

**MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**INFLUÊNCIAS DOS NINHOS DE SAÚVA (FORMICIDAE: ATTINI)  
NA NUTRIÇÃO, CRESCIMENTO E PROTEÇÃO DA VEGETAÇÃO  
CONTRA O FOGO, EM UMA FLORESTA DE TRANSIÇÃO  
AMAZÔNIA-CERRADO.**

**KARINE SANTANA CARVALHO**

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, como parte dos requisitos para a obtenção do grau de Doutor em Zoologia.

**Orientador: Dr. Paulo Moutinho  
Co-orientador: Dr. Leonel Sternberg**

**BELÉM – PA  
2008**

**KARINE SANTANA CARVALHO**

**INFLUÊNCIAS DOS NINHOS DE SAÚVA (FORMICIDAE: ATTINI)  
NA NUTRIÇÃO, CRESCIMENTO E PROTEÇÃO DA VEGETAÇÃO  
CONTRA O FOGO, EM UMA FLORESTA DE TRANSIÇÃO  
AMAZÔNIA-CERRADO.**

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, como parte dos requisitos para a obtenção do grau de Doutor em Zoologia.

**Orientador: Dr. Paulo Moutinho  
Co-orientador: Dr. Leonel Sternberg**

**BELÉM – PA  
2008**

**"A natureza não faz milagres, faz revelações."  
(Carlos Drummond de Andrade)**

*À memória dos meus avós: Doralice e Antonio, os quais “perdi” ao longo dos quatro anos de Doutorado, mas que sempre estarão comigo dentro do meu coração.*

## AGRADECIMENTOS

### **Agradeço às seguintes Instituições:**

**UESB:** Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, pela minha liberação, com ônus, para cursar o Doutorado.

**FAPESB:** Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia, pelo primeiro apoio financeiro desta pesquisa (Outorga N<sup>o</sup> APR0013/2005; n<sup>o</sup> 2030/2004).

**IEB:** Instituto Internacional de Educação no Brasil, representado pelo Programa Bolsas de Estudos para a Conservação da Amazônia, **BECA** financiado pela Fundação Moore, pelo apoio financeiro na realização dos trabalhos de campo (n<sup>o</sup> de referência: B/2005/02/BDP/05).

**IPAM:** Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, pelo apoio logístico na realização dos trabalhos de campo.

**Grupo A-Maggi:** Grupo Agropecuário André-Maggi, pela permissão de estudos na Fazenda Tanguro, Querência, MT.

**CENA:** Centro de Energia Nuclear para a Agricultura da Universidade de São Paulo, USP Campus de Piracicaba, pela realização de análises isotópicas.

**EMBRAPA:** Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias da Amazônia Oriental, Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, pela realização de análises de macronutrientes foliar.

**UFRA:** Universidade Federal Rural da Amazônia, Laboratório de Absorção Atômica, pela utilização do espectrômetro.

**Universidade de Miami,** Laboratório de Ecologia de Isótopos Estáveis em Ecossistemas Tropicais, pela permissão da realização de um estágio na preparação de amostras e análises isotópicas.

**Universidade da Pensilvânia,** pela realização de análises laboratoriais de macronutrientes foliar.

**IBAMA:** Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, pela permissão de coleta, transporte e exportação de material biológico (Licença de coleta e transporte: 032/2006 - Comon ; Licença de Exportação: 07BR000346/DF)

### **Agradeço às seguintes pessoas:**

**Dr. Paulo Moutinho**, meu orientador, pelo apoio, incentivo e confiança. Especialmente pela aceitação de orientação, dando-me a oportunidade de aprender com sua vasta experiência em pesquisas na Amazônia.

**Dr. Leonel Sternberg**, meu co-orientador, pelos valiosos ensinamentos em eco-fisiologia vegetal e análises isotópicas, especialmente por ter possibilitado minha estadia na Universidade de Miami e ter me acolhido em sua própria casa. Serei eternamente grata por sua simpatia, simplicidade e carinho.

**À Coordenação do Programa de Pós-graduação em Zoologia - PPGZOO do Museu Paraense Emílio Goeldi:** Dra. Maria Cristina dos Santos Costa e Dra. Ana Lúcia Prudente, em especial a coordenadora da época em que ingressei no Programa: Dra. Maria Cristina Espósito, por ter me recebido de braços abertos. **A todos os Professores/Pesquisadores do curso de Pós-Graduação em Zoologia**, em especial a: Dra. Marlúcia Martins, “entusiasta da Ciência” pela “sabatina” de pré-banca da qualificação que me ajudou a clarear as idéias e pela amizade; Dr. Ronaldo Barthen, pela confiança em me recomendar para o IEB; Dra. Ana Harada, pela ajuda na identificação das saúvas; Dra. Cristina Oliveira, pelas sugestões valiosas no exame de qualificação; Dra. Ana Lúcia Prudente, pela simpatia com que sempre me tratou e pelos gostosos papos sobre a “vida” no banquinho de praça do museu. **As secretárias da PPGZOO:** Neide e Dorotéia Albuquerque pelos inúmeros “quebra-galhos” e pelo carinho que sempre me trataram.

### **Aos integrantes e colaboradores do Projeto “Savanização” do IPAM:**

Dr. Daniel Nepstad, pelas inúmeras contribuições a esse estudo e principalmente pela alegria e entusiasmo contagiante; Dra. Gina Cardinot, e Osvaldo Portela, pelo apoio e colaboração na organização dos trabalhos de campo; Dr. Paul Lefebvre, pela elaboração de mapas e análises de fotografias digitais, pelo carinho e disponibilidade que sempre mostrou. Aos todos os técnicos: Roberto, Santarém, Bate, Adriano, Sandro, Bibal, Donga, Cléi, e de forma especial a Darlisson, pela dedicação incansável e fiel a esta pesquisa. A todos os pesquisadores por dividirem o mesmo “barco” comigo na fazenda Tanguro, em especial: Paulo Brando e Jennifer Balch pelas válidas sugestões, Nina, pela ajuda nos experimentos com transplante de mudas; Artemizia, pela ajuda na identificação das sementes; Vania Neu, pelos vários auxílio com seu material de laboratório. E tantos outros colegas biólogos que passaram por lá...

**Aos cientistas** e, sobretudo amigos: Dr. Claude Gascon, pela recomendação de ingresso no Doutorado; Dr. Marcelo Moreira, pela contribuição nas análises isotópicas e pelo carinho; Dr. Heraldo Vasconcelos, pelas valiosas sugestões e principalmente pelo carinho eterno de ex-orientador e meu mentor intelectual; Dr. Jacques Delabie, com quem aprendi a amar as formigas, pelas identificações das espécies de *Atta* encontradas na área de estudo.

**Aos colegas de curso**, especialmente: Zafira Almeida, por ter dividido tantos momentos! Darlan, meu “ombro” amigo; Guto (em memória) pelo sorriso constagante; Dani, pela energia de viver; Gláucia, pelo carinho acolhedor; Ivonei, pela amizade; Rodrigo, pelas ajudas com computadores e amizade; Catarina, pelo companheirismo; Mauricio, pelos divertidos papos, Ju Silveira, pela primeira acolhida na sala dos alunos; Ju Araripe, pelo sorriso sincero; Pat (peitão) pelo carinho típico belenense; Cristóvão, pelo carinho gratuito; Adê, Carlos, Dani, Pedro, Márcio, Carlinha e tantos outros que lembrarei sempre com muito carinho.

**Aos amigos** que fiz e aos “bons e velhos amigos” que reencontrei em Belém e nos EUA, na nossa incansável luta de “salvar a Amazônia, em especial: Juarez Pezzuti, quem primeiro me abrigou em Belém; Erica Nakazono, com quem dividi o apê em meu primeiro ano em Belém, pelas inúmeras risadas de nós mesmas; Sarita Fáveri e Selvino Neckel, amigos fiéis de todas as horas!; Maria Aparecida de Freitas, pela amizade fiel; Vivian Zeidemann, pelos melhores momentos que passei na linda e gostosa Belém; e tantos outros, pela alegria do re-encontro: Pingo, Bia, Enrico Bernard, Leandro Ferreira. Ane Alencar, pelas inúmeras ajudas, principalmente nas análises do fogo e principalmente por ter entrado na minha vida como uma verdadeira irmã; Lou Spineli e Gisele Gris, pela acolhida em casa quando fiz a prova de inglês e pela amizade incondicional; Oriana Almeida (Ori), pelas inúmeras gargalhadas; Lucimar, pelos momentos maravilhosos do Círio aos EUA; Osvaldo Carvalho, pelo bom humor de sempre; Cláudia Sticler, pelos bons momentos em Belém; Bela e Leilinhas, pela acolhida calarosa no laboratório das “formiguinhas” e pelo carinho de sempre; enfim, toda a “galera do IPAM” que sempre me dedicou carinho e atenção: Jaque, Filipe, Isa, Marilena, Jacson, Wagner. Aos “comedores de açai” e suas calorosas famílias por fazerem me sentir “em casa”: Glauber, Dani e Lidi. Amarthia, pela coleta de dados de fluxo hídrico, pelo carinho que me acolheu junto a sua família; Patrick e Camila Pinzon pelas horas divertidas que passamos dentro e fora da Universidade de Miami; Anick pelo carinho que me abriu as portas de sua casa, e principalmente pela doçura de pessoa que é. Vavá, Raissa, Fábio Abdala, Lidia, Natércia, Dennis, Marco e toda a galera da Universidade da Flórida pelas inúmeras baladas! Valeu gente!!!

**Aos colegas da UESB:** Lilian Boccardo e Ricardo Jucá, meus amigos e “irmãos” queridos, pelo companheirismo e amizade fiel de sempre. Renato Afonso, Carla Pat, Leandra Eugênia, Juvenal Cordeiro, Sergio Sonoda (e Na) pela velha e boa amizade. Paulo Marcelo, Ana Angélica, Marcos, Edilane, Josmar, Tina, Cazeles, Ana Paula e todos do DCB que torceram e me apoiaram durante o período que estive ausente, especialmente aos colegas da área de Zoologia: Oscar, Adervan, Marluce, e Ulisses. As “ex-republicanas” queridas: Ana Biggi e Adelaide Paredes, minha família durante tantos anos em Jequié.

Aos meus **pais**, Antonio e Luci, por sempre acreditarem em mim, em especial a “mainha” pelas orações e o amor da melhor mãe do mundo! Aos meus irmãos, Polly e Ciso, minha linda sobrinha Nicolle, e toda a minha imensa, barulhenta, festeira e maravilhosa **família**, pela “torcida organizada” em todas as etapas deste trabalho. Valeu pela energia positiva!

A minha nova família: Silas, pela ajuda na edição das fotos, Saulo, Zurick, Scooby, pela animação. D. Mirtes e Sr. José Augusto por me tratarem como filha.

Finalmente ao **meu amor**, Marcos Carneiro, a quem também dedico este trabalho, pelo apoio incondicional, paciência, e por ter enfrentado comigo, as fases difíceis que passei, em decorrência deste estudo.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	i
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	vii
<b>RESUMO</b> .....	ix
<b>ABSTRACT</b> .....	x
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	1
<b>REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	4
<b>ÁREA DE ESTUDO</b> .....	14
<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>INFLUÊNCIAS DE NINHOS DE SAÚVA NA NUTRIÇÃO E CRESCIMENTO DA VEGETAÇÃO DE FLORESTA DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO</b>	
1 - INTRODUÇÃO .....	24
2 - METODOLOGIA .....	28
2.1 – Nutrição de plantas associadas aos ninhos .....	28
2.1.1 – Absorção de nutrientes .....	28
2.1.2 – Concentração foliar de macronutrientes .....	33
2.2 – Relações hídricas e velocidade do fluxo da seiva .....	35
2.2.1 – Carbono 13 foliar e caulinar .....	35
2.2.2 – Velocidade do fluxo da seiva .....	38
2.3 – Crescimento da vegetação adulta associada aos ninhos .....	41
2.3.1 – Vegetação adulta .....	41
2.3.2 – Plântulas .....	45
2.4 – Análises estatísticas .....	46
3 - RESULTADOS .....	48
3.1. – Absorção e concentração de nutrientes .....	48
3.1.1 – Absorção de Nitrogênio 15 (N <sup>15</sup> ) .....	48
3.1.2 – Concentração de macronutrientes foliar .....	51

3.2 – Carbono 13 (C <sup>13</sup> ) foliar e caulinar.....	52
3.3 – Velocidade do fluxo da seiva.....	53
3.4 – Crescimento de plantas sob a influência dos ninhos de saúva.....	55
4 - DISCUSSÃO.....	61
4.1 – Ninhos de saúva e nutrição mineral de plantas.....	61
4.2 – Ninhos de saúva e fluxo de seiva.....	65
4.3 – Ninhos de saúva e crescimento de plantas.....	70

## **CAPÍTULO II**

### **EFEITOS DE NINHOS DE SAÚVA SOBRE A PROPAGAÇÃO DO FOGO FLORESTAL RASTEIRO EM FLORESTA DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO**

1 – INTRODUÇÃO.....	76
2 – METODOLOGIA.....	78
2.1 – Verificação do papel dos ninhos na proteção de plantas contra a ação do fogo.....	78
2.2 – Relação entre a abundância de ninhos e áreas não queimadas.....	82
2.3 – Análises estatísticas.....	85
3 – RESULTADOS.....	86
3.1 – Ninhos como aceiros da vegetação.....	86
3.2 – Relação entre abundância de ninhos e áreas de vegetação não queimadas.....	88
4 - DISCUSSÃO.....	94

## **CAPÍTULO III**

### **O PAPEL DAS SAÚVAS NA SUCESSÃO FLORESTAL PÓS-FOGO EM FLORESTA DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO**

1 – INTRODUÇÃO.....	102
2 – METODOLOGIA.....	104
2.1 – Inventário dos ninhos de saúva.....	104
2.2 - Experimentos.....	105
2.2.1 – Experimento de 48 horas de observações.....	105
2.2.2 – Experimento de transecção.....	108

3 – RESULTADOS .....	110
3.1 – Abundância de ninhos e colônias ativas de saúva .....	110
3.2 – Remoção /dispersão de sementes .....	112
3.3 – Herbivoria de plântulas .....	114
4 – DISCUSSÃO .....	116
4.1 – Abundância de ninhos .....	116
4.2 – Remoção de sementes .....	118
4.3 – Herbivoria .....	120
<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>123</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>127</b>

## LISTA DE FIGURAS

### ÁREA DE ESTUDO

- Figura 1.** Localização da fazenda Tanguro, município de Querência- MT, Brasil..... 15
- Figura 2.** Imagem de satélite dos limites da fazenda Tanguro, município de Querência -MT, Brasil. Quadrados vermelhos indicam áreas de 150 ha de floresta utilizadas nas pesquisas do IPAM. A seta indica a área 1 selecionada para o presente estudo. onde estão localizados as áreas de estudo: A, B, C e D (em vermelho). Cor verde: mata primária; rosa – pastagem, plantação (soja ou seringa) ou área desmatada..... 16
- Figura 3.** Desenho amostral de uma das áreas de 150 ha (área 1) localizada na fazenda Tanguro, município de Querência, MT. Cada parcela dentro da área (A, B,C) mede 500 X 1.000 m. Os numerais indicam as trilhas utilizadas como transectos ..... 18
- Figura 4.** Vista aérea da primeira queimada experimental (ano 2004) ocorrida na área 1 (150 ha) evidenciando as suas três parcelas tratamento (50 ha cada). Da esquerda para a direita: parcela A: controle (sem fogo); parcela B; submetida a fogo tri-anual e parcela C: submetida a fogo anual..... 19
- Figura 5.** Desenho amostral das parcelas de um m<sup>2</sup> para contagem e identificação de plântulas sobre e distante 15 m dos ninhos. A) ninho; B) posição das parcelas no chão da floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 21

### CAPÍTULO I

- Figura 1.1.** Folhas contaminadas com nitrato de potássio enriquecido com N<sup>15</sup> distribuídas ao longo das trilhas de forrageamento das saúvas em floresta de transição Amazônia-Cerrado. A contaminação foi realizada borrifando as folhas com a

solução de  $N^{15}$ . Foto acima: ramo de folha recém colocado na trilha; Abaixo: Sobra do ramo (dia seguinte) ..... 29

**Figura 1.2.** Processo de moagem das folhas e formigas para análises isotópicas de Nitrogênio  $^{15}N$  coletados em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 31

**Figura 1.3.** Preparação de amostras (folhas e formigas) para análise isotópica de Nitrogênio ( $N^{15}$ ). Fotos acima (esquerda para direita): 1- micro-cápsulas de estanho para envolvimento das amostras; 2- balança analítica para pesagem das amostras; 3- estojo de separação e identificação das amostras. Fotos abaixo: 4- local do espectrômetro de massa onde as amostras são depositadas (círculos vazios) para análise; 5- espectrômetro de massa; 6- tela de computador acoplado ao espectrômetro, onde os resultados das análises são visualizados ..... 33

**Figura 1.4.** Preparação de amostras para análise de macro-nutrientes foliar. Fotômetro de chama (direita); espectrofotômetro de absorção atômica (esquerda) ..... 35

**Figura 1.5** Coleta de amostras do caule de plantas da espécie *Protium* sp (Burseraceae), para análise de Carbono  $^{13}C$  em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Fotos acima: perfuração; Fotos abaixo: restauração do dano ..... 37

**Figura 1.6.** Montagem de sistema para medições de velocidade da seiva. Fotos acima (esquerda para a direita): 1- caule da planta raspado e perfurado para a introdução dos sensores; 2- sensores instalados na planta; 3- sensores envolvidos por folha de alumínio para proteção de aquecimento ambiental. Foto abaixo: bateria para alimentação do sistema, circuito (termocouple) para medição de voltagem e computador para armazenamento dos dados ..... 40

- Figura 1.7.** Instalação de dendrômetros para medição do crescimento em diâmetro de plantas da floresta de transição Amazônia-Cerrado..... 44
- Figura 1.8.** Experimento de crescimento de plântulas sobre ninhos de saúva. Foto a esquerda: mudas recém-arrancadas para o transplante; centro: muda transplantada protegida com tubo de PVC; direita: mudas dispostas sobre um ninho de saúva, todas protegidas por tubo de PVC ..... 45
- Figura 1.9.** Foto da cobertura vegetal do dossel sobre um ninho de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 46
- Figura 1. 10.** Níveis de Nitrogênio 15 ( $N^{15}$ )  $\pm$  erro padrão, em indivíduos de três colônias de *Atta cephalotes* antes da aplicação (0) e três coletas realizadas há 6, 8 e 12 meses após a aplicação do  $N^{15}$ . (Cada colônia é representada por um tom da cor cinza) ..... 48
- Figura 1.11.** Níveis de Nitrogênio 15 ( $^{15}N$ )  $\pm$  erro padrão, em plantas de: **a)** *Protium* sp. (Burceraceae) e **b)** *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) antes (0) e até doze meses após aplicação do  $N^{15}$ . Plantas tratamento (estabelecidas até 10 m dos ninhos) estão representadas por cinza; Plantas controle (plantas à partir de 10 m dos ninho) estão representadas pela cor grafite ..... 50
- Figura 1.12.** Velocidade média ( $\pm$ erro padrão) da seiva (cm/h) de plantas tratamento (estabelecidas até 10 m do ninho de *Atta cephalotes*) e plantas controle (estabelecidas à partir de 10 m do ninho) pertencentes às espécies **a)** *Amaioa guianensis* e **b)** *Protium* sp. em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 54
- Figura 1.13.** Crescimento em diâmetro do caule (após 24 meses) de plantas da espécie *Ocotea guianensis* (Lauraceae) estabelecidas sobre (0 m) e até 10 m dos ninhos de saúva

em floresta de transição Amazônia–Cerrado. **a)** Espécie *Protium* sp. **b)** Espécie *Amaioa guianensis*. (n= 20 plantas) ..... 56

