemopaegma laeve</i> DC.	0,39	0	0
<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P. Lewis	0,39	0	0

Legenda: Preferidas escolhidas Evitadas escolhidas
Nomes em vermelho: Plantas substituídas ou retiradas do experimento

Fonte: O autor (2022)

2.4 Medidas dos atributos físicos das plantas

Para acessar os atributos físicos das plantas foram utilizadas duas abordagens: dados que foram acessados através da literatura e dados coletados em campo. Através de dados existentes na literatura e observação em campo e em laboratório das folhas coletadas, caracterizamos as plantas selecionadas quanto à presença de espinhos, tricomas, pelos, esclerofilia e nectários extraflorais, uma vez que esses atributos são importantes na defesa contra herbivoria (HOWARD, 1988; RIBEIRO-RIBEIRO-NETO, 2009; MOURA & DEL-CLARO, 2023).

Para os dados coletados em campo, foram coletadas até cinco folhas aleatoriamente de cinco indivíduos de cada espécie. Durante a coleta das amostras, as folhas foram mantidas numa câmara úmida improvisada com bandejas de plástico, com o auxílio de papel toalha umedecido, visando reduzir a perda de água por no máximo 12 horas (CORNELISSEN, 2003). Em seguida, na casa de apoio do projeto PELD Catimbau, 6 horas após a coleta, foram mensurados os seguintes atributos de cada folha: área específica foliar (AEF) e penetrabilidade.

Área Específica Foliar (AEF)

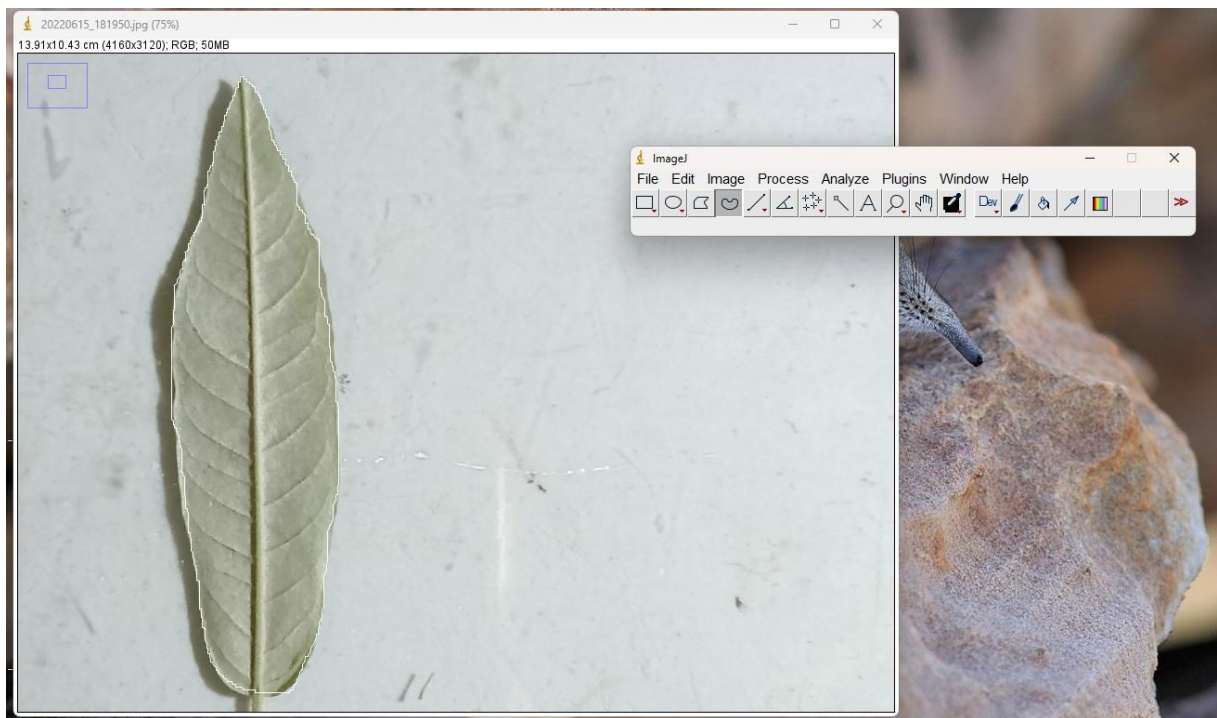
A AEF é a área unilateral de uma folha fresca dividida por sua massa seca, expressa em mm^2g^{-1} . Em muitos casos, a AEF de uma espécie está associada de forma positiva à sua taxa potencial de crescimento relativo ou à taxa máxima de fotossíntese por unidade de massa. Quando os valores da AEF são mais baixos, geralmente indicam que a espécie investe consideravelmente em mecanismos de defesa das folhas, especialmente aqueles de natureza estrutural, e que suas folhas têm uma vida útil mais longa (CORNELISSEN, 2003).

Para medir a AEF, as folhas frescas foram inicialmente fotografadas com escala e posteriormente pesadas em balança de precisão, para evitar perda de umidade e consequente alteração do valor original. Em seguida as amostras foram secas em estufa presente na casa de apoio do projeto, armazenadas em sílica gel para secagem completa e levadas ao laboratório, onde foi realizada a pesagem das amostras secas em balança de precisão. A área foliar foi estimada a partir das fotografias utilizando o *software ImageJ* (figura 3) com auxílio de mesa digitalizadora *Wacom Intuos* no laboratório de interação planta-animal da Universidade Federal de Pernambuco (LIPA|UFPE). Posteriormente a AEF foi calculada pela razão entre o peso seco da folha e sua área foliar.