**Figura 1.14.** Crescimento em diâmetro do caule de plantas estabelecidas sobre (0 m) e até 10 m de três ninhos de *Atta cephalotes* (plantas tratamento) e de plantas à partir de 10 m (plantas controle) em floresta de transição Amazônia–Cerrado. **a)** Espécie *Protium* sp. **b)** Espécie *Amaioa guianensis*. Cada ponto representa uma planta..... 58

**Figura 1.15.** Crescimento de plântulas sobre o murundu e no chão da floresta distante 15 m de quatro ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Barras cinza escuro: *Protium* sp. (Burseraceae); cinza claro: *Mabea* sp. (Euphorbiaceae). As linhas verticais sobre as barras indicam  $\pm$ erro padrão..... 59

**Figura 1.16.** Cobertura do dossel ( $\pm$  erro padrão) sobre o murundu (1) e no chão da floresta (2) distante 15 m de quatro ninhos de saúva, em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Barras em cinza escuro: *Protium* sp. (Burseraceae); cinza claro: *Mabea* sp. (Euphorbiaceae) ..... 60

## CAPÍTULO II

**Figura 2.1.** Palitos de madeira simulando plântulas antes da passagem do fogo experimental 2005 em floresta de transição Amazônia-Cerrado..... 79

**Figura 2.2.** Coleta de material combustível (serrapilheira de folhas) antes da passagem do fogo experimental rasteiro de 2005 em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 81

**Figura 2.3.** Trilhas de forrageamento de saúvas antes da passagem do fogo experimental rasteiro 2005 em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Foto à esquerda: visão

geral de uma trilha; foto à direita: detalhe da trilha (sinalizada por um lápis amarelo) ..... 82

**Figura 2.4.** Disposição espacial (50 x 50 m) do conjunto de trilhas que as formigas utilizam para forragear (trilhas “tronco) pertencentes a um ninho de *Atta cephalotes* estabelecido em uma área de floresta de transição Amazônia Cerrado. Os números ao lado das trilhas correspondem ao número da trilha mapeada. As trilhas estão identificadas por números (1-9). O murundu do ninho (não desenhado) localiza-se no centro do desenho, de onde as trilhas irradiam-se ..... 84

**Figura 2.5.** Altura (cm) e peso (g) de combustível fino (folhas e galhos) em função da localização dos ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Barras cinza escuro: média do combustível encontrado sobre o murundu de quinze ninhos de saúva; cinza claro: média do combustível no chão da floresta (entre 3-15 m distante dos ninhos). 1= peso de folhas (g); 2= altura de galhos (cm) e 3= altura de folhas (cm) ..... 87

**Figura 2.6.** Relação espacial entre a ocorrência de ninhos de saúva (pontos) e áreas não atingidas pelos incêndios experimentais (manchas verdes) realizados em dois diferentes anos (2004 e 2005) na área (1) de 150 ha de uma floresta de transição Amazônia-Cerrado. A= parcela controle (não submetida a fogo); B= submetida a fogo a cada três anos; C= submetida a fogo anual..... 89

**Figura. 2.7.** Relação entre área de vegetação não queimada e distância dos ninhos de saúva em uma parcela de 50 ha submetida a fogo experimental anual em floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** Ano 2004; **b)** Ano 2005; **c)** Ano 2006..... 91

**Figura 2.8.** Número de ninhos de saúva em relação à distância da borda de uma parcela submetida a fogo anual (50 ha) em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 92

**Figura 2.9.** Relação entre área não queimada e distância da borda de uma parcela submetida a fogo anual (50 ha) de floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** Ano 2004; **b)** Ano 2005; **c)** Ano 2006..... 93

### CAPITULO III

**Figura 3.1.** Visão geral de uma estação experimental de remoção de sementes por saúva, em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Sementes depositadas no chão da floresta limpo de serrapilheira e em detalhe no papel em branco (fotos acima). Duas espécies de sementes depositadas em um dos círculos de remoção (fotos abaixo) ..... 106

**Figura 3.2.** Experimento de herbivoria de plântulas por saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Foto à esquerda, plântula protegida com tubo de PVC; foto à direita, plântula sem proteção..... 108

**Figura 3.3.** Abundância de plântulas completamente desfolhadas por saúva em uma parcela submetida a ação do fogo (anual) e outra sem regime de fogo em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 115

### CONCLUSÕES:

**Figura 4.** Efeitos positivos (+) ou negativos (-) da bioperturbação das saúvas na nutrição e crescimento da vegetação em ambiente natural (a) e sob regime de fogo (b) em floresta de transição Amazônia-Cerrado..... 124

## LISTA DE TABELAS

### REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

- Tabela 1.** Comparação entre clareiras criadas por formigas cortadeiras para a construção de seus ninhos e criadas pela queda de árvores. (Adaptada de Farji-Brenner & Illes 2000) ..... 8
- Tabela 2.** Efeito dos ninhos de algumas espécies de formigas em diversos ecossistemas. **A= aumento; D= diminuição e M=mesmo valor** em comparação aos controles ..... 13

### ÁREA DE ESTUDO

- Tabela 3.** Espécies de plantas mais comuns (diâmetro  $\geq 5$  cm) sobre e ao redor de 18 ninhos de *Atta cephalotes* e *A. laevigata* (raio de 10 m) em floresta de transição Amazônia-Cerrado ..... 23

### CAPITULO I

- Tabela 1.1.** Espécies de plantas mais comuns, estabelecidas em um raio de 10 m de dez ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Parcela: A= controle, sem fogo; B= submetida a fogo anual; C= submetida a fogo a cada três anos; n= número de plantas por espécie ..... 42
- Tabela 1.2.** Concentração foliar de macronutrientes (g/ Kg<sup>-1</sup> matéria seca) em plantas tratamento (Trat) e plantas controle (Cont) de *Protium* sp e *Amaioa guianensis* em floresta de transição Amazônia-Cerrado (n=52) ..... 52

<b>Tabela 1.3.</b> Análise de variância dos efeitos da distância dos ninhos de saúva no crescimento em diâmetro (mm) de plantas estabelecidas sobre e até 10 m em floresta de transição Amazônia-Cerrado .....	56
--	----

## CAPITULO II

<b>Tabela 2.1.</b> Áreas de vegetação não queimada em relação à distância dos ninhos de saúva existentes em uma parcela de 50 ha submetida a incêndios anuais (anos 2004, 2005 e 2006) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.....	90
---	----

## CAPITULO III

<b>Tabela 3.1.</b> Espécies de sementes utilizadas no experimento de remoção/dispersão de sementes por saúvas em floresta de transição Amazônia-Cerrado .....	107
---	-----

<b>Tabela 3.2.</b> Espécies de sementes utilizadas no experimento de remoção/dispersão de sementes por saúvas em floresta de transição Amazônia-Cerrado .....	109
---	-----

<b>Tabela 3.3.</b> Abundância de colônias ativas de <i>Atta sexdens</i> registradas nos anos 2005 e 2007, por parcela de 50 ha (A= sem fogo; B= fogo tri-anual; C= fogo anual) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.....	111
---	-----

<b>Tabela 3.4.</b> Remoção de dez espécies de sementes por saúvas, em parcela sem a presença de fogo (A) e submetida a fogo anual rasteiro (C). A remoção foi avaliada por 48 horas interrompidas em três locais na borda e três no interior (500 m da borda) de cada parcela de floresta de transição Amazônia-Cerrado.....	113
--	-----

## RESUMO

Os ninhos de saúva são importantes perturbações naturais capazes de gerar mosaicos de determinados tipos de vegetação e afetar a estrutura e composição dos ecossistemas neotropicais. Nesse sentido, este estudo avaliou os efeitos dos ninhos de saúva (*Atta* spp.) na dinâmica de crescimento da vegetação de uma floresta de transição Amazônia-Cerrado submetida a um regime de incêndios periódicos, ao sul da bacia amazônica, Estado do Mato Grosso, Brasil. Especificamente, avaliou-se os efeitos dos ninhos: (1) na nutrição e crescimento da vegetação; (2) na proteção da vegetação contra o fogo e (3) na regeneração florestal pós-fogo. Para determinar tais efeitos, ninhos e vegetação associada (em um raio de até 10 m dos ninhos) estabelecidos em áreas de 150 ha da floresta de transição, foram mapeados e monitorados. Tais áreas subdivididas em parcelas de 50 ha com diferentes tratamentos: incêndios tri-anuais; incêndios anuais e proteção do fogo (controle) fazem parte do Projeto “Savanização” sob a coordenação do Instituto de Pesquisas Ambiental da Amazônia, IPAM. Os experimentos sobre os efeitos dos ninhos na nutrição e crescimento da vegetação indicaram que plantas estabelecidas próximas aos ninhos têm a absorção de nutriente facilitada e por isso apresentaram uma maior concentração foliar de Fósforo. Como consequência, foi registrado um maior crescimento em diâmetro do caule para estas plantas quando comparadas com aquelas distantes dos ninhos. Os ninhos funcionaram como aceiros (devido ao acúmulo de terra sobre os murundus resultante das escavações das saúvas) reduzindo a área total queimada em seu entorno, principalmente nos locais de bordas (local de maior incidência de ninhos) e protegendo a vegetação circundante da mortalidade pelo fogo. Em oposição a estes benefícios, foi constatado maior herbivoria de plântulas e remoção de sementes por saúvas nas áreas de alta densidade de colônias ativas, um resultado que compromete os estágios iniciais de sucessão florestal pós-fogo. Este estudo revela a importância das saúvas na redistribuição e reciclagem de nutrientes, e revela, pela primeira vez, a proteção da vegetação contra o fogo, por seus ninhos. Por outro lado, também mostra que perturbações antrópicas, como o fogo, aumentam as populações de saúva, o que pode tornar-se uma barreira ao sucesso da regeneração florestal pós-fogo. Com base nesse estudo, pode-se prever que ambientes naturais podem ter o crescimento da vegetação acelerado pela presença dos ninhos de saúva, mas em ambientes sob perturbação, a ação das saúvas pode ser a principal ameaça a regeneração da vegetação original. Desta forma, pode-se concluir que os efeitos (benéficos ou deletérios) das saúvas dependem do nível de perturbação ou maturidade do bioma no qual seus ninhos se estabelecem.

**Palavras-chave:** *Atta* spp., floresta de transição Amazônia-Cerrado, ninhos de saúvas

## ABSTRACT

The leaf-cutting ant nests are important natural disturbances which may create mosaics of certain types of vegetation and affect the structure and composition of Neotropical ecosystems. So, this study evaluated the effects of leaf-cutting ant nests (*Atta* spp.) on dynamic of vegetation growth in a Amazon-Cerrado transitional forest submitted to subsequent fire events, in south Amazon basin, Mato Grosso State, Brazil. Specifically, it was evaluated the effects of the nests on: (1) vegetation growth and nutrition; (2) vegetation protection against fire and (3) the forest regeneration pos-fire. The nests and associated vegetation (within a 10-meter radius of the nests) established in 150-hectare areas of transitional forest were mapped and monitored in order to determine such effects. These areas subdivided in 50-ha parts with different treatments: triannual fires, annual fires and fire protection (control) take part in the project “Savannization” coordinated by Amazon Environmental Research Institute – IPAM. The experiments about the effects of the nests on vegetation growth and nutrition indicated that plants next the nests have a facilitated nutrient absorption and therefore they present a higher foliar concentration of Phosphorus. Consequently, it was registered a higher growth in diameter of stem to these plants when compared to those far from the nests. The nests worked as active firebreaks (due to accumulation of land on mound resulting from leaf-cutting ants diggings) reducing the total burned area around them, mainly in areas with high number of nests and protecting the surrounding vegetation from the mortality by fire. In opposition to these benefits, it was verified higher herbivory of seedlings and the removal of seeds by leaf-cutting ants in areas with high density of active colonies, a result which compromise the early stages of pos-fire forest succession. This study shows the importance of leaf-cut ants in the redistribution and nutrient recycling and demonstrates, for the first time, the vegetation protection against fire, by their nests. On the other hand, it also shows that anthropic disturbances, such as fire, increase the leaf-cut ant population. This can stop the pos-fire forest regeneration. Considering this study, it can predict that natural environments may have the vegetation growth accelerated due to the presence of leaf-cut ant nests, but in disturbed environments the action of leaf-cut ants may be the main threat to the original vegetation regeneration. So, it can conclude that the effects (beneficial or harmful) of the leaf-cut ants depend on the level of disturbance or maturity of biome in which their nests are established.

**Key-words:** *Atta* spp., Amazon-Cerrado transitional forest, leaf-cutting ants nests.

## INTRODUÇÃO GERAL

A floresta amazônica foi considerada, durante muito tempo, como pouco susceptível ao fogo. Esta baixa inflamabilidade, contudo, vem aumentando nas últimas décadas, como um resultado das constantes perturbações antropogênicas como a fragmentação florestal e o corte seletivo de madeira, principalmente durante os períodos mais secos (Nepstad *et al.* 1999, Siegert *et al.* 2001; Cochrane & Laurance 2002; Alencar *et al.* 2004, 2006).

As florestas amazônicas de transição, que ocorrem nas interfaces com o bioma do cerrado, por suas características peculiares (dossel mais aberto ou sub-bosque menos denso, menor estrutura e diversidade de plantas) são particularmente ainda mais propensas a incêndios florestais (Nepstad *et al.* 1996) quando comparadas às florestas de terra firme das regiões tipicamente mais úmidas. Estas florestas têm sido alvo freqüente de incêndios acidentais nos últimos anos (Alencar *et al.* 2004, 2006).

A ação repetitiva de incêndios neste tipo de floresta pode, gradualmente, aumentar a inflamabilidade da paisagem. Uma vez que o fogo torna-se freqüente, o risco potencial das florestas de transição serem substituídas por uma vegetação com características de cerrado, isto é, sofrerem um processo de “savanização”, aumenta. Neste caso as árvores mais resistentes ao fogo tornar-se-iam mais freqüentes e gramíneas e arbustos invasores poderiam, no futuro, dominar a paisagem (Cochrane e Shultze 1999; Nepstad *et al.* 1996, 1999).

Neste cenário de intervenções antropogênicas que alteram radicalmente as paisagens da região amazônica, as formigas cortadeiras do gênero *Atta* (saúvas), podem atuar como componente chave na estruturação da vegetação (Cherrett 1986, Hölldobler & Wilson 1990, Moutinho *et al.* 2003). Em muitos casos, os ninhos de saúvas, que podem chegar a

dimensões gigantescas ( $> 50 \text{ m}^2$  de área), auxiliam na recuperação florestal em áreas degradadas, mesmo considerando à remoção de parte das folhas das plantas pelas formigas (Moutinho 1998, Moutinho *et al.* 2003).

Ninhos de saúvas são abundantes em florestas de transição amazônicas. Assim como estas estruturas apresentam influência sobre a recuperação da floresta amazônica em áreas degradadas, sua ocorrência em florestas de transição susceptível ao fogo florestal pode exercer um papel em relação à proteção da vegetação contra o efeito negativo das chamas. Isto porque o resultado da construção de tais ninhos é a formação de grandes “murundus” de terra nua que podem desempenhar o papel de verdadeiros “aceiros” ao longo da paisagem.

Além disso, as alterações que as saúvas promovem sobre a estrutura física e química do solo (bioperturbação) podem auxiliar na recuperação da vegetação após a passagem do fogo. Essas formigas durante o processo de construção e manutenção de seus ninhos tornam o solo localmente mais fértil. Alteram também as suas características físicas como, por exemplo, aumentando a porosidade e diminuindo a resistência e densidade aparente (Jukubczyk *et al.* 1972, Haines 1978, Jonkman 1978; Alvarado *et al.* 1981, Coutinho 1982, Bucher 1982, Farji-Brenner & Silva 1995; Verchot *et al.* 2003, Moutinho *et al.* 2003, Sternberg *et al.* 2006).

Desta forma, as plantas respondem a esses processos com aumento da proliferação de raízes finas nesses locais e com a reutilização dos nutrientes estocados nesses ninhos que teoricamente, seriam perdidos por lixiviação do solo (Haines 1978, Farji-Brenner & Silva 1995; Garrettson *et al.* 1998; Farji-Brenner & Illes 2000; Farji-Brenner & Medina 2000, Wagner *et al.* 2004).

Dada a importância potencial dos ninhos de saúvas em modificar os locais onde são estabelecidos, esse estudo buscou verificar quais os seus efeitos sobre a dinâmica de nutrição e crescimento de uma floresta de transição amazônica sujeita a um regime periódico de incêndios florestais.

No sentido de alcançar esse objetivo, este estudo foi dividido em três partes principais (que correspondem aos capítulos que se seguem) onde avaliou-se as seguintes hipóteses gerais:

- 1) A bioperturbação causada pelos ninhos de saúvas resulta numa maior nutrição e crescimento de plantas estabelecidas ao seu redor (Capítulo 1)
- 2) Os ninhos de saúva protegem as plantas da ação do fogo por atuarem com “aceiros” naturais. (Capítulo 2)
- 3) A presença e atuação das saúvas como herbívoros e predadores de sementes aumentam em função das perturbações ambientais causadas pelo fogo. (Capítulo 3)

## REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### *Fogo e regeneração florestal na Amazônia: o papel das saúvas:*

Além das taxas alarmantes de desmatamentos nos trópicos, os incêndios florestais vêm aumentando bastante nas últimas décadas, trazendo nítidos impactos negativos para a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas (Cochrane *et al.* 1999, Nepstad *et al.* 1999, Curran *et al.* 1999, Goldammer 1999, Barbosa & Fearnside 1999, Siegert *et al.* 2001, Cochrane & Laurance 2002, Alencar *et al.* 2004, 2006).

Tais incêndios podem ser resultantes da sinergia entre desmatamento e seca. A continuidade dos desmatamentos poderá, potencialmente, causar uma diminuição drástica das chuvas na região, contribuindo para a ocorrência de estações secas cada vez mais pronunciadas (Nobre *et al.* 1991). Aliada a esse fator, duas outras atividades humanas têm sido apontadas, em vários estudos, como responsáveis diretos pelo aumento da incidência do fogo: (1) o corte seletivo de madeira, que reduz cobertura de dossel, permitindo que ocorra uma maior penetração direta da luz do sol no interior da floresta, secando o material combustível depositado sobre o chão; (2) fragmentação florestal, que cria bordas artificiais abruptas ao redor dos fragmentos, gerando grandes reduções de umidade (Uhl & Kauffman 1990, Shroeder & Winjun 1995, Cochrane & Schulze 1999, Cochrane *et al.* 1999, Peres 1999, Cocharane & Laurance 2002, Nepstad *et al.* 2001, 2004, Alencar *et al.* 2004, 2006).

Outro evento que tem sido constantemente associado aos incêndios florestais nos trópicos, (3) é o fenômeno climático chamado “El niño” que reduz drasticamente a precipitação na Amazônia, especialmente na sua porção leste (Alencar *et al.* 2006).

Em um cenário de clima seco aliado ao desmatamento, a inflamabilidade das paisagens aumenta, dando início a um ciclo de retro-alimentação positiva que altera a composição de vegetação original (Cochrane & Shultze 1999, Nepstad *et al.* 1995, 1999). Tal ciclo inicia-se com a entrada direta de luz solar que: eleva a temperatura e diminui a umidade; desenvolve-se com a grande quantidade de combustível lenhoso no chão da floresta e finaliza com uma paisagem amazônica cada vez mais propícia à ocorrência e propagação do fogo florestal (uma floresta queimada, apresenta uma maior probabilidade de queimar no futuro).

Um possível resultado do aumento da frequência dos incêndios florestais na Amazônia é a transformação da vegetação das florestas de transição para um ecossistema similar a uma savana, caracterizando o que vem sendo chamado de “savanização” da Amazônia (Cochrane *et al.* 1999, Nepstad *et al.* 1999, Barlow *et al.* 2003).

Embora grandes das áreas de floresta da região amazônica estejam sendo degradadas por desmatamento e fogo, o abandono de terras, após um período de uso econômico, é um evento relativamente freqüente nessa região. Atualmente cerca de 200 a 300 mil km<sup>2</sup> encontram-se sob algum estágio de regeneração florestal (Zarin *et al.* 2001).

Desta forma, a regeneração florestal adquire um papel importante, principalmente na retomada original das espécies nativas de plantas e animais (Lugo *et al.* 1973, Nepstad *et al.* 1990, 1996, Moutinho 1998). Nesse contexto, as formigas se destacam por participarem de praticamente todos os processos funcionais dos ecossistemas terrestres como: predação, dispersão de sementes (Levey & Byrne 1993, Kaspari 1993), ciclagem de nutrientes (Haines 1978, Petal 1978) e regulação das populações de outros insetos (Hölldobler & Wilson 1990, Hughes & Westoby 1990, Fowler *et al.* 1991, Gotwald 1995, Folgarait 1998), além de

serem extremamente abundantes e diversas (Fittikau & Klinger 1973, Benson & Harada, 1988, Vasconcelos *et al.* 1999, Brow Jr. 2000, Kaspari *et al.* 2000).

Dentre as formigas, as saúvas (formigas cortadeiras do gênero *Atta*) têm um papel relevante, especialmente por sua herbivoria notável na região neotropical (Cherrett 1986, 1989). Também essas formigas impõem alterações profundas no solo devido à construção e manutenção de seus grandes ninhos. Com isso aumentam a fertilidade e modificam as propriedades físicas do solo (Jukubczyk *et al.* 1972, Haines 1978, Jonkman 1978, Alvarado *et al.* 1981, Coutinho 1982, Bucher 1982, Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brenner & Illes 2000, Farji-Brenner & Medina 2000, Verchot *et al.* 2003, Moutinho *et al.* 2003, Wagner & Jones 2004).

Apesar de sua importância, existem poucos estudos sobre o papel das saúvas em ecossistemas florestais. Por outro lado, há muitos que avaliam seu papel como praga agrícola (Mariconi 1970, Della Lucia 1993) devido à grande quantidade de folhas que cortam para manter o cultivo de fungos que alimentam as colônias (Weber 1972, Fowler *et al.* 1990, Holdobler & Wilson 1990).

As saúvas são importantes para a economia da América Latina através da história (Mariconi 1970, Holdobler & Wilson 1990). No Brasil, segundo Holdobler & Wilson 1990, os primeiros relatos de sua importância como praga agrícola começaram desde a chegada dos colonizadores portugueses que fizeram diversas declarações como: “Se não há nesta terra muito vinho é por causa das formigas que em uma noite dão em uma parreira e lhes cortam as folhas e frutos e os lançam no chão.” “Em uma palavra, é o maior flagelo que têm os lavradores.” “O Brasil é um grande formigueiro”. De todos esses relatos, no entanto, o mais

conhecido é a citação do naturalista francês Saint'Hilairi, datada de 1822: “Ou o Brasil mata a saúva ou a saúva mata o Brasil.”

Apesar de seu “status” bem conhecido, de praga agrícola, a densidade de ninhos de saúva é mais expressiva em ambientes perturbados e nos estágios iniciais de sucessão florestal (Haines 1975, 1978, Fowler 1983, Jaffé & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett 1995). Nesta fase, a herbivoria exercida pelas formigas pode ser favorecida pela predominância de espécies pioneiras de plantas que possuem menos defesas (físico-químicas) e maior conteúdo nutricional do que as espécies tolerantes a sombra (Jaffé & Vilela 1989, Farji-Brenner 2001).

A magnitude do efeito das saúvas sobre o solo e, conseqüentemente sobre a vegetação, depende da densidade e do tamanho dos ninhos (Moutinho *et al.* 2003). De acordo com Hölldobler e Wilson (1990) os ninhos das saúvas podem ter mais de três milhões de formigas, centenas de cavidades subterrâneas com profundidade de até 6 m e cobrirem uma área com mais de 50 m<sup>2</sup>.

A decomposição do material vegetal coletado pelas saúvas (partes exauridas do fungo simbiótico e formigas mortas) pode ter diversos impactos na ciclagem de nutrientes em um ecossistema (Haines 1975, 1978, Fowler & Louzada 1996). Devido a isso, as saúvas podem exercer uma forte influência sobre o “turnover” (substituição de espécies) natural de plantas (Weber 1972, 1982, Perfecto & Vandermeer 1993, Diehl-Fleig 1995; ver tab. 1).

Até mesmo os ninhos abandonados (por morte ou migração da colônia) podem se apresentar como um local propício para a regeneração florestal (Farji-Brenner & Medina 2000, Farji-Brenner 2005).

**Tabela 1.** Comparação entre clareiras criadas por formigas cortadeiras para a construção de seus ninhos e criadas pela queda de árvores. (Adaptada de Farji-Brenner & Illes 2000).

Variável	Clareiras de árvores	Ninhos
Tamanho (médio)	~110-160 m <sup>2</sup>	~70-100 m <sup>2</sup>
Forma	Irregular	Circular
Luz (nível do solo)	Menor ou maior que a floresta adjacente	Maior que a floresta adjacente
Superfície do solo	Com “escombros”	Limpa
Nível de nutrientes	Menor que a floresta adjacente	Maior que a floresta adjacente
Taxa de “turnover”	75-150 anos	200-300 anos
Densidade de plântulas	742/ m <sup>2</sup>	733/ m <sup>2</sup>
Riqueza de plântulas	?	Maior que a floresta adjacente
Tipo de planta que poderia se beneficiar	Intolerante a sombra para crescimento a longo-prazo	De sementes pequenas; intolerante a sombra para crescimento inicial
Animais associados	Pássaros, insetos e répteis?	Répteis e artrópodos

Haines (1978), estudando a ecologia de *Atta colombica* no Panamá, estimou que essa espécie pode coletar cerca de 1,6% da produção total de folhas, um volume bem maior do registrado para macacos (0,8%) e preguiças (0,6%). Segundo esse autor, essa coleta de matéria orgânica e transporte para os ninhos implica em um processo de concentração de nutrientes que pode acelerar o processo de mineralização (Lugo *et al.* 1973).

Desta forma, os ninhos de saúva podem atuar como uma força seletiva para a vegetação que se beneficia, especialmente em ecossistemas de solos pobres em nutrientes como a floresta amazônica, com implicações diretas nos processos de regeneração florestal. Os ninhos podem acelerar a recuperação da vegetação, principalmente se o balanço entre os efeitos negativos das saúvas (redução da área foliar disponível para a fotossíntese) e seus efeitos positivos no enriquecimento do solo, for positivo.

***Formigas como engenheiras do ecossistema, bioperturbação causada por das saúvas e interações formiga-planta:***

Segundo Lavelle et al. (1997), minhocas, formigas e térmitas formam o grupo principal de “engenheiros do ecossistema”. Esses organismos, também chamados engenheiros ecológicos, caracterizam-se por produzirem estrutura física (biogênica) capaz de modificar a disponibilidade ou acessibilidade de um determinado recurso para outros organismos (Jones *et al.* 1994, Farji-Brenner 2001).

Esses engenheiros do ecossistema constroem vários tipos de estrutura e as formigas, em particular, se destacam pela construção de seus ninhos, que alteraram o tamanho das partículas do solo e seus processos funcionais (Folgarait 1998; ver tab. 2 adaptada desse estudo; Wagner & Jones 2004, Mora *et al.* 2005), interferindo na abundância e diversidade da biota do solo (Boulton & Amberman 2006).

Embora os ambientes acima e abaixo do solo estejam ligados por meio de plantas, minhocas e larvas de insetos (Strong *et al.* 1996, Whitford 1996, Mikola *et al.* 2001, Preisser 2003, Zak *et al.* 2003), esses dois locais são espacialmente distintos. Neste sentido, as formigas podem ser críticas em movimentar recursos da superfície do solo para consumidores subterrâneos (Boulton & Amberman 2006). Muitas formigas construtoras de ninho no solo são onívoras e exploram uma variedade de materiais tais como sementes, tecidos de plantas, carcaças de insetos e fezes de pássaros e mamíferos (Frieese & Allen 1993, Whitford 1996). Também a bioperturbação causada pelas saúvas na construção e manutenção de seus ninhos, além de revolver o solo, adiciona nutrientes na forma de excrementos e refugio (Haines 1975, Jonkman 1978, Haines 1978, Petal 1978, Pokarzhevsky 1981, Alvarado *et al.* 1981, Haines

1983, Horvitz & Schemske 1986, Farji-Brenner & Silva 1995; Garrettson *et al.* 1998). Moutinho *et al.* (2003) constataram que a bioperturbação induziu alterações nas propriedades físicas e químicas do solo, como: redução da resistência à penetração de raízes, redução na densidade e aumento da fertilidade.

Os ninhos podem influenciar a riqueza e a composição de espécies de plantas de sub-bosque (Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998) e funcionar como uma espécie de “viveiro”, gerando local seguro e melhorando o desempenho das plântulas vizinhas (Farji-Brenner & Ghermandi 2004). E podem ainda, servir de abrigo, morada ou área reprodutiva e fonte de alimento para uma grande variedade de animais (Della Lucia 1993, Azevedo-Ramos & Moutinho 1994).

Dentre as inúmeras interações formiga-planta, as formigas podem “alimentar” plantas (Holldobler & Wilson, 1990). Jansen (1974) detectou tecido de absorção em cavidades específicas de plantas mirmecófitas epifíticas (*Hydnophytum* e *Myrmecodia*) onde eram depositados restos de presas de formigas. Em pesquisas posteriores, Huxley (1978) e Rickson (1979) utilizando traçadores radioativos demonstraram que realmente essas plantas absorviam substâncias (como fosfato e sulfato) do material depositado pelas formigas nessas suas cavidades.

Um estudo recente (Sternberg *et al.* 2006) desta vez com isótopos estáveis não radioativos, demonstrou utilização direta de macronutrientes (especialmente Cálcio e Magnésio) dos rejeitos das colônias de saúvas, por plantas próximas aos ninhos.

Buckley (1982) em uma ampla revisão das interações formiga-planta cita inúmeras formigas como modificadoras do solo e classifica as formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) apenas como herbívoros. Também Della-Lucia (2003) classifica os mesmos

gêneros de formigas, como de “importância econômica para a região neotropical. No entanto, frente ao exposto nessa revisão, nota-se o grande impacto dessas formigas no solo das florestas tropicais (onde segundo Perfecto & Vandermeer 1993 menos de 0,1% dos nutrientes infiltram mais que 5 cm de profundidade) e sua influência na dinâmica dos processos funcionais desse ecossistema.

**Tabela 2.** Efeito dos ninhos de algumas espécies de formigas em diversos ecossistemas. **A= aumento; D= diminuição e M=mesmo valor em comparação aos controles.**

Formiga	Local Habitat	Mudanças no solo		Efeitos nas plantas
		químicas	físicas	
<i>Atta colombica</i>	Panamá <sup>1</sup> floresta	A= P, K, Ca		?
<i>Atta laevigata</i>	Venezuela <sup>2</sup> Savana	A= N, Ca, Mg M= K, P		Formação de pequenos bosques de vegetação ("grove")
<i>Pogonomyrmex rugosus</i>	EUA <sup>3</sup> montanha		M= densidade	D= riqueza de espécies
<i>Lasius flavus</i>	Inglaterra <sup>4</sup> Campo	A= N, P, K	A= partículas <0,5mm D= densidade D= % de pedras	Afinidade com formigueiro
<i>Atta sexdens</i>	Brasil <sup>5</sup> floresta	A= Ca, Mg, K e NO <sub>3</sub>	D= densidade A= porosidade	A= biomassa de raízes

<sup>1</sup>Haines 1975, 1978; <sup>2</sup>Farji-Brenner & Silva 1995; <sup>3</sup>Carlson & Whitford 1991; <sup>4</sup>Kling 1977; <sup>5</sup>Moutinho *et al.* 2003

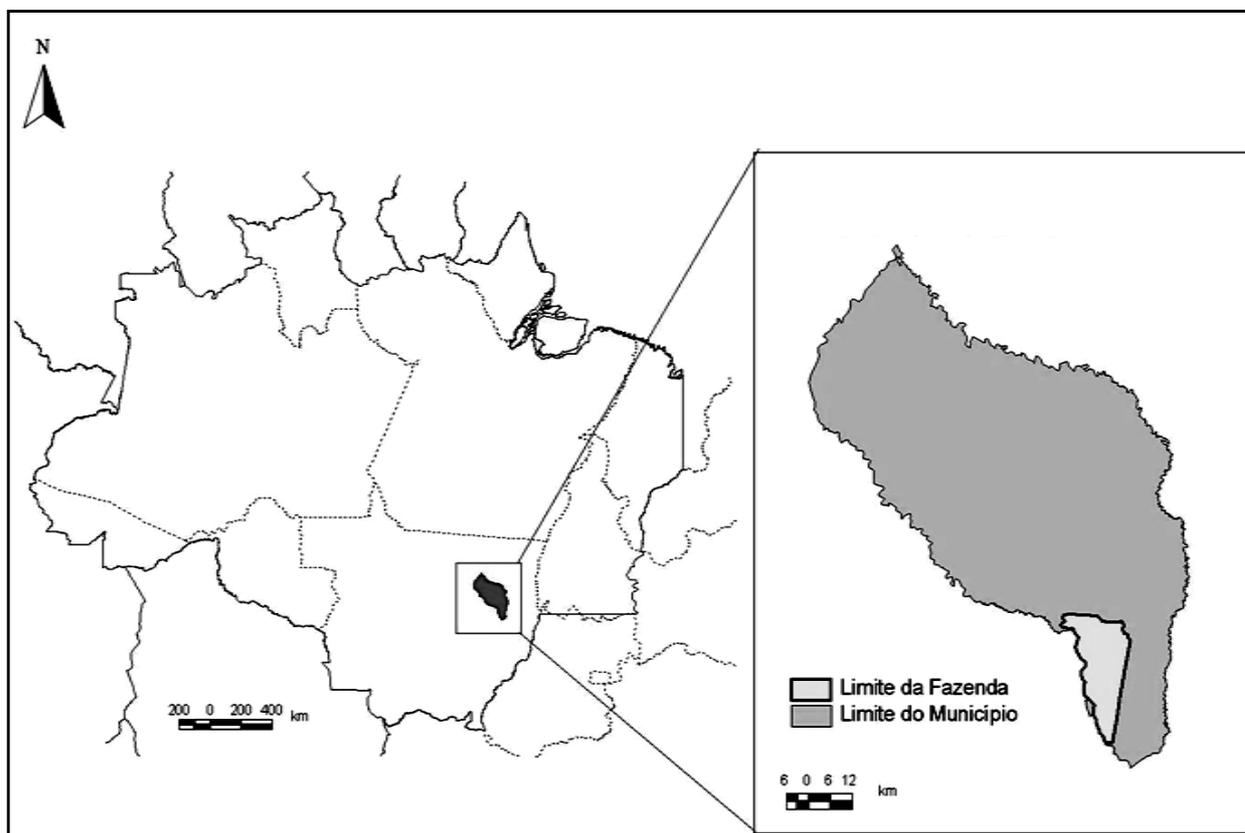
## ÁREA DE ESTUDO

### **Localização geográfica e caracterização do bioma:**

A área de estudo está localizada nos limites da fazenda Tanguro, uma propriedade do Grupo Agropecuário André Maggi (AMAGGI) no município de Querência (13.04°S, 52.23°W), Estado do Mato Grosso, ao sul da Bacia Amazônica (fig.1). A área total da fazenda é de 82.000 hectares (fig. 2) com 50% de floresta intacta e a outra metade distribuída entre plantação de soja, seringa e pastagem.

Esta área está inserida no bioma Ecótonos Cerrado-Amazônia e na ecorregião Florestas Secas do Mato Grosso (definição adaptada por World Wildlife Fund, WWF-Brasil, The Nature Conservancy, TNC e Associação de Plantas do Nordeste em Oren 2005).

A temperatura média anual da região é 23,5° C com pluviosidade variando entre 1.800 a 2.000 mm. Ocorre uma estação seca entre maio e setembro e uma estação chuvosa entre outubro e abril. Os solos são do tipo latossolo amarelo.



**Figura 1.** Localização da fazenda Tanguro, município de Querência- MT, Brasil.



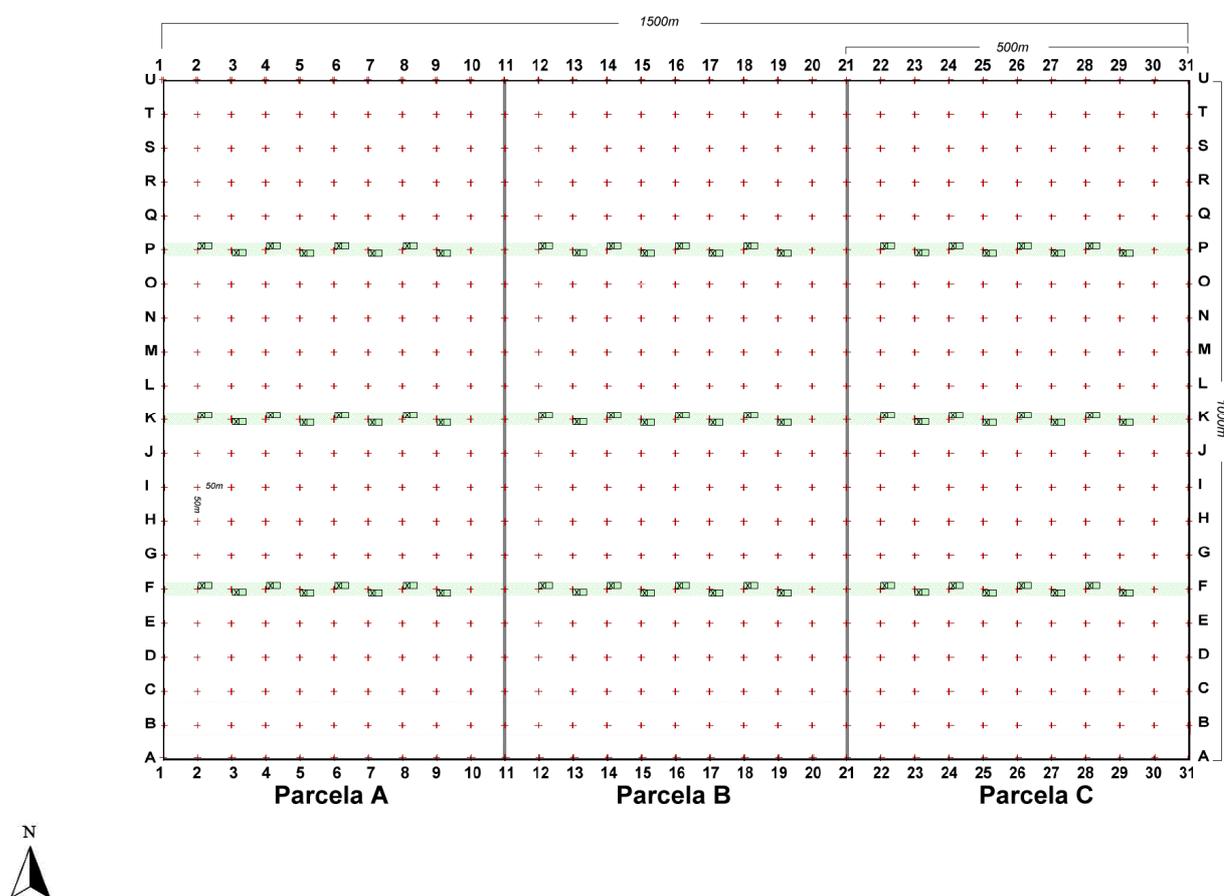
**Figura 2.** Imagem de satélite dos limites da fazenda Tanguro, município de Querência –MT, Brasil. Quadrados vermelho indicam áreas de 150 ha de floresta utilizadas nas pesquisas do IPAM. A seta indica a área 1 selecionada para o presente estudo. Cor verde: mata primária; rosa: pastagem, plantação (soja ou seringa) ou área desmatada.