Penetrabilidade

Para avaliar a resistência das folhas foi aplicado o teste de penetrabilidade, que fornece informações sobre a resistência dos tecidos reais das folhas, especialmente a epiderme, à ruptura, excluindo a resistência proporcionada pelas veias centrais e principais das folhas (ARANWELA et al. 1999). A penetrabilidade das folhas foi medida utilizando um penetrômetro, ferramenta adaptada a partir de uma pesola, montada de forma invertida, para que a força necessária para perfurar uma folha ficasse registrada na escala com o indicador da medida de peso da balança.

Figura 3. Exemplo de como foram feitas as medidas das áreas das superfícies foliares utilizando o programa *Image J* e a mesa digitalizadora *Wacom Intuos*. No detalhe, a barra de ferramentas com a função utilizada, mão livre. É possível observar uma linha branca nos limites da folha da espécie *C. argyrophyloides*. LIPA|UFPE. Recife, Pernambuco, 2023.



Fonte: O autor (2023)

2.5 Análises estatísticas

Para investigar se os atributos físicos (penetrabilidade e área específica foliar) influenciam a preferência no uso de plantas por *Atta opaciceps* foram utilizados dois modelos lineares (regressão linear simples), uma para cada atributo estudado. A variável explicativa (independente) foi a categoria de preferência (preferida ou evitada) e as variáveis respostas (dependente) foram penetrabilidade e área específica foliar. Foram geradas também uma análise estatística descritiva com os valores das médias e desvios padrão para as spp. Todas as análises foram realizadas no programa R (R CoreTeam 2016).

3. Resultados

3.1 Análises descritivas

As características de defesa física das espécies trabalhadas, observadas em campo, estão organizadas na tabela 3. Nessa tabela estão apresentadas as presença / ausência de cada uma das características avaliadas, para cada espécie vegetal estudada.

Considerando o conjunto de espécies de plantas estudadas e com base na literatura, é possível observar que todas as espécies evitadas pelas formigas cortadeiras apresentaram algum tipo de pelo ou tricoma em sua superfície foliar. Entre as plantas preferidas por formigas cortadeiras, *Cenostigma pyramidale* e *Portulaca elatior* não apresentaram esses tipo de estrutura enquanto *Cnidoscolus obtusifolius*, *Croton argyrophylloides* e *Ziziphus joazeiro* apresentaram algum tipo de pelo ou tricoma em sua superfície foliar. Não foram identificados espinhos em nenhuma das espécies estudadas. A Esclerofilia, por sua vez, esteve presente apenas em duas das espécies preferidas (*Cenostigma pyramidale* e *Ziziphus joazeiro*) e uma das espécies evitadas (*Herissantia crispa*) (tabela 3).

Tabela 3. Dados observados em campo e consultados nas bases de dados do Re flora, Tropicos e SiBBR (2023), para a presença de pelos/ tricomas, espinhos, e/ou folhas rígidas, estão organizados nesta tabela, por espécie. Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

Espécie de planta	Tricomas/ pelos	Espinhos	Esclerofilia
Evitada			

<i>Croton heliotropiifolius</i>	Sim	Não	Não
<i>Croton sp.</i>	Sim	Não	Não
<i>Herissantia crispa</i>	Sim	Não	Sim
<i>Varronia leucocephala</i>	Sim	Não	Não
Preferida			
<i>Cenostigma pyramidale</i>	Não	Não	Sim
<i>Cnidoscolus obtusifolius</i>	Sim	Não	Não
<i>Croton argyrophylloides</i>	Sim	Não	Não
<i>Portulaca elatior</i>	Não	Não	Não
<i>Ziziphus joazeiro</i>	Sim	Não	Sim

Fonte: O autor (2023)

3.2 Análises estatísticas

A tabela 4. apresenta os resultados das análises de média e desvio padrão tanto para a penetrabilidade quanto para a AEF. Nas spp. ditas evitadas a sp. *C. heliotropifolius* foi a que apresentou maior média de penetrabilidade, (82,0833 / desvio padrão: 25,8590), e *Herissantia crispa*, a menor (29,1304/ desvio padrão: 12,7468. A maior média para AEF foi encontrada na espécie *Croton sp.* (0,0071 / desvio padrão: 0,0018), e a menor em *Varronia leucocephala* (0,0046 / desvio padrão: 0,0008. Nas plantas ditas preferidas, a sp. *Ziziphus joazeiro* apresentou o maior valor da média de penetrabilidade, incluindo entre todas as plantas avaliadas, (129,5833 / desvio padrão: 19,074), enquanto que *Croton argyrophylloides* apresentou a menor média (34,2083 / desvio padrão: 12,2367). Para a média de AEF, *Z. joazeiro* obteve o maior valor (0,011 / desvio padrão: 0,0035), e a espécie *Portulaca elatior*, a menor (0,0069 / desvio padrão: 0,0021).