**Histórico e desenho experimental do Projeto Savanização:**

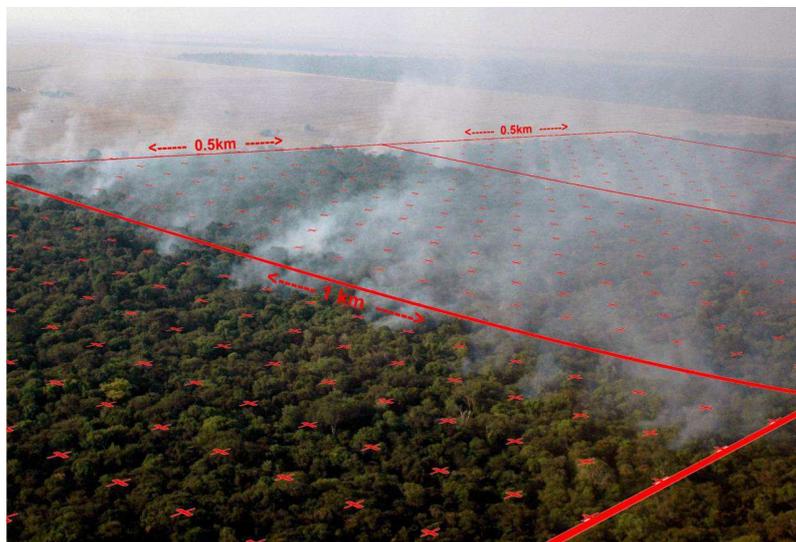
Devido à alta vulnerabilidade a incêndios das florestas de transição do Mato Grosso (principalmente nos períodos mais secos da região), o Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia (IPAM) estabeleceu na fazenda Tanguro, em junho de 2004, um projeto de pesquisa chamado “Projeto Savanização” como parte da campanha “Boas Práticas na Agropecuária de Mato Grosso”.

O Projeto Savanização foi criado para avaliar se os efeitos dos incêndios florestais recorrentes afetam a susceptibilidade da floresta a futuros incêndios e induzem a uma “savanização” da vegetação (substituição da floresta amazônica de transição para uma vegetação com características de cerrado, para maiores detalhes veja o endereço: [www.ipam.org.br](http://www.ipam.org.br)).

Para isso, o projeto abrangeu quatro áreas de 150 ha (quadrados em vermelho da fig. 2) subdivididas em parcelas (tratamentos) de 50 ha cada uma (fig. 3) que são submetidas a queimas experimentais periódicas (anualmente e tri-anualmente) e uma parcela controle, onde não há queima. Os tratamentos foram definidos como: A- controle (sem fogo); B- fogo tri-anual e C- fogo anual (fig. 3 e 4).



**Figura 3.** Desenho amostral de uma das áreas de 150 ha (área 1) localizado na fazenda Tanguro, município de Querência, MT. Cada parcela dentro da área (A, B, C) mede 500 X 1.000 m. Os numerais indicam as trilhas utilizadas como transectos.



**Figura 4.** Vista aérea da primeira queimada experimental (ano 2004) ocorrida na área 1 (150 ha) evidenciando as três parcelas tratamento (50 ha cada). Da esquerda para a direita: parcela A: controle (sem fogo); parcela B: submetida a fogo tri-anual e parcela C: submetida a fogo anual.

#### **Inventário dos ninhos e vegetação associada na floresta de transição:**

Para avaliar os efeitos dos ninhos de saúva na dinâmica do crescimento da vegetação recuperando-se do fogo, foram selecionados ninhos e plantas estabelecidas em áreas de 150 ha da floresta de transição pertencentes à fazenda Tanguro (fig. 2) e reservadas às pesquisas do IPAM. A grande maioria dos experimentos do presente estudo foi realizada na

área 1 (fig. 2 e 3) devido ao rápido acesso em relação ao acampamento e principalmente por ser a área onde foram realizados os primeiros incêndios periódicos do Projeto Savanização.

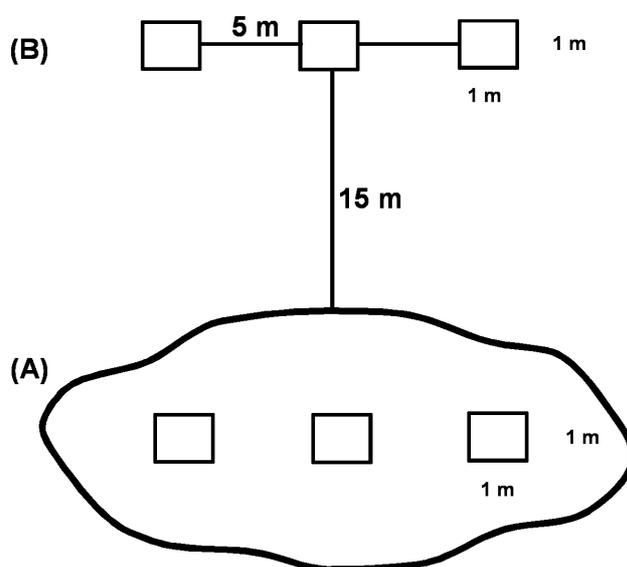
Como a influência dos ninhos sobre a vegetação está diretamente relacionada com a densidade e o tamanho das colônias de saúva, primeiramente foram calculados esses parâmetros e em seguida, foi realizada a identificação das comunidades de plantas associadas aos ninhos. A densidade de ninhos foi calculada por meio de um inventário da área 1, realizado em fevereiro de 2005, utilizando-se 31 transeções de banda, cada uma com um km de extensão e 40 m de largura (124 ha). As trilhas já existentes na área foram utilizadas como transeções (fig. 3). Todos os ninhos avistados dentro das transeções de banda foram registrados e mapeados. Os ninhos foram considerados maduros (tamanho de colônia estável) quando apresentaram o murundu formado, com uma área igual ou superior a 15 m<sup>2</sup>.

Devido à configuração elipsoidal dos ninhos, sua área foi calculada utilizando-se a fórmula da elipse ( $\Pi * r^1 * r^2$ ), onde  $r^1$  representou a metade do maior comprimento e  $r^2$ , a metade da maior largura de cada ninho, medidos com uma trena. O volume de terra acumulado no murundu foi calculado através da fórmula da elipse ( $\Pi * r^1 * r^2 * r^3$ ), onde  $r^3$  representa a altura do murundu. A altura foi medida com auxílio de uma trena de 30 m (e uma vara de um metro como baliza) em dois pontos do ninho (no ponto mais alto e no ponto mais baixo) e a sua média utilizada na fórmula.

As colônias foram classificadas em duas categorias: ativa ou inativa (por abandono ou morte). O estado de atividade da colônia foi avaliado introduzindo-se uma mangueira nos olheiros dos ninhos que foi assoprada nesses locais por cerca de 10-15 min. A resposta positiva de formigas a este estímulo indicou que a colônia estava ativa.

Todas as árvores acima de cinco cm de diâmetro de tronco (DAP) estabelecidas ao redor dos ninhos maduros (raio de 10 m à partir da borda do murundu) foram identificadas ao nível específico por meio de um inventário (fevereiro de 2005). As plantas mais comuns e com diâmetros similares foram selecionadas para este estudo. Também foi realizado um experimento a fim de inventariar a abundância e a riqueza de plântulas estabelecidas sobre os ninhos de saúva em comparação ao chão da floresta, em fevereiro de 2005.

O registro das plântulas ocorreu com auxílio de parcelas de um m<sup>2</sup> (fig. 5) que foram estabelecidas em dois locais: sobre os ninhos e distante 15 m destes (três parcelas em cada local). Todas as plântulas, de até um metro de altura, que ficaram dentro de seus limites das parcelas foram contadas e identificadas (morfortipadas).



**Figura 5.** Desenho amostral das parcelas de um m<sup>2</sup> para contagem e identificação de plântulas sobre e distante 15 m dos ninhos. A) ninho; B) posição das parcelas no chão da floresta de transição Amazônia-Cerrado.

### **Ninhos e vegetação na floresta de transição:**

No total foram registradas 376 colônias de saúvas, sendo 269 ativas e 107 inativas (abandonadas ou mortas). Das colônias ativas, apenas 18 foram consideradas maduras pertencentes às espécies *Atta cephalotes* (L., 1758) (12) e *Atta laevigatta* (F. Smith, 1858) (6). Não foram encontrados ninhos maduros da espécie *Atta sexdens* (L., 1758). Todas as colônias dessa espécie registradas na área foram consideradas incipientes (sem murundu formado, apenas pequenos amontoados de terra) ou imaturas (murundu formado, mas ainda inconsistente). No entanto, *A. sexdens* foi a espécie mais freqüente na área, representando aproximadamente 80% de todas as colônias ativas.

A área superficial dos ninhos maduros variou entre 84 - 15,9 m<sup>2</sup> dando uma média de aproximadamente 40 m<sup>2</sup> ( $\pm 15,7$ ). O volume médio de terra solta foi 6,9 m<sup>3</sup> ( $\pm 3,2$ ). A área sob a influência dos ninhos maduros totalizou 720 m<sup>2</sup>, cobrindo 5% da área de 150 ha.

Foram registradas 49 espécies (760 exemplares) de plantas com diâmetro  $\geq 5$  cm estabelecidas sobre e ao redor (até 10m de distância) dos 18 ninhos maduros. Para o monitoramento do crescimento, as cinco espécies mais comuns foram selecionadas (tab. 3).

**Tabela 3.** Espécies de plantas mais comuns (diâmetro  $\geq 5$  cm) sobre e ao redor de 18 ninhos de *Atta cephalotes* e *A. laevigata* (raio de 10 m) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

Nome Científico	Abund.	Densidade m <sup>2</sup>	DAP
<i>Amaïoa guianensis</i> (Rubiaceae)	143	0,0138	11,15 ( $\pm 1,33$ )
<i>Protium</i> sp. (Burseraceae)	61	0,0058	7,65 ( $\pm 1,14$ )
<i>Sloanea eichleri</i> (Elaeocarpaceae)	55	0,0052	14,00 ( $\pm 4,55$ )
<i>Ocotea acutangula</i> (Lauraceae)	45	0,0046	21,27 $\pm$ (11,60)
<i>Xylopia amazônica</i> (Annonaceae)	43	0,0041	13,00 ( $\pm 4,70$ )

O número médio de plântulas por m<sup>2</sup> sobre os ninhos maduros de *Atta cephalotes* e *A. laevigata* (18 na área A e mais cinco ninhos dentro dos limites da fazenda) foi menor (9,47  $\pm$  7,07) se comparado ao número encontrado no chão da floresta distante 15 m (17,8  $\pm$  14,8, T= -2,795; n= 23  $p \leq 0,011$ ). A riqueza de espécies de plântulas também foi menor sobre os murundus do que distante dos ninhos. O número médio de morfo-espécies de plântulas sobre os ninhos foi 4,76 ( $\pm 3,10$ ) e no chão da floresta, 10,2 ( $\pm 4,8$ ) (Teste T= -4,853; n= 23;  $p \leq 0,000$ ).

## CAPÍTULO I

### Influências de ninhos de saúva na nutrição e crescimento da vegetação de floresta de transição Amazônia-Cerrado

#### 1 - INTRODUÇÃO

As saúvas, formigas cortadeiras de folhas do gênero *Atta*, são consideradas o herbívoro mais notável da região neotropical (Cherrett 1986, 1989), mas atuam também como agentes modificadores do solo (Weber 1972, Fowler *et al.* 1989; Holdobler & Wilson 1990, Moutinho *et al.* 2003, Abril & Bucher 2004).

Os efeitos das saúvas sobre o solo podem ser físicos e químicos e estão relacionadas à, respectivamente, duas de suas atividades: 1- escavação e manutenção de câmaras e túneis subterrâneos de seus ninhos e, 2- concentração de matéria orgânica no solo. Devido a estas atividades, as saúvas misturam os horizontes do solo e concentram nutrientes localmente (Jukubczyk *et al.* 1972, Haines 1978, Jonkman 1978, Petal 1978, Alvarado *et al.* 1981, Coutinho 1982, Bucher 1982, Moutinho *et al.* 2003, Wagner & Jones 2004).

Segundo Holdobler e Wilson (1990) as saúvas têm o hábito característico de coletar seletivamente grandes quantidades de material vegetal fresco e transportá-lo para seus ninhos, onde serão degradados por um fungo mutualístico. Este vasto material resultante da decomposição do fungo, juntamente com formigas mortas e outros rejeitos, são removidos para locais específicos dos ninhos. Desta forma, essas formigas geram “microsites” de alto conteúdo nutricional no solo onde os ninhos são estabelecidos (Farji- Brenner & Illes 2000).

As condições locais impostas pelos ninhos de saúva podem gerar mosaicos de determinados tipos de vegetação e alterar a estrutura, composição e dinâmica do ecossistema

(Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brenner & Medina 2000). Nesse sentido, um dos efeitos mais expressivos da atividade dessas formigas sobre a vegetação é o de selecionar e carregar frutos ou sementes para os ninhos (Kaspari 1993), uma atividade que pode resultar na germinação diferenciada de algumas espécies de plantas sobre eles, que é um sítio rico em nutrientes.

De fato, os estudos em diferentes ecossistemas com diversas espécies de formigas cortadeiras, mostraram que os solos dos ninhos de saúva podem possuir de três a oitenta vezes mais nutrientes que o solo sem a influência de ninhos em florestas (Haines 1978, Moutinho *et al.* 2003, Wirth *et al.* 2003), savanas (Farji-Brenner & Silva 1995, Souza-Souto *et al.* 2007) e regiões temperadas semi-desérticas (Farji-Brenner & Ghermandi 2004) da região Neotropical.

A alta disponibilidade de nutrientes no solo dos ninhos destas formigas pode, entre outros fatores, aumentar a abundância, diversidade e produtividade de determinadas plantas, e acelerar o processo de ciclagem de nutrientes nesses locais (Lugo *et al.* 1973, Haines 1978, Jonkman 1978, Farji-Brenner & Silva 1995, Farji-Brenner & Illes 2000, Moutinho *et al.* 2003, Wirth *et al.* 2003, Farji-Brenner & Ghermandi 2004).

Apesar dos ninhos enriquecerem o solo com nutrientes que se tornam acessíveis as plantas, pouco se conhece como as plantas respondem a esse suposto benefício dos ninhos em termos de crescimento, sobrevivência ou reprodução. A utilização direta dos nutrientes estocados nesses ninhos, por exemplo, foi demonstrada somente recentemente (Sternberg *et al.* 2006).

De acordo com Larcher (2006), o crescimento das plantas é limitado, sobretudo, pela oferta de Nitrogênio (N) que é o quarto componente quantitativo da massa vegetal (após

Carbono, Oxigênio e Hidrogênio). Entre o abastecimento de N e aumento da biomassa vegetal há uma estreita relação, já que a incorporação desse elemento à fitomassa depende diretamente do metabolismo de carboidratos oriundos da fotossíntese e este processo, por sua vez, depende de compostos de N.

As plantas diferem na forma de fixar CO<sub>2</sub> (Dióxido de Carbono) e um indicador desta fixação no processo de assimilação do Carbono como um todo, é a razão isotópica entre Carbono<sup>13</sup> e Carbono<sup>12</sup> na matéria seca. Com base nessa relação fisiológica, pode-se verificar os valores de  $\delta C^{13}$  na massa vegetal e relacionar esses valores (em geral baixos devido a muita discriminação enzimática entre C<sup>12</sup> e C<sup>13</sup>) com os valores de CO<sub>2</sub> interno que são um indicativo de disponibilidade de água nas plantas. A disponibilidade de água para as plantas, por sua vez, pode ser avaliada por meio de medidas da velocidade do fluxo da seiva bruta (que é composta de água e sais minerais).

Neste cenário de estreitas relações, provavelmente uma das conseqüências dos benefícios nutricionais dos ninhos de saúva para a vegetação circundante, pode ser um maior investimento tanto na atividade fotossintética, quanto na produção ou estimulação do crescimento de raízes de plantas próximas aos ninhos. Dentre estas conseqüências, uma maior quantidade de raízes, por exemplo, poderia aumentar a capacidade de competição de recursos como a água e minerais por meio do aumento da velocidade do fluxo da seiva das plantas sob influências dos ninhos de saúva.

Se ninhos de saúva de fato promovem benefícios nutricionais às plantas estabelecidas sob sua influência, esses benefícios podem revelar-se de diversos e interativos mecanismos, alguns dos quais, testados nesse estudo. Nesse sentido, o objetivo principal deste

trabalho, foi avaliar o papel dos ninhos de saúvas na dinâmica de crescimento da vegetação em floresta de transição amazônica.

Especificamente, foi testado se as plantas estabelecidas no solo sob a influência dos ninhos de saúva:

$H_1$ : Absorvem nutrientes em maior quantidade do que aquelas estabelecidas em áreas sem a influência dos ninhos.

$H_2$ : Apresentam uma maior velocidade de fluxo da seiva do que aquelas situadas em áreas distantes dos ninhos.

$H_3$ : Apresentam maior taxa de crescimento que aquelas situadas em áreas sem a influência dos ninhos.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1 - Nutrição de plantas associadas aos ninhos:

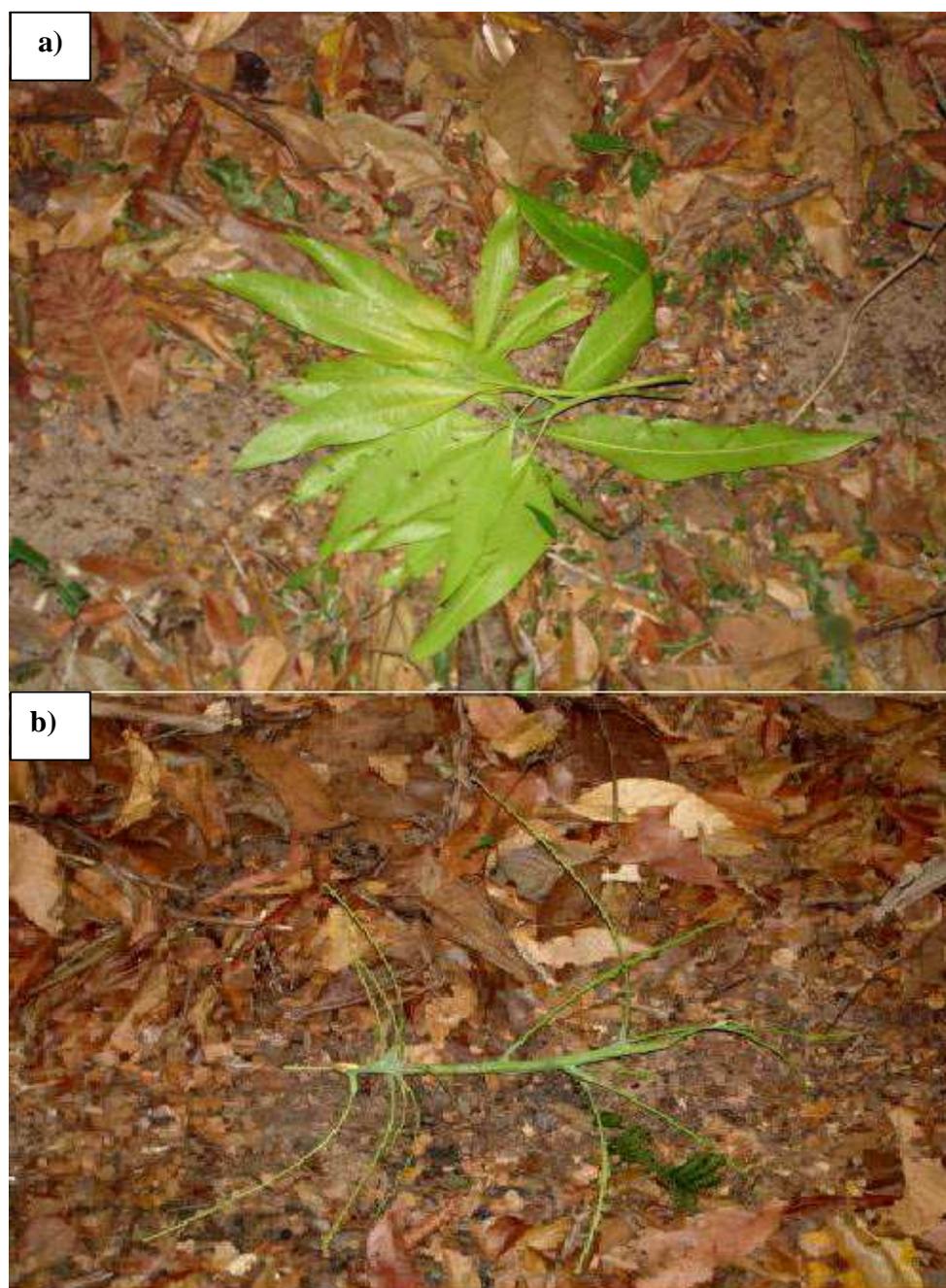
#### 2.1.1 - Absorção de nutrientes:

Para determinar se plantas estabelecidas na área de influência dos ninhos absorvem nutrientes em maior quantidade que plantas distantes da influência dos ninhos (hipótese 1), inicialmente foi realizado um experimento utilizando Nitrogênio<sup>15</sup> (N<sup>15</sup>) um isótopo estável (não radioativo) largamente utilizado como “traçador” biológico em estudos de dinâmica de processos ecológicos (Teixeira 2002).

Em setembro de 2005, folhas de duas espécies de plantas hospedeiras comumente utilizadas por saúvas (limão e manga, respectivamente): *Citrus aurantifolia* (Rutaceae) e *Mangifera indica* (Anacardiaceae) foram impregnadas com N<sup>15</sup> na forma de Nitrato de Potássio (diluído a 2,5%) e oferecidas às formigas (fig. 1.1).

Esse experimento baseou-se na assunção que as folhas impregnadas com o N<sup>15</sup> seriam incorporadas ao cultivo de fungos (dos quais as formigas se alimentam) nas cavidades subterrâneas, e que os restos exauridos de fungo e folhas seriam posteriormente, depositados em cavidades de armazenamento de rejeitos da colônia e desta forma, ficariam disponíveis para a absorção pelas plantas.

A fim de evitar a contaminação por N<sup>15</sup> do solo sob influência dos ninhos, as folhas foram contaminadas com essa substância em uma área restrita e distante (~20 m) das colônias. Em seguida, elas foram distribuídas ao longo das trilhas de forrageamento para que as formigas as cortassem e transportassem para os ninhos (Sternberg *et al.* 2006).



**Figura 1.1.** Folhas contaminadas com nitrato de potássio enriquecido com  $N^{15}$  distribuídas ao longo das trilhas de forrageamento das saúvas em floresta de transição Amazônia-Cerrado. A contaminação foi realizada borrifando as folhas com a solução de  $N^{15}$ . **a)**: ramo de folha recém colocado na trilha; **b)**: Sobra do ramo (dia seguinte).

Para as coletas de folhas, foram aleatoriamente escolhidas 52 árvores, estabelecidas ao redor de três ninhos de *Atta cephalotes*, pertencentes às duas espécies mais comuns da área de estudo: *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) e *Protium* sp. (Burseraceae).

As plantas estabelecidas até 10 m dos ninhos, foram consideradas como tratamento (T) e à partir de 10m e sem a influencia de qualquer outro ninhos de saúva, como plantas controle (C). Desta forma, cada planta tratamento teve uma planta controle correspondente pertencente à mesma classe de diâmetro e tamanho.

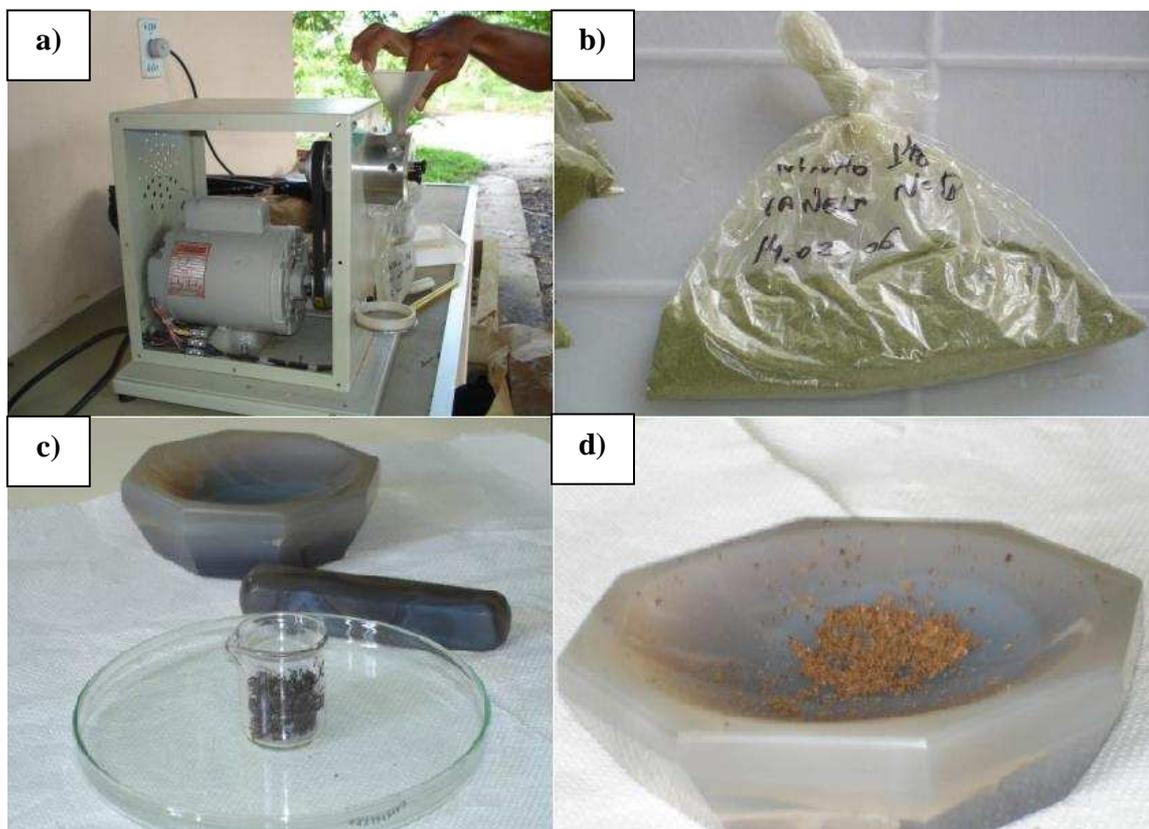
Para avaliar a concentração natural de nitrogênio nas folhas e nas formigas, foi realizada uma coleta deste material antes da sua impregnação com no  $N^{15}$  (setembro de 2005). As coletas seguintes foram realizadas bimestralmente por um período de um ano (2005-2006) sendo a primeira, um mês imediatamente após a contaminação da folhas pela solução isotópica.

Os indivíduos de *A. cephalotes* pertencentes às colônias residentes dos três ninhos estudados, também foram coletados com o objetivo de assegurar que o marcador ( $N^{15}$ ) utilizado para contaminar as folhas das plantas hospedeiras foi introduzido nas colônias, utilizado na cultura do fungo simbiote e posteriormente disseminado para a vegetação.

Todas as amostras de folhas e formigas secaram em estufa a temperatura de 50 °C por 48 horas. As folhas foram moídas em triturador manual e as formigas foram maceradas em um cadinho de ágata até a granulometria de pó (fig. 1.2).

As amostras foram individualmente acondicionadas em sacos plásticos e devidamente identificadas para análises posteriores. Metades das amostras coletadas foram enviadas via correio aéreo para serem analisadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear para a Agricultura, CENA/USP de Piracicaba, SP e a outra metade

levada pelo autor, para serem analisadas na Universidade de Miami (Autorização IBAMA; Licença de Exportação: 07BR000346/DF).



**Figura 1.2.** Processo de moagem das folhas (a-b) e formigas (c-d) para análises isotópicas de Nitrogênio 15 ( $N^{15}$ ) coletados em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

As amostras de folhas e formigas foram separadas em pequenas micro-cápsulas de estanho (8 x 5mm) pesadas em balança analítica, separadas individualmente em estojo de identificação para análise automatizadas em espectrômetro de massa IsoPrime (Manchester, Inglaterra) conectado a um analisador elementar Eurovector (Milão, Itália) (fig. 1.3)

O espectrômetro de massa também dispõe de um Software de operações que controla entre outros fatores, os pulsos de  $O_2$  e permite que seu volume seja variado em

combinação com o tipo e o tamanho da amostra, a conversão, a captura de CO<sub>2</sub> e a temperatura da GC. Os valores das análises gerados pelo Software são descarregados em forma de tabelas e seguem padrões internacionais (Agência Internacional de Energia Atômica, Áustria e Instituto Nacional de Padrões e Tecnologia, EUA). Os dados de abundância natural são geralmente registrados como valores de Delta ( $\delta$ ) em unidade de por mil, escrito como: ‰.

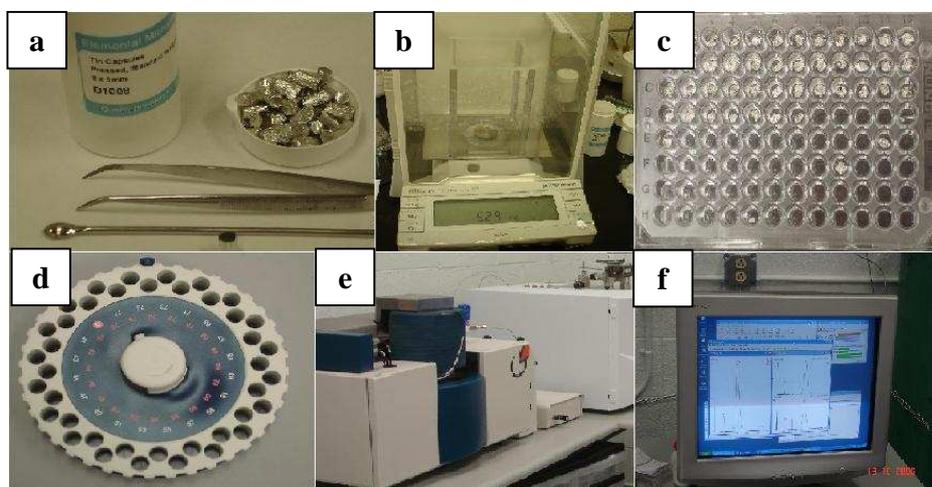
Os valores de Delta ( $\delta$ ) são calculados das relações medidas de isótopos como:

$$\delta = 1.000 (\mathbf{R}_{\text{amostra}} - \mathbf{R}_{\text{padrão}}) / \mathbf{R}_{\text{padrão}}$$

onde, R é a razão do isótopo pesado, para o leve, medida da amostra e

$\mathbf{R}_{\text{padrão}}$  é a razão equivalente para o padrão.

Para o Nitrogênio (N) o padrão dos valores fixado de Delta é “ar”. Devido ao “pool” desse isótopo ser suficientemente bem misturado para ser homogêneo na superfície do Planeta. O valor da abundância isotópica absoluta, aceito para N é:  $\text{N}^{15} / \text{N}^{14} = 0,0036765$



**Figura 1.3.** Preparação de amostras (folhas e formigas) para análise isotópica de Nitrogênio ( $N^{15}$ ). **a)** micro-cápsulas de estanho para envolvimento das amostras; **b)** balança analítica para pesagem das amostras; **c)** estojo de separação e identificação das amostras. **d)** local do espectrômetro de massa onde as amostras são depositadas (círculos vazios) para análise; **e)** espectrômetro de massa; **f)** tela de computador acoplado ao espectrômetro, onde os resultados das análises são visualizados.

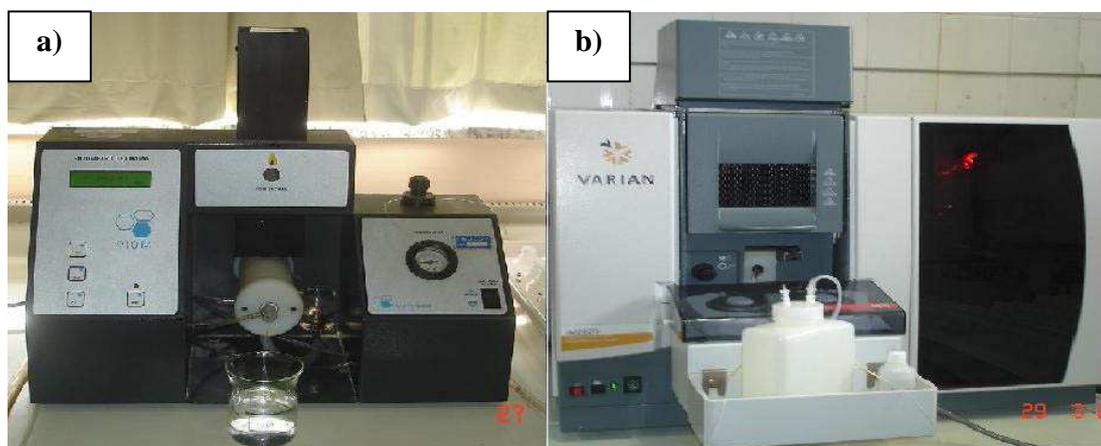
### 2.1.2 – Concentração foliar de nutrientes:

Ainda no sentido de determinar se plantas próximas aos ninhos de saúva absorvem nutrientes em maior quantidade que plantas distantes da influência dos ninhos (hipótese 1), foi realizado um estudo da concentração foliar de macronutrientes das mesmas 52 plantas de *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) e de *Protium* sp.(Burseraceae) selecionadas para a realização das análises isotópicas de  $N^{15}$ .

As folhas destas plantas, coletadas em março de 2006, secaram em estufa a temperatura de 50 °C por 48 horas e foram moídas (tritador manual) até a granulometria de pó. As amostras foram acondicionadas individualmente em sacos plásticos e devidamente identificadas para análises posteriores no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal - EMBRAPA Amazônia Oriental, em Belém- PA em março de 2006 e repetidas na Universidade de Pensilvânia, Estados Unidos (Autorização IBAMA; Licença de Exportação: 07BR000346/DF) em outubro de 2006.

As concentrações foliares dos macronutrientes: Potássio (K), Fósforo (P), Cálcio, (Ca) e Magnésio, (Mg) foram determinadas. Para isso, foram tomadas amostras de 100 mg de folhas secas e moídas, as quais foram colocadas em tubos de vidro, adicionando-se em seguida 3 ml de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentrado. Os tubos foram deixados por 15 minutos em repouso à temperatura ambiente e depois levados para o bloco aquecedor, elevando-se gradativamente a até 370°C (fig. 1.4). Desta forma, as amostras ficaram límpidas, sem vestígio de material orgânico.

As amostras sofreram digestão nítrico-perclórica para obtenção de extratos para a determinação de P, K, Ca e Mg. O fósforo foi determinado colorimetricamente em espectrômetro convencional, pelo método do vanado-molibdato de amônio. O potássio foi determinado em fotômetro de chama, enquanto o Cálcio e o Magnésio foram determinados em espectrofotômetro de absorção atômica.



**Figura 1.4.** Preparação de amostras para análise de macro-nutrientes foliar. **a)** Fotômetro de chama; **b)** espectrofotômetro de absorção atômica.

## 2.2 – Relações hídricas e velocidade do fluxo da seiva de plantas associadas aos ninhos:

A fim de verificar se plantas estabelecidas perto dos ninhos apresentam maior velocidade do fluxo da seiva do que plantas distantes dos ninhos (hipótese 2), primeiramente foi verificado o conteúdo de  $\delta C^{13}$  nas folhas e no caule das duas espécies mais comuns na área de estudo: (*Amaioa guianensis*, Rubiaceae) e *Protium* sp., Burseraceae) como indicativo de disponibilidade de água para as plantas.