Tabela 4. Valores para média e desvio padrão da penetrabilidade, média e desvio padrão da Área Específica Foliar (AEF). Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

Tratamento/ Espécies de plantas	Média da Penetrabilidade (N/mm ⁻²)	Desvio padrão da Penetrabilidade (N/mm ⁻²)	Média da AEF (mm ² mg ⁻²)	Desvio Padrão da AEF (mm ² mg ⁻²)
Evitada				
<i>Croton heliotropiifolius</i>	82.0833	25.859	-	-
<i>Croton sp.</i>	-	-	0.0071	0.0018
<i>Herissantia crispa</i>	29.1304	12.7468		
<i>Varronia leucocephala</i>	36	10.9848	0.0046	0.0008
Preferida				
<i>Cenostigma pyramidale</i>	44.2222	21.4579	-	-
<i>Cnidoscolus obtusifolius</i>	75.2916	58.2636	0.0073	0.0027
<i>Croton argyrophylloides</i>	34.2083	12.2367	0.008	0.0023
<i>Portulaca elatior</i>	-	-	0.0069	0.0021
<i>Ziziphus joazeiro</i>	129.5833	19.0740	0.011	0.0035

Fonte: O autor (2023)

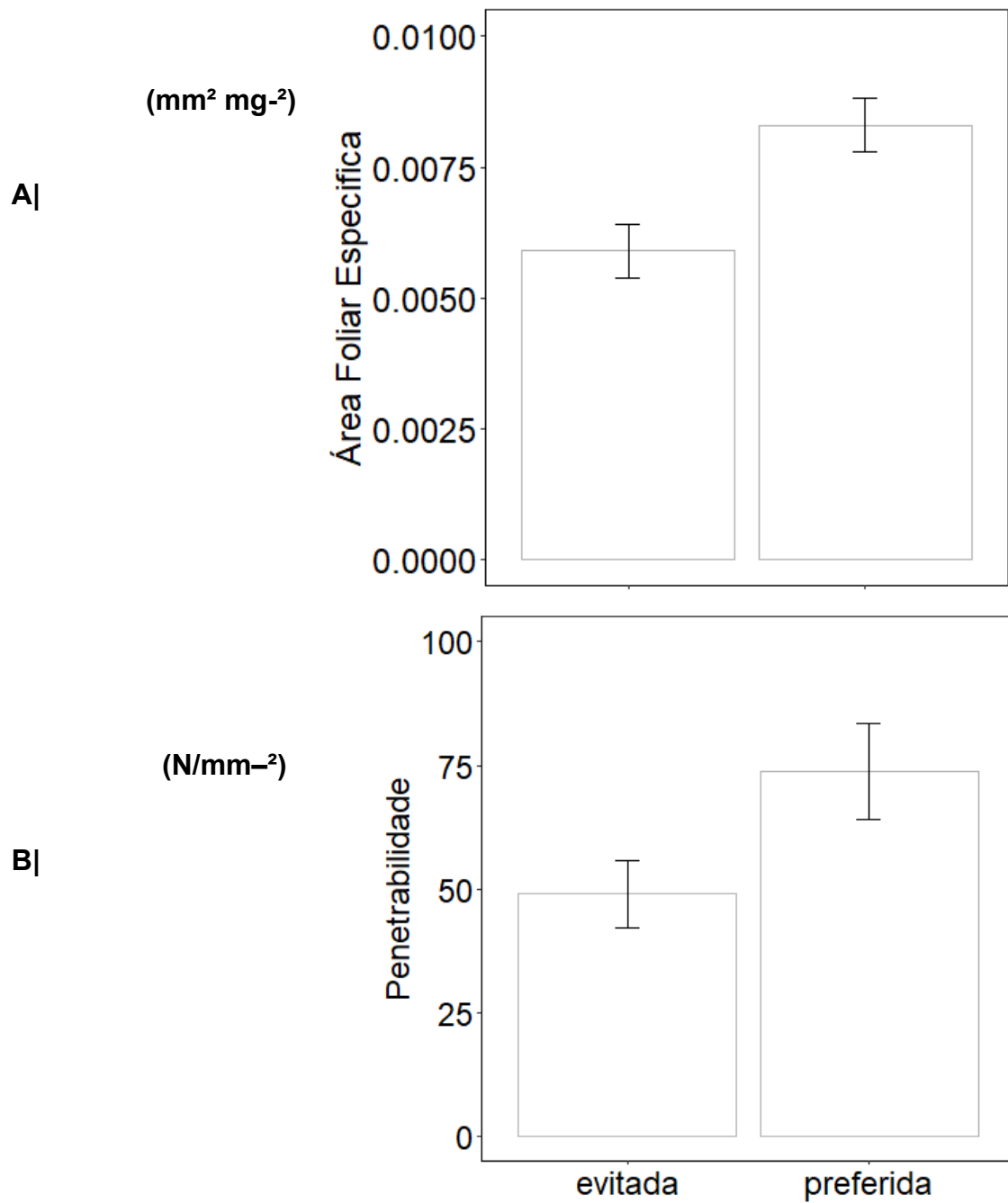
Os valores médios para as duas variáveis resposta - penetrabilidade e AEF; das categorias de preferência - plantas evitadas e preferidas, apresentaram diferenças significativas, quando comparadas, sugerindo uma tendência em *Atta opaciceps* na escolha de plantas que apresentam menores investimentos em defesas físicas (Tabela 5 e no gráfico 1).

Tabela 5. Resultados dos modelos lineares gerais investigando o efeito da categoria de preferência (preferida ou evitada) de uso de plantas por formiga cortadeira *Atta opaciceps*.

	F	GL	p	R2
Penetrabilidade	3.99	1	0.055	0.11
Área específica foliar	8.85	1	0.005	0.24

Fonte: O autor (2023)

Gráfico 1. Valores da médias e desvio padrão para as spp. de plantas evitadas e preferidas por *Atta opaciceps*: A| Área Específica Foliar (AEF) ; e B| Penetrabilidade. Fazenda Brejo, Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, 2022.



Fonte: O autor (2023)

4. Discussão

Os resultados obtidos por esse estudo, indicam uma possível preferência das formigas cortadeiras da espécie *Atta opaciceps* por plantas que investem menos em defesas físicas, segundo os parâmetros de avaliação utilizados. Com base no que foi observado nesse trabalho, destacando inicialmente as médias para a AEF, é possível afirmar que os indivíduos de *A. opaciceps* preferem coletar as plantas com os maiores valores de AEF. Esse resultado era esperado, uma vez que esse atributo, com alto valor, indica maior área foliar, o que significa mais recursos, enquanto possui menor espessura foliar, sendo assim mais palatáveis (CORNELISSEN et. al., 2003). As médias mais baixas foram identificadas nas plantas não visitadas por elas (Gráfico 1). Cornelissen et. al. (2003), aponta que, plantas com menores valores de AEF tendem a investir muitos recursos em ‘defesas’ foliares, principalmente estruturais, o que corrobora com a hipótese de uma importante influência dos controles populacionais ascendentes na seleção de plantas por esses insetos.

Apesar do observado para AEF, os valores obtidos para a penetrabilidade apontam num sentido contrário ao esperado e observado para AEF, uma vez que a preferência de *A. opaciceps* vai em direção às maiores médias de penetrabilidade, em vez de menores (Gráfico 1), ou seja, espécies vegetais menos palatáveis. No entanto, outras defesas contra herbívoros também são importantes (por exemplo, espinhos e metabólitos secundários para defesa química). Os investimentos físicos na resistência das folhas tendem a ter efeitos de vida após a morte na forma de cama de baixa qualidade para decomposição. (CORNELISSEN, 2003).

Porque então *A. opaciceps* daria preferência à coletar plantas com maiores médias de penetrabilidade?

Visando uma correta interpretação dos resultados gerados pelas análises estatísticas, foi feita uma revisão de alguns conceitos gerais do método aplicado, mantidas aqui como forma de também facilitar a difusão destes resultados:

- Um valor baixo no teste F ilustra uma situação em que as médias dos grupos estão em proximidade, ou seja, existe uma baixa variabilidade entre elas em comparação com a variabilidade dentro de cada grupo. Em contrapartida, um alto valor de F representa um cenário em que a variabilidade entre as médias dos grupos é considerável em relação à variabilidade encontrada dentro de cada grupo. Se o p-valor associado ao teste F global for menor do que o nível de significância estabelecido, então podemos inferir que o valor de R-quadrado difere de maneira estatisticamente significativa de zero (VIEIRA, 2016).

- O p-valor é uma medida de probabilidade que varia de 0 a 1, ou de 0% a 100%. Ele representa a probabilidade de que a estatística do teste assuma um valor extremo em comparação com o valor observado, sob a premissa de que a hipótese nula seja verdadeira. Quando o p-valor é menor que 0,05, temos evidência para rejeitar a hipótese nula, indicando que há uma diferença estatisticamente significativa entre as médias. Por outro lado, quando o p-valor é maior que 0,05, não temos evidência estatística para concluir que existe uma diferença significativa (VIEIRA, 2016).

- O coeficiente R^2 reflete a proporção da variância na resposta que pode ser atribuída ao modelo. Sua fórmula de cálculo envolve subtrair 1 da relação entre a soma dos quadrados dos erros (que representa a parte da variação não explicada pelo modelo) e a soma total dos quadrados (que abrange toda a variação presente no modelo). Quando o valor de R^2 é igual a 0, isso indica que o modelo não contribui em nada para a explicação da variação dos dados. Por outro lado, um valor de R^2 igual a 1 sugere que o modelo é capaz de explicar toda a variação observada nos dados. Em resumo, o coeficiente R^2 quantifica a proporção da variação nos dados que é compreendida pelo modelo (VIEIRA, 2016).

Inicialmente, um valor de “p”, para o parâmetro penetrabilidade, de 0,055 é um valor considerado limítrofe para atestar a correlação deste com a preferência de *A. opaciceps* por certas spp. vegetais, sugerindo a necessidade de estudos com amostragens maiores, na expectativa de identificar um padrão de correlação mais claro. Ao considerar-se o valor limítrofe como um resultado que indique uma provável correlação real, vale levar em conta também que as folhas de plantas que convivem com o semiárido possuem adaptações evolutivas para lidar com longos períodos de escassez (ex.: pelos, câmaras estomáticas, esclerofilia, caducifolia e sazonalidade). Além disso deve-se levar em conta as diferenças esperadas entre plantas que perdem ou não suas folhas durante o período de seca. Uma das plantas avaliadas nesse trabalho, e coletada por formigas cortadeiras, de altíssimo valor de penetrabilidade (considerando as spp. analisadas aqui), é a *Ziziphus joazeiro*. Esta espécie vegetal não perde suas folhas durante o ano (perenifólia) favorecendo o desenvolvimento de estratégias como folhas mais espessas. Os valores das