### 2.2.1. – Carbono 13 foliar e caulinar:

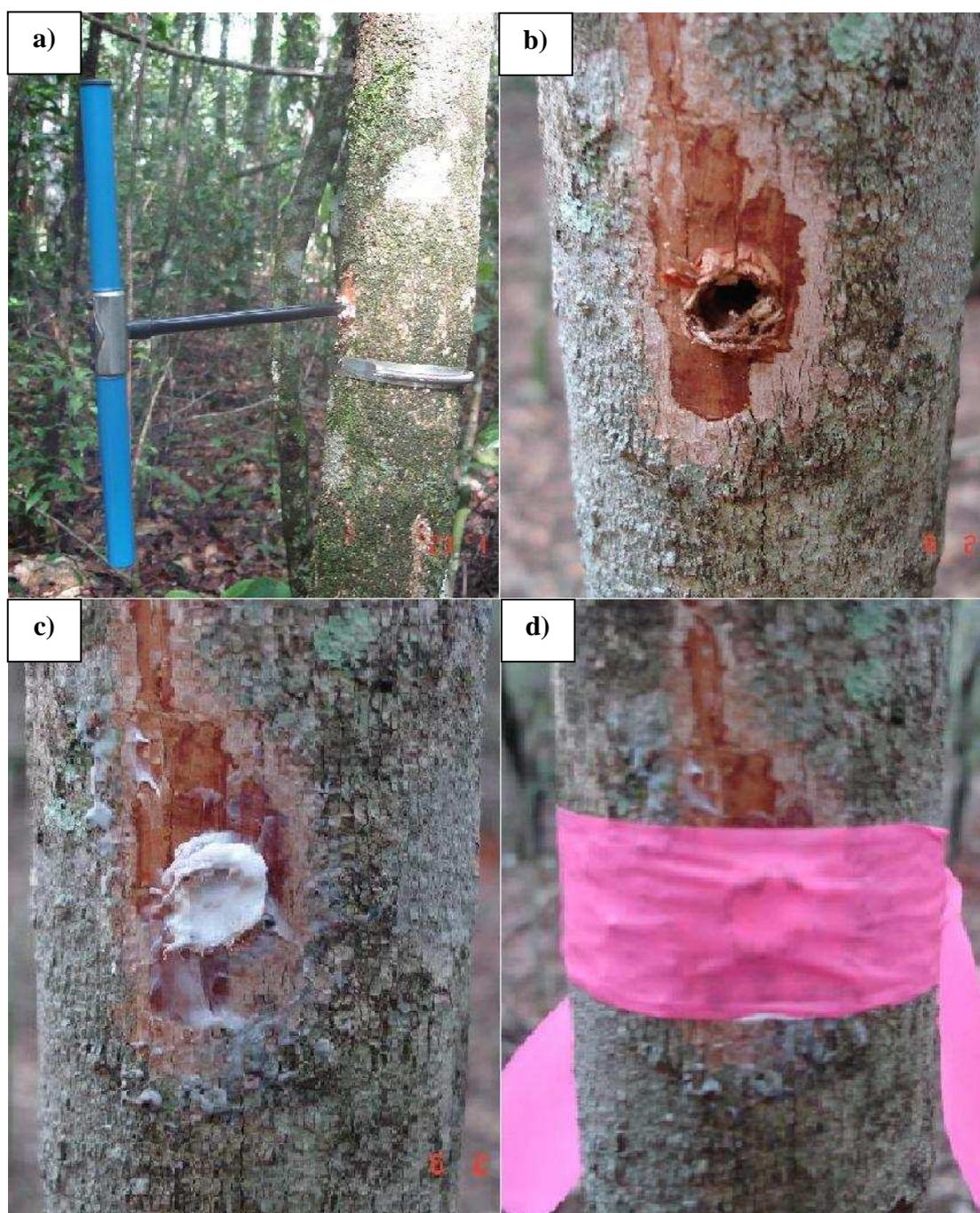
Para a verificação do Carbono 13 das folhas, foram utilizadas 52 árvores destas espécies, as mesmas selecionadas para as análises de nutrientes descritas nas sessões anteriores. A avaliação da concentração de Carbono 13 ( $\delta C^{13}$ ) na massa vegetal realizou-se por meio do mesmo procedimento de análises isotópicas utilizando espectrômetro de massa, descrito

anteriormente para análises de Nitrogênio 15 ( $\delta N^{15}$ ). As análises foram baseadas no padrão internacional do fóssil *Belleminitella americana* de carbonato de cálcio do Cretáceo da “Formação Peedee” na Carolina do Sul, EUA que é  $C^{13}/C^{12} = 0,0112372$ .

O mesmo procedimento foi realizado para verificar a concentração de Carbono 13 caulinar de oito árvores pertencentes à espécie *Protium* sp.(Burseraceae). Foram selecionadas cinco plantas tratamento: duas estabelecidas sobre o murundu (0 m) e três a respectivamente: 1; 2,15 e 4,42 m do ninho. Como controle, foram selecionadas três plantas estabelecidas a: 10,2; 36,8 e 40,1 m de distância do ninho.

Para a coleta das amostras, os caules dessas plantas foram manualmente perfurados até o alcance do alburno (“core”) com auxílio de um perfurador (fig. 1.5) acoplado com uma vareta metálica interna que extraiu amostras de aproximadamente 0,5 cm de diâmetro e um cm de comprimento. As amostras foram cuidadosamente transferidas para pequenos frascos contendo álcool a 70%.

Para evitar ataque de patógenos nas plantas amostradas, o orifício gerado pelo perfurador, foi preenchido com cola de silicone e protegido por uma fita plástica (fig 1.5).



**Figura 1.5.** Coleta de amostras do caule de plantas da espécie *Protium* sp (Burseraeae), para análise de Carbono 13 ( $C^{13}$ ) em floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a-b)** perfuração; **c-d)** restauração do dano.

As amostras de caule foram manualmente seccionadas em cortes finos (aproximadamente 0,5 mm de largura) com auxílio gilete e lupa. O material cortado foi depositado para secagem em estufa a 50 °C por 48 horas.

Aproximadamente 5 mg de cada corte foi depositado em micro-cápsulas de estanho de 5 x 8mm que foram transformados em pequenas esferas. Essas amostras foram analisadas em um espectrômetro de massa de isótopos estáveis IsoPrime (Manchester, Inglaterra) conectado a um analisador elementar Eurovector (Milão, Itália).

As relações de isótopos foram registradas como:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (\text{R}_{\text{amostra}}/\text{R}_{\text{padrão}} - 1) * 1000,$$

onde R representa a relação  $\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$  da amostra e padrão, respectivamente. Os valores de  $\delta\text{C}^{13}$  foram representados pelo padrão universal com uma precisão de  $\pm 0.1\text{‰}$ .

### 2.2.2 – Velocidade do fluxo da seiva:

Em maio de 2007, foram realizadas medidas de velocidade do fluxo da seiva de dez árvores da espécie *Protium* sp.(Burseraceae) e seis árvores da espécie *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) estabelecidas sobre e até 10 m de um ninho de *Atta cephalotes* (plantas tratamento) e a partir de 10 m (plantas controle).

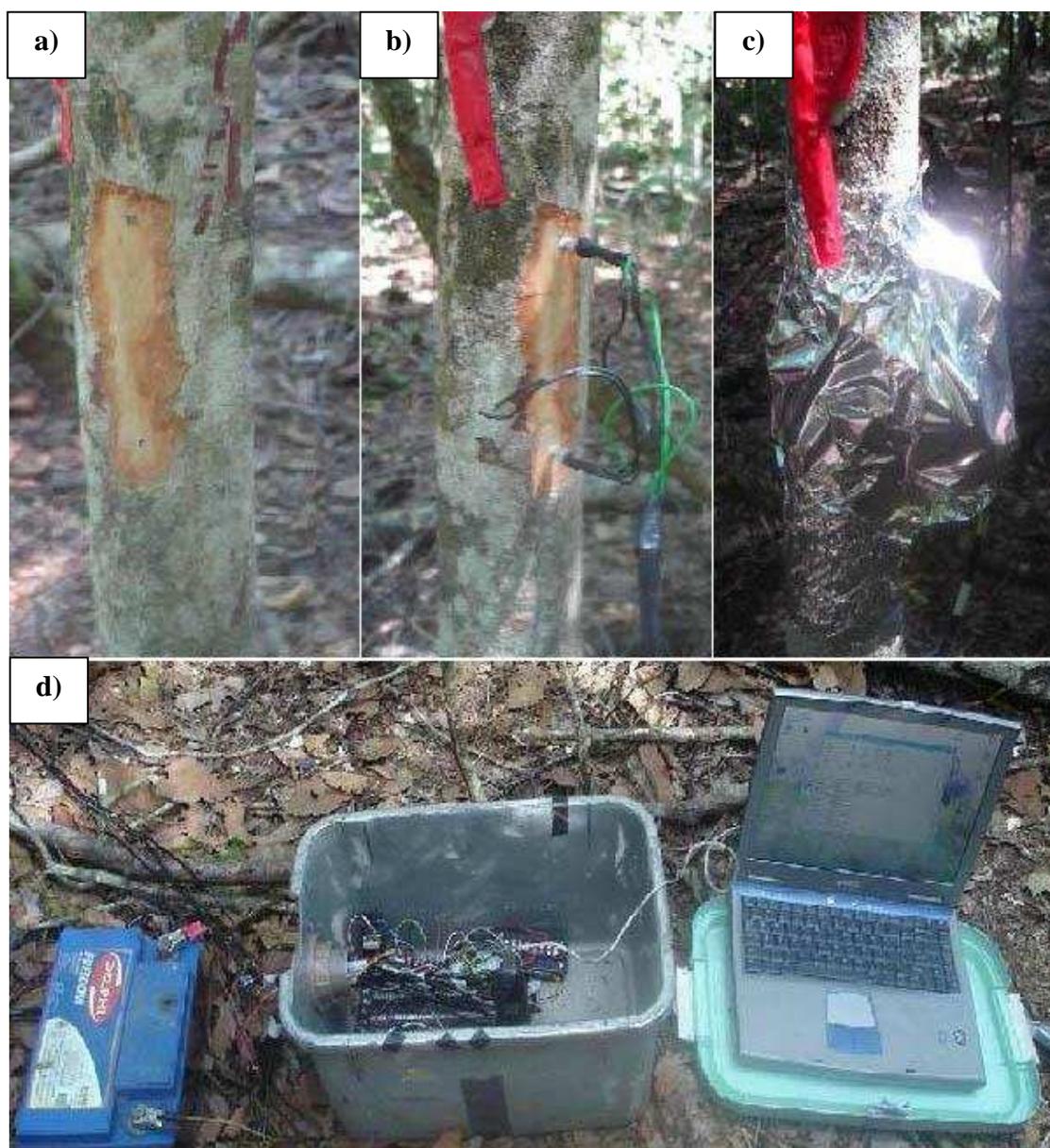
As medidas foram realizadas segundo a o princípio geral da técnica desenvolvida por Granier (1997) que consiste da introdução de dois sensores (ou provas) metálicos de 2 cm de comprimento no caule da árvore(a altura do peito), após a remoção da sua casca e exposição do alburno.

Um dos dois sensores possui um sistema de aquecimento interno que gera uma diferença de temperatura entre eles e uma voltagem elétrica no circuito acoplado (“thermocouple”) em ambos.

A montagem total desse sistema de medidas é envolvida, juntamente com o caule da planta, por um isolamento térmico e folha de alumínio para diminuir qualquer aquecimento proveniente do meio ambiente (fig. 1.6).

A seiva fluindo dentro da planta, esfria o sensor aquecido mais que o sensor não aquecido, diminuindo a diferença de temperatura e assim a voltagem entre eles. Desta forma, pode-se esperar que quanto maior a velocidade da seiva, menor será a diferença de temperatura e voltagem entre os sensores.

Um “datalogger” registra continuamente os dados da diferença de voltagem entre os sensores a cada 30 segundos e uma média a cada 10 minutos que são transmitidos e armazenados em um computador. O sistema é alimentado por uma bateria de automóvel de 12 V que pode ser carregada por painel solar.



**Figura 1.6.** Montagem de sistema para medições de velocidade da seiva. **a)** caule da planta raspado e perfurado para a introdução dos sensores; **b)** sensores instalados na planta; **c)** sensores envolvidos por folha de alumínio para proteção de aquecimento ambiental; **d)** bateria para alimentação do sistema, circuito (termocouple) para medição de voltagem e computador para armazenamento dos dados.

### **2.3 - Crescimento da vegetação associada aos ninhos:**

A fim de testar se plantas que absorvem nutrientes dos ninhos apresentam maior taxa de crescimento do que aquelas distantes destes (hipótese 3), realizaram-se análises do crescimento em diâmetro da vegetação adulta e experimentos de sobrevivência e crescimento de plântulas sobre os ninhos e no chão da floresta.

#### **2.3.1 - Vegetação adulta:**

Entre outubro de 2005 e novembro de 2007, foi realizado um monitoramento bimestral do crescimento em diâmetro de 150 plantas pertencentes as cinco espécies mais freqüentes (tab. 1.1) ao redor de dez ninhos de *Atta* (nove de *A. cephalotes* e um de *A. laevigata*).

**Tabela 1.1.** Espécies de plantas mais comuns, estabelecidas em um raio de 10 m de dez ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Parcela: A= controle, sem fogo; B= submetida a fogo anual; C= submetida a fogo a cada três anos; n= número de plantas por espécie.

ninho	Parcela	Espécie de Planta	n
1	A	<i>Amaioa guianensis</i>	2
		<i>Xylopia amazonica</i>	2
		<i>Ocotea acutangula</i>	3
		<i>Sloanea eichleri</i>	1
2	A	<i>Protium</i> sp	4
		<i>Amaioa guianensis</i>	3
		<i>Xylopia amazonica</i>	3
		<i>Ocotea acutangula</i>	5
		<i>Sloanea eichleri</i>	3
3	A	<i>Protium</i> sp	4
		<i>Amaioa guianensis</i>	2
		<i>Xylopia amazonica</i>	1
		<i>Ocotea acutangula</i>	5
4	A	<i>Protium</i> sp	4
		<i>Amaioa guianensis</i>	3
		<i>Xylopia amazonica</i>	3
		<i>Ocotea acutangula</i>	2
		<i>Sloanea eichleri</i>	5
5	B	<i>Protium</i> sp	3
		<i>Amaioa guianensis</i>	5
		<i>Xylopia amazonica</i>	2
		<i>Sloanea eichleri</i>	4
6	B	<i>Protium</i> sp	5
		<i>Amaioa guianensis</i>	5
		<i>Xylopia amazonica</i>	3
		<i>Ocotea acutangula</i>	1
		<i>Sloanea eichleri</i>	2
7	B	<i>Protium</i> sp	1
		<i>Amaioa guianensis</i>	5
		<i>Xylopia amazonica</i>	2
		<i>Ocotea acutangula</i>	4
		<i>Sloanea eichleri</i>	2

## Continuação da tab. 1.1

8	C	<i>Protium</i> sp	5
		<i>Amaioa guianensis</i>	5
		<i>Xilopia amazonica</i>	2
		<i>Ocotea acutangula</i>	3
		<i>Sloanea eichleri</i>	2
9	C	<i>Protium</i> sp	5
		<i>Amaioa guianensis</i>	5
		<i>Xilopia amazonica</i>	5
		<i>Ocotea acutangula</i>	3
		<i>Sloanea eichleri</i>	3
10	C	<i>Protium</i> sp	4
		<i>Amaioa guianensis</i>	5
		<i>Xilopia amazonica</i>	1
		<i>Sloanea eichleri</i>	3

O monitoramento do crescimento em diâmetro das plantas pertencentes às espécies: *Ocotea acutangula* (Lauraceae), *Sloanea eichleri* (Elaeocarpaceae) e *Xylophia amazonica* (Annonaceae) foi realizado com indivíduos estabelecidos a diferentes distâncias até 10m dos ninhos de saúva. Para as duas espécies mais comuns na área de estudo *Amaioa guianenses* (Rubiaceae) e *Protium* sp. (Burseraceae) também foi realizado um monitoramento de plantas estabelecidas a partir de 10m de três ninhos de *Atta cephalotes* (plantas controle).

As plantas controle da espécie *Protium* sp estavam localizadas à: 28,6; 32; 37,8; 40,1; 46,1; 50; 51,5 e 53 m dos ninhos. Para a espécie *Amaioa guianensis* foram selecionadas às seguintes distâncias das plantas controle: 21,3; 22; 22,2; 29,6; 30,2; 33,4 e 33,8 m dos mesmos ninhos.

O monitoramento do crescimento em diâmetros de todas as plantas foi realizado por meio de leituras fornecidas por paquímetro eletrônico, dos dendrômetros instalados em julho de 2005 (fig. 1.7) nos caules dos indivíduos.

O crescimento em diâmetro dos caules das plantas selecionadas para o estudo foi calculado pela subtração dos valores obtidos na última medição (novembro de 2007) daqueles obtidos na primeira (outubro de 2005). O resultado desta subtração foi utilizado para analisar se a distância das plantas em relação aos ninhos influenciou no seu crescimento.



**Figura 1.7.** Instalação de dendrômetros para medição do crescimento em diâmetro de plantas da floresta de transição Amazônia-Cerrado.

### 2.3.2 –Plântulas:

Em janeiro de 2007 (estação chuvosa) foi instalado um experimento de sobrevivência e crescimento de plântulas em solo com e sem efeito dos ninhos. Para isso, foram transplantadas 30 mudas de *Protium* sp. (Burseraceae) e 20 de *Mabea* sp. (Euphorbiaceae) sobre quatro ninhos de *Atta cephalotes* em pontos correspondentes localizados a 15 m da borda do murundu, no chão da floresta, como mesmo número de plântulas. As plântulas foram protegidas do ataque das formigas por anéis confeccionados com tubos comuns de PVC (fig 1.8).

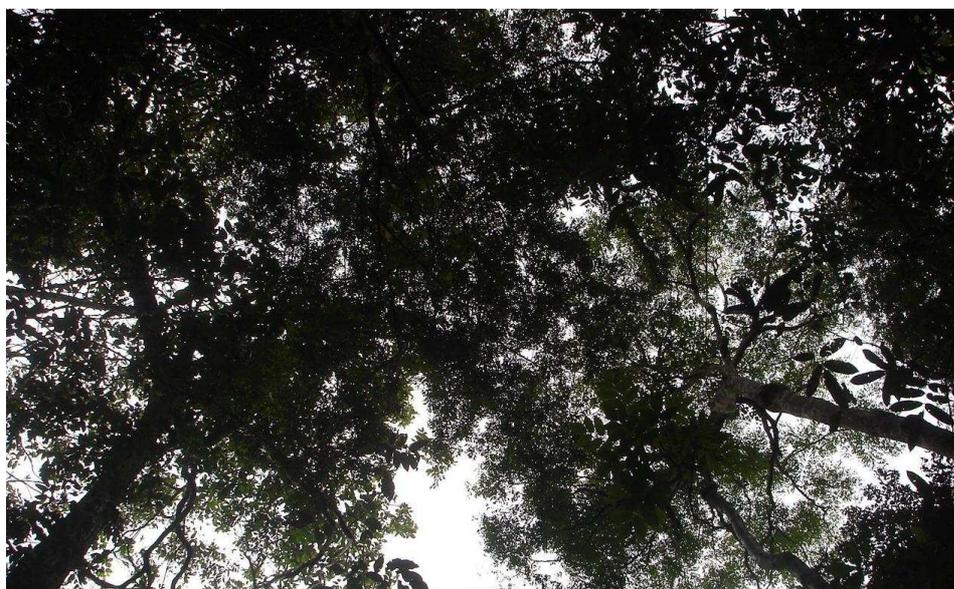


**Figura 1.8.** Experimento de crescimento de plântulas sobre ninhos de saúva. Foto à esquerda: mudas recém-arrancadas para o transplante; centro: muda transplantada protegida com tubo de PVC; direita: mudas dispostas sobre um ninho de saúva, todas protegidas por tubo de PVC.