preferências para cada uma das spp. selecionadas, com exceção do *Z. joazeiro*, varia entre 2,04 (mínima) e 15,56 (máxima), enquanto que *Z. joazeiro* tem um índice de preferência de apenas 0,94 (tabela 1). A introdução dessa planta na estatística, pode ter conduzido a curva, das médias de penetrabilidade (preferidas), para valores maiores, o que poderia justificar essa resposta inesperada. Essa espécie foi selecionada na lista da tabela 1, após insucesso na localização de indivíduos suficientes, saudáveis e com folhas, com maiores índices de preferência. Também, a seguinte sp. na lista, *Cenostigma microphyllum*, que foi uma das definidas para esse estudo, se mostrou desafiadora durante a realização das análises com suas folhas, em função do tamanho diminuto de seus folíolos (tabela 1), tornando impraticável devido ao longo tempo necessário para sua análise, como também medição da penetrabilidade quando o penetrômetro disponível não possuía uma ponta fina o suficiente, e desenho de cada folíolo, para medição da área foliar. Sendo assim é possível que com a adição de mais spp. nas análises estatísticas, torne a curva mais condizente com os resultados esperados no início deste estudo.

Mesmo com a substituição de *Cenostigma microphyllum*, algumas spp. estudadas também não puderam ter sua penetrabilidade avaliada com precisão, por possuírem folhas/folíolos/folíolulos muito finos, rasgando facilmente, sem oferecer resistência qualquer mensurável ao penetrômetro. Essas dificuldades se somam às descritas por Cornelissen et. al. (2003), que levanta a imprecisão desse método na avaliação da penetrabilidade em gramíneas e outras monocotiledôneas de folhas pouco espessas. Diversos tipos de penetrômetros podem ser empregados, não havendo um projeto padrão. Geralmente, esses penetrômetros consistem em uma agulha fina, com um diâmetro de aproximadamente 1 a 1,5 mm, conectada a uma balança com mola ou contrapeso. A agulha é gradualmente inserida na folha e o

peso necessário para perfurá-la é medido, expresso em N/mm² (ARANWELA, et. al., 1999; CORNELISSEN, 2003). Porém, devido ao observado durante os experimentos, visando ampliar o leque de spp. passíveis de terem suas penetrabilidades avaliadas, sugere-se a utilização de penetrômetros de maior precisão, ou seja, mais sensíveis à folhas menos espessas.

De todas spp. avaliadas, apenas duas não apresentaram algum tipo de pilosidade, porém as duas são plantas preferidas pelas formigas, corroborando também com a hipótese testada (tabela 2), uma vez que a presença de pilosidade pode dificultar o acesso à recursos vegetais por parte dos insetos (SIQUEIRA, 2017).

Para outros biomas, estudos sugerem uma correlação entre redução de predadores de formigas cortadeiras, e também o aumento das populações de espécies de plantas pioneiras, com o aumento da densidade populacional de formigas cortadeiras (LEAL, et al., 2014), sendo assim, considerar que houve uma forte correlação entre algum dos parâmetros de defesa física avaliados, poderia sugerir uma possibilidade interessante de estudo posterior, quando a possibilidade do aumento de plantas pioneiras na caatinga poderia levar a padrões semelhantes como os trazidos por Leal et al. (2014) em sua revisão.

A seleção das plantas por formigas cortadeiras é rigorosa, e considera algumas características das diferentes espécies vegetais (HOWARD, 1987; LEAL, 2014). A produção de certos metabólitos secundários pelas plantas, que atuam na defesa contra herbivoria, pode não só reduzir a palatabilidade e digestibilidade da planta, como também ser tóxica para as formigas e seus fungos simbiossiontes

(HOWARD, 1987). Além das defesas (químicas ou físicas), ou da ausência delas, também as propriedades nutricionais das plantas são consideradas nessa decisão, tais como a presença de proteínas, lipídios, esteróides e carboidratos e a quantidade de água presente (HOWARD, 1988).

Dentre as espécies de plantas analisadas, tanto nas evitadas quanto nas preferidas, algumas estratégias de defesa contra herbivoria são descritas na literatura, e indicam a presença de defesas químicas por meio da produção de metabólitos secundários: *Croton heliotropiifolius* - Lopes et. al. (2022) aponta a presença de compostos com atividade inseticida; *Herissantia crispa* - no trabalho de Lima et. al. (2009), foram identificados flavonóides, conhecidos por sua ação na defesa contra herbivoria; *Cenostigma pyramidale* - produção de metabólitos secundários para defesa contra herbivoria (RIBEIRO, 2021); *Portulaca elatior* - produção de lectinas com objetivo de proteção contra herbivoria (KONOZY, 2022); e *Ziziphus joazeiro* - produção de saponinas, utilizadas também na defesa contra herbivoria (PINHEIRO, 2019).

Levando em consideração que a maioria das spp. estudadas possuem algum tipo de proteção química contra herbivoria (tanto preferidas como evitadas), sugere-se uma futura avaliação do impacto das defesas físicas sobre a seleção de plantas, por formigas cortadeiras, uma vez que aparenta ter maior influência nesta decisão, do que os metabólitos secundários (no caso de *A. opaciceps*), ou se a atuação conjunta desses diferentes atributos de defesa resultam numa escolha refinada, baseada na seletividade complexa realizada por formigas cortadeiras.