A fim de verificar se a incidência de luz influenciou no crescimento das plântulas, a porcentagem de cobertura vegetal foi calculada, por meio de fotos digitais realizadas sobre quatro ninhos e no chão da floresta a 15m destes ninhos.

A câmera foi fixamente posicionada e apontada para o dossel de cada um desses locais, de onde foram retiradas três fotos como exemplificado na figura 1.9.

As fotos foram importadas para o programa Paintshop, onde foram convertidas em preto e branco e o histograma verificado.



**Figura 1.9.** Foto da cobertura vegetal do dossel sobre um ninho de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

#### **2.4 - Análises estatísticas:**

Os efeitos dos ninhos de saúva na nutrição e crescimento da vegetação foram estimados, comparando-se os locais de sua influência (murundus e área adjacente até 10 dos ninhos) e locais sem sua influência (chão da floresta, a partir de 10m dos ninhos).

Essas estimativas foram realizadas por meio de testes de comparação de médias (T de Student) dos parâmetros medidos nesses locais ou em caso de mais fatores, por meio de Análises de Variância (ANOVA).

Foi realizada também uma Análise de Co-Variância (ANCOVA) para remover ou ajustar uma possível variabilidade “não desejada” das parcelas onde os ninhos estavam presentes (parcelas sem fogo e com fogos periódicos: anual e tri-anual) e o diâmetro inicial dos indivíduos sobre o crescimento das plantas estudadas.

Quando os dados não apresentavam os requisitos esperados para a normalidade, foram realizados testes não paramétricos equivalentes: Mann-Whitney para o teste T e Kruskal-Wallis para ANOVA.

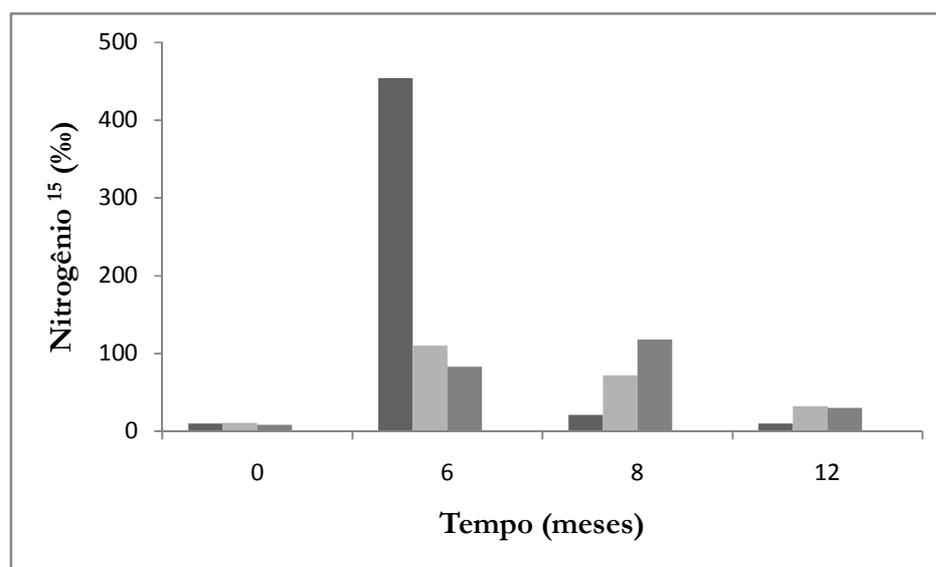
### 3 - RESULTADOS

#### 3.1 - Absorção e concentração de nutrientes:

##### 3.1.1 - Absorção de Nitrogênio 15 ( $N^{15}$ ):

###### a) Colônias de *Atta cephalotes*:

As formigas pertencentes às três colônias de *A. cephalotes* apresentaram níveis mais elevados de  $\delta N^{15}$  após a aplicação dessa substância quando comparado aos níveis naturais (controle) revelando os níveis mais altos seis meses após a aplicação (fig. 1.10; Teste Kruskal-Wallis = 7,821; d.f = 3;  $p \leq 0,050$ ; n = 12).



**Figura 1. 10.** Níveis de Nitrogênio 15 ( $\delta N^{15}$ ) em formigas de três colônias de *Atta cephalotes* antes da aplicação (0) e três coletas realizadas há 6, 8 e 12 meses após a aplicação do  $N^{15}$ . (Cada colônia é representada por um tom da cor cinza).

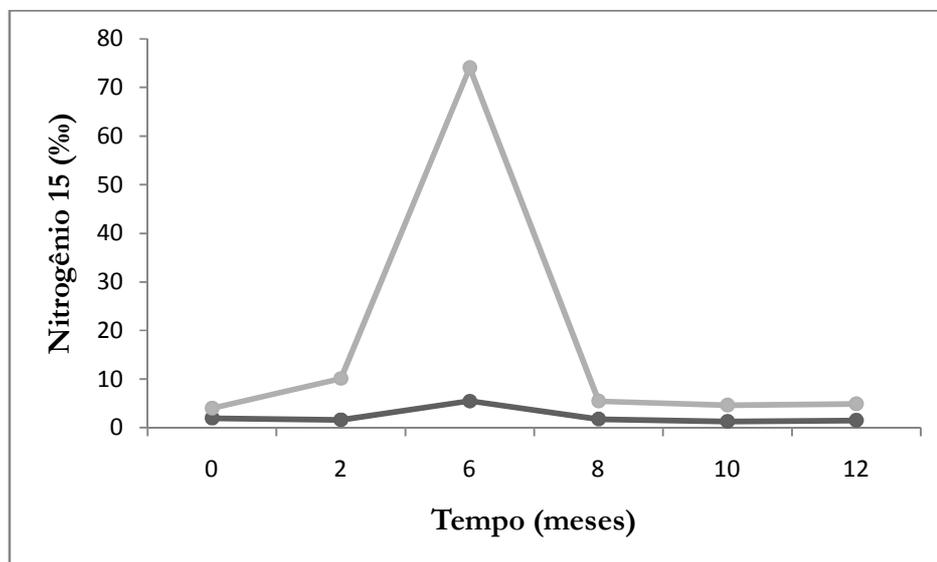
**b) Plantas ao redor dos ninhos:**

As plantas tratamento da espécie *Protium* sp. (Burseraceae) apresentaram níveis de Nitrogênio 15 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) maiores do que as plantas controle. (Teste Mann-Whitney = 4165,000; d.f = 1;  $p \leq 0,000$ ; n = 156; fig. 1.11a). Os valores médios para as plantas tratamento e controle foram respectivamente 14,92‰ ( $\pm 72,62$ ) e 2,27‰ ( $\pm 2,82$ ).

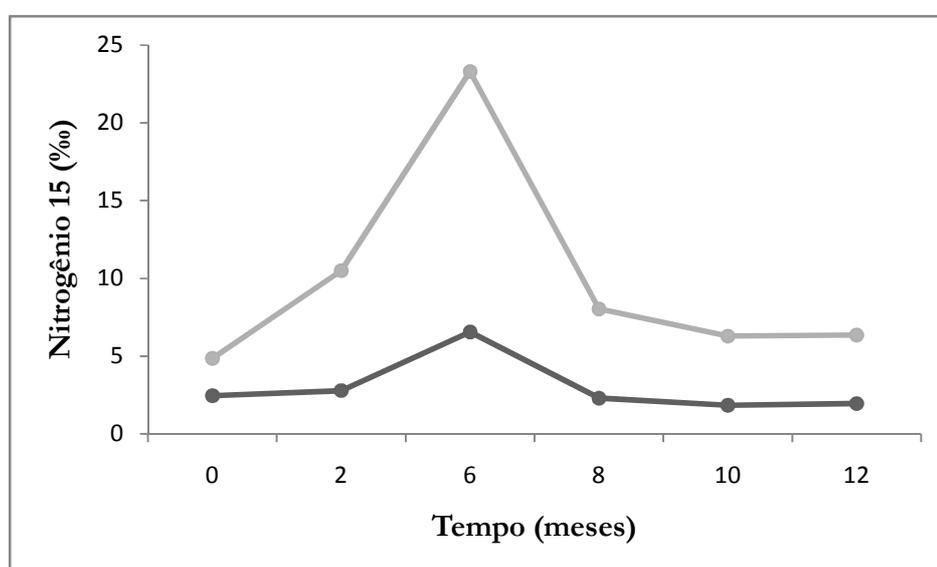
A espécie *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) também apresentou diferenças entre as plantas tratamento e plantas controle (Teste Mann-Whitney = 4268,500; d.f = 1;  $p \leq 0,000$ ; n = 156; fig. 1.11b). Os valores médios de  $\delta^{15}\text{N}$  apresentado pelas plantas tratamento foi 6,87‰ ( $\pm 11,2$ ) e para os controles: 2,97‰ ( $\pm 2,94$ ).

O tempo estimado entre a incorporação das folhas cortadas ao jardim de fungo, consumo pelas formigas e a liberação dos nutrientes por meio dos rejeitos da colônia, foi aproximadamente dois meses. O  $^{15}\text{N}$  introduzido experimentalmente permaneceu nas plantas que o absorveram por um período de pelo menos dozes meses (tempo de duração das coletas de folhas para análises isotópicas). O sexto mês após a aplicação, foi significativamente diferente dos outros, revelando o maior pico tanto para os indivíduos de *Protium* sp. (Teste Kruskal-Wallis = 39,909; d.f = 5;  $p \leq 0,000$ ; n = 156) quanto para *A. guianensis* (Teste Kruskal-Wallis = 47,154; d.f = 5;  $p \leq 0,000$ ; n = 156; fig 1.11).

a)



b)



**Figura 1.11.** Níveis de Nitrogênio 15 ( $^{15}\text{N}$ ) em plantas de **a)** *Protium sp.* (Burseraceae) e **b)** *Amaioba guianensis* (Rubiaceae) antes (0) e até doze meses após aplicação do  $\text{N}^{15}$ . Plantas tratamento (estabelecidas até 10 m dos ninhos) representadas por cinza claro e plantas controle (plantas à partir de 10 m dos ninho) representadas por cinza escuro .

Embora o pico de abundância de  $N^{15}$  tenha se revelado no sexto mês, ele pode ter ocorrido antes deste período. Tal possibilidade resulta da falta de realização da coleta de folhas do mês de janeiro de 2006, ficando uma lacuna de quatro, ao invés de dois meses, entre uma coleta e outra.

### 3.1.2 – Concentração de macronutrientes foliar:

Houve diferença na concentração foliar de macronutrientes entre plantas tratamento e plantas controle, apenas para Fósforo (P) para as duas espécies estudadas. As plantas tratamento de *Protium* sp. (Burseraceae) apresentaram uma maior concentração foliar de P ( $0,031 \pm 0,005 \text{ g/Kg}^{-1}$ ) do que as plantas controle ( $0,027 \pm 0,003 \text{ g/Kg}^{-1}$ ;  $n= 13$ ;  $T= 2,790$ ;  $p \leq 0,010$ ).

O mesmo resultado foi observado para as plantas de *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) que apresentaram maior concentração foliar de P =  $0,029 (\pm 0,003 \text{ g/ Kg}^{-1})$  para as plantas tratamento e  $0,026 (\pm 0,001 \text{ g/ Kg}^{-1})$  para as plantas controle (  $T= 3,707$ ;  $n= 13$ ;  $p \leq 0,001$ . tab. 1.2).

**Tabela 1.2.** Concentração foliar de macronutrientes (g/ Kg<sup>-1</sup> matéria seca) em plantas tratamento (Trat) e plantas controle (Cont) de *Protium* sp e *Amaioa guianensis* em floresta de transição Amazônia-Cerrado (n=52).

Macronutriente	Espécie de planta	
	<i>Protium</i> sp.	<i>Amaioa guianensis</i>
P	Trat= 0,031 (±0,005)	Trat= 0,029 (±0,003)
	Cont= 0,027 (±0,003)	Cont= 0,026 (±0,001)
	T= 2,790    p≤ 0,010	T= 3,707    p≤ 0,001
K	Trat= 0,054 (±0,013)	Trat= 0,055 (±0,008)
	Cont= 0,058 (±0,009)	Cont= 0,052 (±0,006)
	T= -0,922    p≤ 0,365	T= 0,985    p≤ 0,335
Ca	Trat= 0,560 (±0,052)	Trat= 0,679 (±0,114)
	Cont= 0,614 (±0,092)	Cont= 0,658 (±0,070)
	T= -1,843    p≤ 0,078	T= 0,550    p≤ 0,587
Mg	Trat= 0,479 (±0,047)	Trat= 0,518 (±0,054)
	Cont= 0,489 (±0,032)	Cont= 0,537 (±0,050)
	T= -0,587    p≤ 0,563	T= -0,929    p≤ 0,362

\* Dados transformados em arco seno da raiz quadrada da porcentagem.

### 3.2 - Carbono 13 (C<sup>13</sup>) foliar e caulinar:

Como fisiologicamente esperado, os valores de  $\delta C^{13}$  foliar e caulinar foram significativamente mais baixos nas plantas tratamento do que nas plantas controle, um resultado que aponta maior concentração de CO<sub>2</sub> nas folhas das plantas tratamento e indica maior disponibilidade de água para essas plantas.

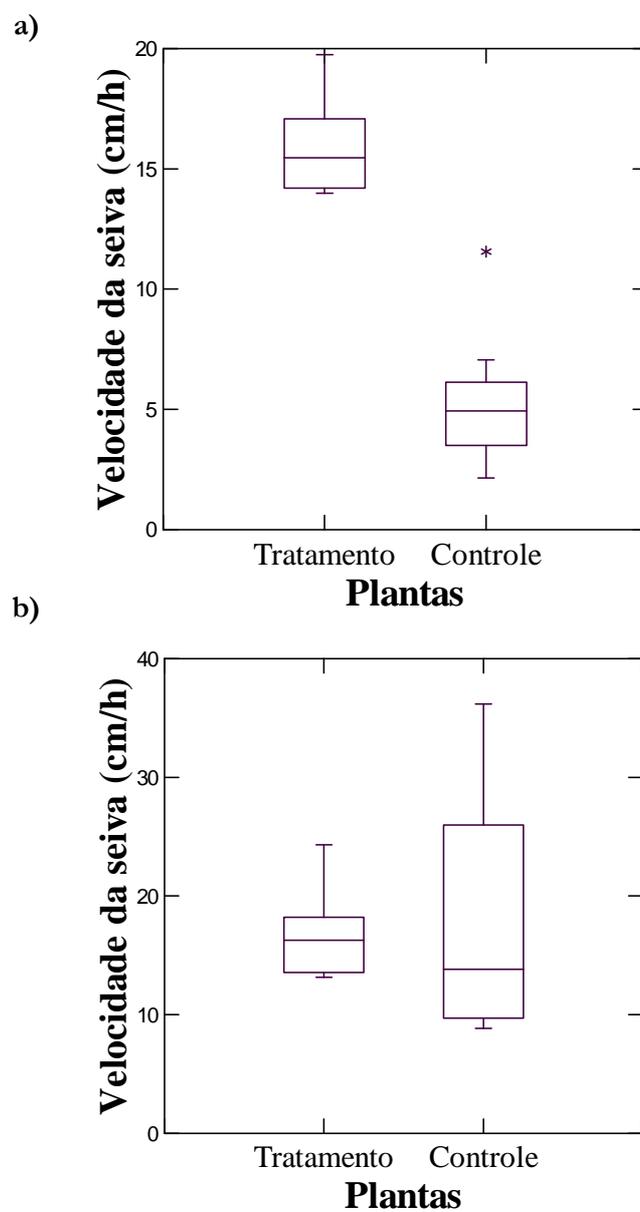
Para *Protium* sp. (Burseraceae) os valores médios de  $\delta C^{13}$  foliar nas plantas tratamento foi -33,043 (±1,110) e nas plantas controle, -32,571 ±1,110 (T= 4,569; n=76;

$p \leq 0,000$ ). Para *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) a média de  $\delta C^{13}$  nas plantas tratamento foi  $-33,314 (\pm 0,894)$  e nas plantas controle, foi  $-32,435 \pm 3,830$  ( $T = 1,997$ ;  $n = 77$ ;  $p \leq 0,049$ ).

O mesmo resultado foi observado com a espécie analisada para  $C^{13}$  caulinar (*Protium* sp.) que mostrou valores significativamente mais baixos nas plantas tratamento ( $\delta C^{13} = -31,215 \pm 0,859$ ) do que as plantas controle ( $\delta C^{13} = -30,873 \pm 0,888$ ;  $T = 4,212$ ;  $p \leq 0,000$ ).

### 3.3. - Velocidade do fluxo da seiva:

A velocidade do fluxo da seiva revelou-se diferente entre plantas tratamento e plantas controle, apenas para a espécie *Amaioa guianensis* (Rubiaceae), com as plantas tratamento mostrando uma velocidade de  $15,96 \pm 2,14$  cm/h e as plantas controle de  $5,41 \pm 3,12$  cm/h. ( $T = -7,358$ ;  $p \leq 0,000$ ;  $n = 14$ ). Não houve diferenças significativas entre plantas tratamento ( $16,74 \pm 3,98$  cm/hora) e plantas controle ( $18,61 \pm 11,43$  cm/hora;  $T = 0,407$ ;  $p \leq 0,691$ ;  $n = 14$ ; fig. 1.12) para a espécie *Protium* sp. (Burseraceae).



**Figura 1.12.** Velocidade média ( $\pm$ erro padrão) do fluxo da seiva (cm/h) de plantas tratamento (estabelecidas até 10 m do ninho de *Atta cephalotes*) e plantas controle (estabelecidas a partir de 10 m do ninho) pertencentes às espécies **a)** *Amaioa guianensis* e **b)** *Protium* sp. em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

### 3.4 - Crescimento de plantas sob a influência dos ninhos de saúva:

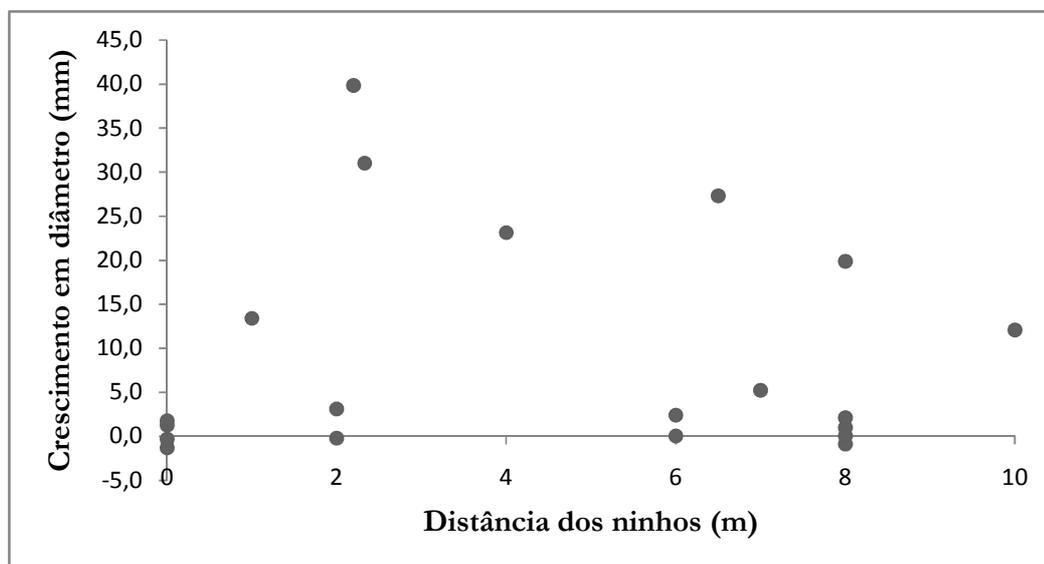
A distância do ninho não influenciou o crescimento de plantas estabelecidas até 10 m de distância, para as três espécies estudadas (tab. 1.3). Apenas a espécie *Ocotea guianensis* (Lauraceae) mostrou tendência de maior crescimento em diâmetro do caule de plantas estabelecidas há determinadas distâncias dos ninhos, mas essas não foram estatisticamente diferentes (fig. 1.3).