5. Conclusão

Esse estudo teve por objetivo testar como dois parâmetros de defesa física (penetrabilidade e área específica foliar), influenciam no controle ascendente de formigas cortadeiras, no semiárido. Ao buscar na literatura, foram identificados diversos estudos avaliando a relação de controles ascendentes de espécies vegetais e formigas cortadeiras, conduzidos em outros biomas, a exemplo de savanas neotropicais (COSTA et. al., 2008), florestas tropicais (FARGI-BRENER et. al., 2000; URBAS, 2005; ALMEIDA et. al., 2009; RIBEIRO-NETO, 2009) e florestas amazônicas (PALMEIRIM et. al., 2021), porém pouco voltado ainda para a caatinga, além de evidências pouco exploradas.

Os resultados deste subprojeto permitirão uma maior compreensão de como organismos chave para a dinâmica de regeneração, são influenciados por controles populacionais ascendentes. Espera-se também fornecer argumento para estudos posteriores que visem reduzir a lacuna de conhecimento relacionada à relação de *A. opaciceps* com as defesas contra herbivoria e o impacto dessas defesas na regulação das populações destas formigas via controle ascendente. Entender melhor esses mecanismos possibilitam um melhor direcionamento de esforços conservacionistas, uma vez que pode contribuir para o argumento de que uma caatinga antropizada pode levar a um crescimento populacional descontrolado de formigas cortadeiras, impactando negativamente sua regeneração.

Por ter sido um estudo de relativamente curta amostragem (ao longo do mês de julho/2022), os índices de preferência relacionados à penetrabilidade podem vir a mudar com estudos de maior duração, uma vez que o resultado limítrofe encontrado na estatística, poderá ficar mais em evidência, utilizando, inclusive, a estrutura já existente do próprio PELD Catimbau, permitindo avaliar como seriam esses padrões

em períodos de maior precipitação, ou em períodos de secas mais prolongadas, inclusive em anos diferentes, por conta da própria variação do tempo (ex.: estado da atmosfera, temperatura, regime de chuvas). Análises químicas das espécies estudadas podem ajudar numa compreensão mais completa do porquê da preferência ou das formigas cortadeiras evitarem certas plantas, ao serem avaliadas não só a boa qualidade do material vegetal fresco, mas a presença/ausência de defesas químicas que possam atuar em conjunto com defesas físicas e fortalecer o controle ascendente de plantas sobre formigas cortadeiras na caatinga.

REFERÊNCIAS

- ALBERGARIA, EDWARD TEIXEIRA DE, SILVA, SILVA, MÁRCIA VANUSA DA e SILVA, ALEXANDRE GOMES DA (IN MEMORIAM). **Levantamento etnobotânico de plantas medicinais em comunidades rurais localizadas na unidade de conservação tatu-bola, município de lagoa grande, pe - brasil**. Revista Fitos, 13(2): 137-154. 2019.
- ALMEIDA, W. R. de, WIRTH, R., LEAL, I. R.. **Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest**. 129:3, 251-257. 2008.
- ARANWELA, N., SANSON, G. e READ, J.. **Methods of assessing leaf-fracture properties**. New Phytologist, 144: 369-383.1999.
- CHAUDHARY, A., BALA, K., CSK, H., KAMBOJ, R. e DUMRA, N..**Plant defenses against herbivorous insects: A Review**. 681-688. 2018.
- CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, A. J. S. B., GARNIER, E.. DÍAZ, B. S., BUCHMANN, C. N. D, GURVICH, D. E., REICH, C. P. B., STEEGE, E. H., MORGAN, F. H. D., VAN DER HEIJDEN, G, M. G. A., PAUSAS, A. J. G., e POORTERL, H.. **Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide**. Australian Journal of Botany, v.51, 335-380. 51. 10.1071/BT02124. 2003.
- CORRÊA, M. M., SILVA, P. S. D., WIRTH, R., *et al.* **How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages**. Oecologia **162**, 103–115 (2010)
- COSTA, A. N., VASCONCELOS, H. L., VIEIRA-RIBEIRO-NETO, E. H. M. e BRUNA, E. M.. **Do herbivores exert top-down effects in neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants**. Journal of Vegetation Science, vol.19, págs. 849-854, 2008
- DA SILVA, J. M., LEAL I. R. e TABARELLI, M.. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. Livro. 1 ed.. Springer. 2017.
- DESCOMBES, P., MARCHON, J., PRADERVAN, J., BILAT, J., GUIBAN, A., RASMANN, S., PELISSIER, L.. **Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines**. Journal of Ecology, vol.105, págs. 142-141, 2017.

FARGI-BRENER, A. G. e IILES, A. E.. **Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the evidence.** Ecology Letters. 3:219-227. 2000.

FILGUEIRAS, B. K. C., PERES, C. A., MELO, F. P. L., LEAL, I. R. & TABARELLI, M.. **Winner–loser species replacements in human-modified landscapes.** Trends in Ecology & Evolution 36, 545–555. 2021.

GANDIWA, E.. **Top-down and bottom-up control of large herbivore populations: A review of natural and human-induced influences.** Tropical Conservation Science, vol.6, n.4, págs. 493-505, 2013.

HADDAD, N. M., BRUDVIG, L. A., CLOBERT, J., DAVIES, K. F., GONZALEZ, A., HOLT, R. D., LOVEJOY, T. E., SEXTON, J. O., AUSTIN, M. P., COLLINS, C. D., COOK, W. M., DAMSCHEN, E. I., EWERS, R. M., FOSTER, B. L., JENKINS, C. N.,. **Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems.** Science Advances 1, 1–10. 2015.

HARTMAN, S. **Fotógrafo.** AntWeb. Version 8.45.1. California Academy of Science, online em: <https://www.antweb.org>. **Acesso: 15 de março de 2023.**

HOWARD, J. J.. **Leafcutting Ant Diet Selection: The Role of Nutrients, Water, and Secondary Chemistry.** Ecology, 68(3), 503–515. 1987.

HOWARD, J. J.. **Leafcutting Ant Diet Selection: Relative Influence of Leaf Chemistry and Physical Features.** Ecology. 69. 10.2307/1943180. 1988.

JOHNSON, Marc T. J.. **Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants, and predators.** Ecological Society of America: Ecology, vol.89, n.1, págs. 145-154, 2008.

KNOECHELMANN, Clarissa M., OLIVEIRA, Fernanda M. P., SIQUEIRA, Felipe F. S., WIRTH, Rainer, TABARELLI, Marcelo e LEAL, Inara R.. **Leaf-cutting ants negatively impact the regeneration of the Caatinga dry forest across abandoned pastures.** Biotropica, vol.52, págs. 686-696, 2020.

KRESS, John W. e KRUPNICK, Gary A.. **Lords of biosphere: Plants winners and losers in the anthropocene.** Plants People Planet, págs. 1-17, 2022.

LEAL, Inara R., WIRTH, Rainer e TABARELLI, Marcelo. **The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests.** Biotropica, vol.46, n.5, págs. 516-528, 2014.

LIMA I. O., COSTA, V. B. M., MATIAS, W. N., DA COSTA, D. A., SILVA, D. A. e, AGRA, M. de F., SOUZA, M. de F. V., LIMA, E. de O. BATISTA, M. B.. **Atividade biológica da *Herissantia crispa* (L.) Brizicky.** Rev. bras. farmacogn. 19 (1b). 2009.

LOPES, K. S., SOUSA, H. G., FILHO, F. A. e S., NETA, E. R. da S., LIMA, S. G. de, ROCHA, M. dos S., MARQUES, R. B., COSTA, C. L. S. da, OLIVEIRA, A. N. de, BEZERRA, D. G. P., MARTINS, F. A., ALMEIDA, P. M. de, UCHÔA, V. T. e FILHO, A. L. M. M.. **Identification of bioactive compounds and cytogenotoxicity of the essential oil from the leaves of *Croton heliotropiifolius* Kunth.** Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A, 85:24, 1002-1018. 2022.

MESERVE, Peter L., KELT, Douglas A., MILSTEAD, Brian e GUTIÉRREZ, Julio R.. **Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control.** BioScience, vol.53, n.7, págs. 633-646, 2008.

MEYER, S. T., LEAL, I. R., TABARELLI, M. e WIRTH, R.. **Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate.** Ecological Entomology 36:14–24. 2011a

MEYER, S. T., LEAL, I. R., TABARELLI, M. e WIRTH, R.. **Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: ecological filters in a fragmented forest.** Austral Ecology 36:779–790. 2011b.

MONTOYA-LERMA, J., GIRALDO-ECHEVERRI, C., ARMBRECHT, I., FARJI-BRENER, A., e CALLE, Z.. **Leaf-cutting ants revisited: Towards rational management and control.** International Journal of Pest Management - INT J Pest Manage, vol.58, págs. 225–247, 2012.

MOORE, J. H., GIBSON, L., AMIR, Z., CHANTHORN, W., AHMAD, A. H., JANSEN, P. A., MENDES, C. P., ONUMA, M., PERES, C. A e LUSKIN, M. S.. **The rise of hyperabundant native generalists threatens both humans and nature.** Biol Rev Camb Philos Soc. 98(5):1829-1844. 2023.

MOURA, R. F. e DEL-CLARO, K.. **Plants with extrafloral nectaries share indirect defenses and shape the local arboreal ant community.** Oecologia 201, 73–82. 2023.

KONOZY E. H. E., OSMAN, M. E. M., DIRAR, A. I., GHARTEY-KWANSAH, G.. **Plant lectins: A new antimicrobial frontier.** Biomedicine & Pharmacotherapy, Volume 155. 2022.

OLIVEIRA, Fernanda M. P., ANDERSEN, Alan N., XAVIER, Arnan, RIBEIRO-RIBEIRO-NETO, José D., ARCOVERDE, Gabriela B. e LEAL, Inara R.. **Effects of increasing aridity and chronic anthropogenic disturbance on seed dispersal by ants in brazilian Caatinga.** Journal of Animal Ecology, págs. 1-11, 2019.

OLIVEIRA, F. M. P., KNOECHELMANN, C. M., WIRTH, R., TABARELLI, M., e LEAL, I. R.. **Leaf-cutting ant nests support less dense and impoverished seed**

assemblages in a human-modified Caatinga dry forest. *Biotropica*, 55, 444–453. 2023

PALMEIRIM, A. F., BENCHIMOL, M., LEAL, I. R.. **Bottom-up control of a dominant herbivore in amazonian forest islands.** 2021

PINHEIRO, J. C. A.. **Avaliação de bioatividades e da ação dos extratos aquosos de folhas e cascas do caule de *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae) em biofilmes microbianos.** Tese. UFRPE. 2019.

RIBEIRO, E. M. S., ARROYO-RODRIGUEZ, V., SANTOS, B. A., TABARELLI, e LEAL, I.. **Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation.** *Journal of Applied Ecology*. 2015.

RIBEIRO, I. M. C., ARRUDA, E. C. P. D., OLIVEIRA, A. F. M. D., e ALMEIDA, J. S. D... **Physical and chemical defenses of *cenostigma pyramidale* (fabaceae): a pioneer species in successional caatinga areas.** *Revista Caatinga*, 34(2), 398–409. 2021.

RIBEIRO-NETO, J. D. R.. **Interações ecológicas em florestas fragmentadas: qual a relação entre estresse hídrico em plantas e o relaxamento do controle base-topo das formigas cortadeiras (formicidae: attini)?** Dissertação. Recife. UFPE. 2009.

RICKLEFS, R., RELYEA, R.. **The economy of nature.** Livro. 7ed. W.H. Freeman and Company, New York. Cap. 18, 2014.

RITO, K. F., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., QUEIROZ, R. T., LEAL, I. R., e TABARELLI, M.. **Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation.** *Journal of Ecology*, vol.105, n.3, págs. 828–838, 2017.

SALGADO-LUARTE, Cristian, GONZÁLEZ-TEUBER, Marcia, MADRIAZA, Karina e GIANOLI, Ernesto. **Trade-off between plant resistance and tolerance to herbivory: Mechanical defenses outweigh chemical defenses.** *Ecology*, 1 04: e3860, págs. 1-8, 2023.

SAMPAIO, E.. **Overview of the Brazilian caatinga.** em BULLOCK, S., MOONEY, H. e MEDINA, E.. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 35-63). Cambridge: Cambridge University Press. 1995.

SENA, F. H. de, LUSTOSA, B. M., SILVA, S. R. S., FALCÃO, H. M., e ALMEIDA, J. S. de. **Herbivory and leaf traits of two tree species from different successional stages in a tropical dry forest.** *Neotropical Biodiversity*, 7:1, 266-275. 2021.

SILVA, J. L. G. da. **Dados não publicados**. Correspondência por e-mail. 2022

SINGH, S.. **Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries**. *Environmental Conservation*, 25(1), 1-2. 1998.

SIQUEIRA, Felipe F. S., RIBEIRO-RIBEIRO-NETO, José D., TABARELLI, Marcelo, ANDERSEN, Alan N. e WIRTH, Rainer. **Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest**. *Biotropica*, vol.0, n.0, págs. 1-10, 2018.

SIQUEIRA, F. F. da. **Influência de perturbações antrópicas crônicas sobre as interações entre plantas e formigas cortadeiras na caatinga**. Recife. tese. UFPE. 2017.

SIQUEIRA, F. F. S., RIBEIRO-RIBEIRO-NETO, J. D., TABARELLI, M., WIRTH, R., ANDERSEN, A. N., e LEAL, I. R.. **Leaf cutting ant populations also profit from human disturbances in Caatinga dry forest**. *Journal of Tropical Ecology*, vol.33, ed.5, págs. 337-344, 2017.

SWANSON, Amanda C., SCHWENDENMANN, Luitgard, ALLEN, Michael F., ARONSON, Emma L., ARTÁVIA-LEON, Alan, DIERICK, Diego, FERNANDEZ-BOU, Angel S., HARMON, Thomas C., MURILLO-CRUZ, Catalina, OBERBAUER, Steven F., PINTO-TOMÁS, Adrián A., RUNDEL, Philip W, e ZELIKOVA, Tamara J.. **Welcome to the *Atta* world: A framework for understanding the effects of leaf-cutter ants on ecosystem functions**. *Functional Ecology*, vol.33, págs. 1386-1399, 2019.

TABARELLI, Marcelo, SIQUEIRA, Felipe F. S., BACKÉ, Julia, WIRTH, Rainer, e LEAL, Inara. **Ecology of leaf-cutting ants in human-modified landscapes**. Em: OLIVEIRA, Paulo S. e KOPTUR, Suzanne *Ant plant interactions: Impacts of humans on terrestrial ecosystems*. Cambridge University Press, págs. 73-99, 2017.

URBAS, Pile, ARAÚJO Jr., Manoel V., LEAL, Inara R. e WIRTH, Rainer. **Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil**. *Biotropica*, vol.39, n.4, págs. 489-495, 2007.

URBAS, Pile. **Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cuttings ants**. Tese de doutorado. Kaiserslautern, Alemanha: Technische Universität Kaiserslautern, 2005.

VIEIRA, Sônia. **Introdução à bioestatística**. Livro. Elsevier. 2016

WIRTH, R., LEAL, I. R., MEYER, S. T., TABARELLI, M.. **Plant herbivory interactions at the forest edge**. Capítulo de livro. Progress in Botany, 69, Springer-Verlag, Berlin, págs. 423-442, 2008.

WIRTH, R., HERZ, H., RYEL, R. J., BEYSCHLAG, W. & HOLLDÖBLER, B.

. **Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama**. Springer-Verlag, Berlin, 230 págs., 2003.