Também não foi constatado efeito significativo da parcela (sem fogo e com fogos periódicos: anual e tri-anual) ou do diâmetro inicial do caule, sobre o crescimento das plantas pertencentes às espécies *Slonea eichleri*, (Elaeocarpaceae) e *Xylopia amazonica* (Annonaceae). As plantas da espécie *O. guianensis* no entanto, apresentaram um efeito significativo tanto da parcela onde estavam estabelecidas ( $F= 5.312$ ; d.f = 1;  $p \leq 0,044$ ;  $n = 20$ ), quanto do diâmetro inicial do caule ( $F= 16.049$ ; d.f = 1;  $p \leq 0,002$ ;  $n = 20$ ).

Quanto ao efeito da parcela sobre o crescimento em diâmetro das plantas de *O. guianensis*, o teste de Tukey revelou que a parcela submetida a fogo tri-anual (que apresentou um maior crescimento) foi estatisticamente diferente da parcela controle, aquela não submetida a fogo ( $p \leq 0,027$ ). Em relação ao efeito do diâmetro inicial do caule das plantas da referida espécie, aquelas com diâmetro maior (30 a 37 cm) apresentaram um menor crescimento ( $7,75 \pm 5,87$ mm) que aquelas com diâmetro intermediário (14 a 17 cm) ou menor (5 a 6 cm) que apresentaram respectivamente,  $11,65 (\pm 9,84)$ mm e 23,14 mm após 24 meses.

**Tabela 1.3.** Análise de variância dos efeitos da distância dos ninhos de saúva no crescimento em diâmetro (mm) de plantas estabelecidas sobre e até 10 m em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

Fonte de variação	Espécie de planta		
	<i>Ocotea guianensis</i> (Lauraceae) (n= 20)	<i>Slonea eichleri</i> (Elaeocarpaceae) (n= 21)	<i>Xylopia amazonica</i> (Annonaceae) (n= 21)
Distância do ninho (m)	F= 2,761 p= 0,071 df= 7	F= 1,030 p= 0,483 df= 9	F= 2,183 p= 0,123 df= 8

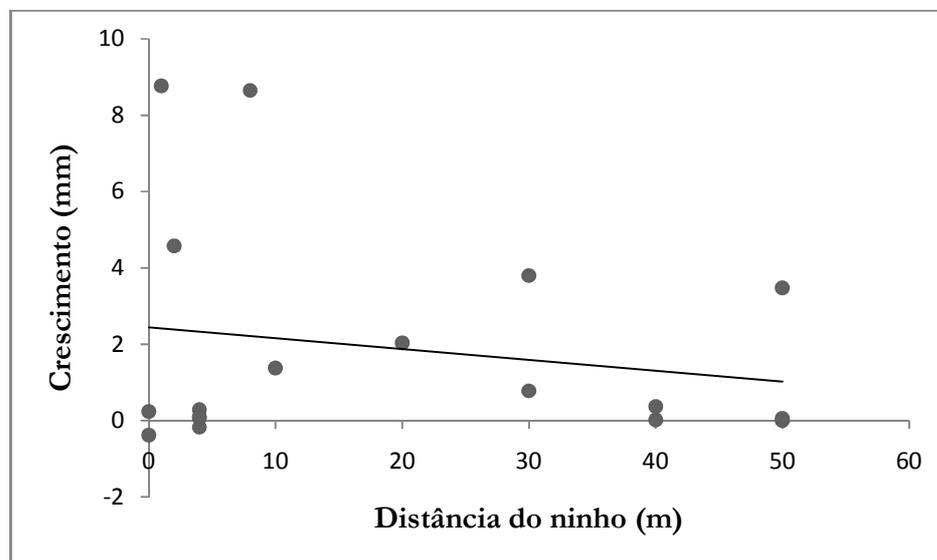


**Figura 1.13.** Crescimento em diâmetro do caule (após 24 meses) de plantas da espécie *Ocotea guianensis* (Lauraceae) estabelecidas sobre (0 m) e até 10 m dos ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. (n= 20 plantas).

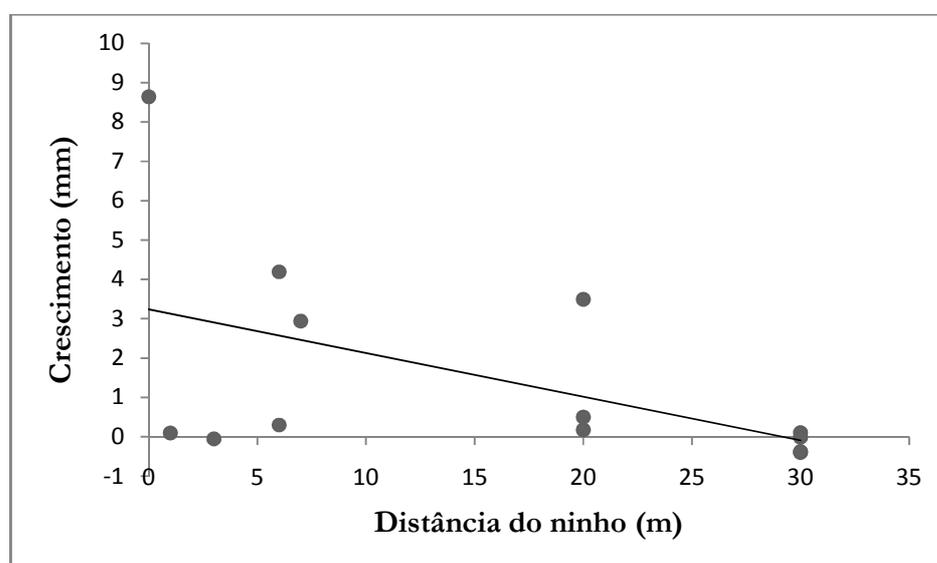
Para *Amaioa guianensis* (Rubiaceae) e *Protium* sp. (Burseraceae), espécies que tiveram plantas controle, a distância do ninho mostrou um efeito significativo no crescimento em diâmetro do caule. Para as duas espécies, as plantas localizadas até 10m dos ninhos (plantas tratamento) cresceram mais do que aquelas localizadas distantes dos ninhos (plantas controle).

As plantas tratamento de *Amaioa guianensis* mostraram crescimento de  $2,6 \pm 3,4$ mm enquanto que as plantas controle revelaram um crescimento de  $0,5 \pm 1,3$ mm ( $F= 4.829$ ;  $df= 6$ ;  $p \leq 0,038$ ;  $n= 13$ ). As plantas de *Protium* sp. também exibiram um maior crescimento em diâmetro do caule para as plantas tratamento ( $2,3 \pm 3,6$  mm;) em relação às plantas controle ( $1,3 \pm 1,5$ mm;  $F= 8.920$ ;  $df= 9$ ;  $p \leq 0,003$ ;  $n= 18$ ). Fig. 1.14

a)

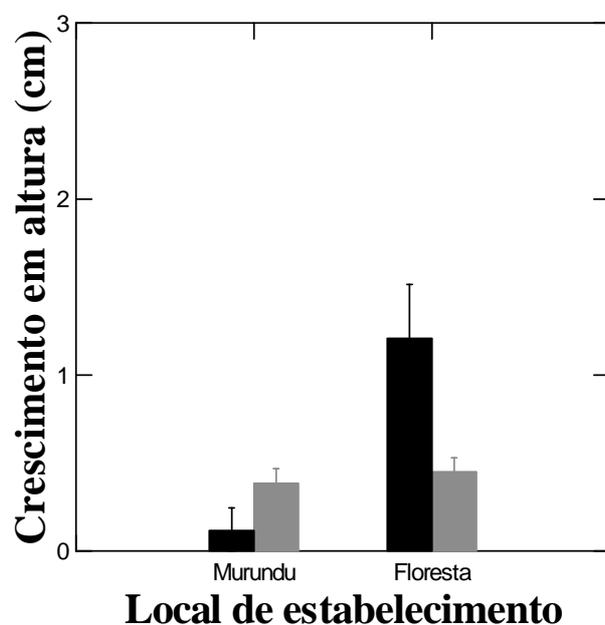


b)



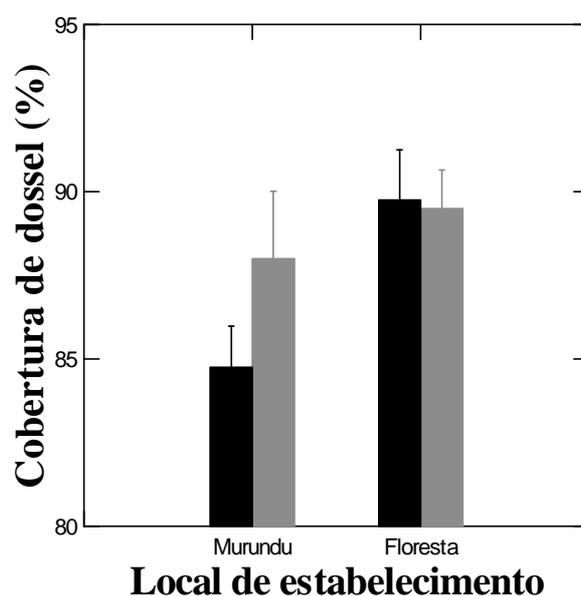
**Figura 1.14.** Crescimento em diâmetro do caule de plantas estabelecidas sobre (0 m) e até 10 m de três ninhos de *Atta cephalotes* (plantas tratamento) e de plantas à partir de 10 m (plantas controle) em floresta de transição Amazônia–Cerrado. **a)** Espécie *Protium* sp. **b)** Espécie *Amaioa guianensis*. Cada ponto representa uma planta.

O crescimento de plântulas da espécie *Mabea* sp. (Euphorbiaceae) foi maior no chão da floresta ( $1,21 \pm 0,96$ cm) do que sobre o murundu ( $0,11 \pm 0,28$ cm;  $T = -2,669$ ;  $p \leq 0,018$ ;  $n = 17$ ). A espécie *Protium* sp (Burseraceae) não mostrou diferença significativa entre os locais em que foram transplantadas: chão da floresta ( $0,45 \pm 0,41$  cm) e murundu dos ninhos de *A. cephalotes* ( $0,38 \pm 0,29$ cm;  $T = -0,513$ ;  $p \leq 0,611$ ;  $n = 41$ ; fig. 1.15).



**Figura 1.15.** Crescimento de plântulas sobre o murundu e no chão da floresta distante 15 m de quatro ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Barras em preto: *Mabea* sp. (Euphorbiaceae); em cinza: *Protium* sp. (Burseraceae). As linhas verticais sobre as barras indicam  $\pm$  erro padrão.

Também a porcentagem de cobertura do dossel foi maior no chão da floresta ( $89,7 \pm 2,5$ ) do que sobre os ninhos ( $84,7 \pm 2,1$ ) onde as mudas de *Mabea* sp. foram transplantadas (fig. 1.16;  $T= 3,094$ ;  $p \leq 0,021$ ;  $n= 8$ ; dados transformados em arco seno da raiz quadrada).



**Figura 1.16.** Cobertura do dossel ( $\pm$  erro padrão) sobre o murundu e no chão da floresta distante 15 m de quatro ninhos de saúva, em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Barras em preto: *Mabea* sp. (Euphorbiaceae); em cinza: *Protium* sp. (Bursaceae).

## 4 - DISCUSSÃO

### 4.1 - Ninhos de saúva e nutrição mineral de plantas:

Os altos níveis de N<sup>15</sup> encontrados nas plantas estabelecidas sobre e até 10m dos ninhos de *A. cephalotes*, além de confirmarem a redistribuição e reciclagem de nutrientes mediados por colônias de saúva, refletiram a capacidade dessas colônias em liberar nutrientes para a vegetação estabelecida próxima a seus ninhos. Esse resultado corrobora a hipótese de que plantas próximas aos ninhos de saúva absorvem mais nutrientes do que plantas distantes (hipótese 1).

Complementarmente a hipótese 1, registrou-se uma maior concentração de Fósforo (P) nas folhas das plantas próximas aos ninhos do que nas plantas distantes, para as duas espécies analisadas nesse experimento (*Amaioa guianensis* e *Protium* sp.), reforçando os resultados de outros estudos que mostram a alta disponibilidade de nutrientes no solo dos ninhos (três até oitenta vezes mais nutrientes que o solo adjacente) de formigas cortadeiras (Haines 1978, Farji-Brenner & Silva 1995, Farji-Brenner & Ghermandi 2000, Moutinho *et al.* 2003, Wirth *et al.* 2003, Souza-Souto *et al.* 2007). Além disso, esses resultados corroboram com a assunção de que a maior disponibilidade de nutrientes pode aumentar a abundância, diversidade e produtividade das plantas próximas, acelerando o processo de ciclagem de nutrientes nesses locais (Lugo *et al.* 1973, Haines 1978, Jonkman 1978, Farji-Brenner & Silva 1995, Farji-Brenner & Illes 2000, Moutinho *et al.* 2003, Wirth *et al.* 2003, Farji-Brenner & Ghermandi 2004).

A concentração dos diferentes minerais nas folhas das plantas reflete as características geoquímicas do solo e a relação entre o acúmulo de nutrientes e o ambiente

(Rodin & Bazilevich 1967, Larcher 2006). Ninhos de saúva disponibilizam nutrientes no solo e as plantas próximas de fato podem absorvê-los, a exemplo do Fósforo, como constatado neste estudo.

A disponibilidade de nutrientes minerais destaca-se entre outros fatores abióticos, devido às funções específicas que desempenham nas plantas tornando-se essenciais para o seu crescimento e desenvolvimento (Drechsel & Zech 1993). Nesse sentido, o Fósforo é um elemento determinante, uma vez que tem considerável importância no metabolismo do Carbono, bem como na formação de açúcares fosfatados (Grant *et al.* 2001), é essencial no metabolismo das plantas por estar intimamente envolvido na transferência de energia dentro da célula, como o ATP (Malavolta 1985) e por, juntamente com o Nitrogênio, formarem estrutura importante dos ácidos nucleicos (Marschner 1995).

Em um contexto ecossistêmico, uma consideração bastante comum sobre a ciclagem de nutrientes, de acordo com Davison *et al.* (2004), é que as florestas temperadas são limitadas por Nitrogênio (N) enquanto que as florestas tropicais são limitadas por Fósforo (P). Tal consideração, embora simplista do ponto de vista deste ator (pois ela assume que a rede de produtividade primária é limitada por apenas um único recurso, e por isso pode não ser válida para muitos ecossistemas com comunidades complexas, competindo por múltiplos recursos) é amplamente aceita e evidenciada por diversos estudos.

A disponibilidade de Fósforo é freqüentemente reduzida em muitos solos tropicais (Vitousek 1984, Vitousek & Farrington 1997) e comumente limitante tanto nos solos intemperizados da Amazônia (Richter & Babbar 1991) como do Cerrado (Goedert 1983). Na realidade, o estoque total de P é abundante nos solos destas regiões, mas o estoque deste elemento na forma disponível para as plantas é relativamente pequeno.

A abundância relativa do Fósforo é controlada pelo pH do solo e sua concentração é geralmente baixa devido a rápida adsorção nas superfícies coloidais e a formação de precipitados como Fosfato de Cálcio, Magnésio, Ferro ou Alumínio (van Raij *et al.* 2001). Segundo Dias-Filho (1998) em solos ácidos como os da Amazônia, a concentração de P é bastante limitante para o crescimento das plantas.

Também num contexto agrícola, de acordo com Raij (1991) o Fósforo é o nutriente mais usado em adubação no Brasil devido à carência generalizada desse elemento nos solos brasileiros. Além disso, o P tem forte interação com o solo, sofrendo intensa fixação e as plantas não conseguem aproveitar mais que 10% do P total aplicado, pois segundo Malavolta (1989) os solos tropicais são ácidos, ricos em Ferro e Alumínio e ocorre adsorção do Fósforo.

Como dito anteriormente, diversos estudos, em diferentes ecossistemas, compararam o solo dos ninhos de formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) com o solo sem influência desses ninhos, em todos esses estudos houve uma maior concentração de nutrientes minerais nos solos influenciados pela presença dos ninhos (Haines 1975, Farji-Brenner & Silva 1995, Farji-Brenner & Ghermandi 2000, Moutinho *et al.* 2003 ). O(s) tipo(s) de nutriente mineral em maior quantidade no solo dos ninhos das formigas pode(m) no entanto variar, principalmente em relação às respostas da vegetação.

Um estudo recente de Souza-Souto *et al.* (2007) mostrou que a proximidade dos ninhos de *Atta laevigata* aumentou a disponibilidade de todos os macronutrientes foliar (e também de alguns micronutrientes: Cobre e Zinco) em duas espécies vegetais do Cerrado, mesmo na presença de fogo. Com a mesma espécie de *Atta* e no mesmo bioma, Sternberg *et al.* (2006), registraram maior concentração apenas de Cálcio e Magnésio nas folhas de plantas

estabelecidas próximas aos ninhos quando comparadas com aqueles longe da influência dos ninhos.

Nesse contexto, a composição da matéria orgânica depositada nos ninhos de saúva adquire um papel importante, já que ela pode influenciar diretamente a disponibilidade de nutrientes no solo. Por exemplo, Moutinho *et al.* (2003) atribuíram as altas taxas de Nitrato no solo profundo dos ninhos de *Atta sexdens*, como um resultado de sua seletividade para plantas com alto teor de Nitrogênio, um elemento importante para o crescimento do fungo simbiote (um Basidiomiceto, que é o único alimento das larvas e principal alimento dos adultos da colônia). De fato, Holdobler e Wilson (1990) apontam a qualidade dos nutrientes presentes nas folhas como um dos principais critérios de seleção das saúvas na escolha do material vegetal a ser coletado principalmente pela sua interferência direta no cultivo do jardim de fungo.

Concordando com esses resultados, um estudo recente realizado no Cerrado (Mundim *et al.* in press) mostra que as folhas cortadas por *Atta laevigata* apresentaram maior concentração de Nitrogênio, Fósforo, Potássio, Zinco e Cobre em comparação que aquelas coletadas aleatoriamente no território de forrageamento desta espécie de saúva.

Considerando esses estudos e o fato de que uma colônia de *Atta* pode consumir 51 a 500 kg de plantas por ano em um ambiente natural (Costa *et al.* 2008), pode-se inferir que a influência de seu ninhos na vegetação pode ocorrer ao nível de paisagem. Principalmente se for adicionado ao grande volume de folhas que essas formigas cortam, o enorme tamanho de seus ninhos, características suficientes para influenciar o “turnover” das plantas e o fluxo de nutrientes em um ecossistema.

No presente estudo, tanto a maior absorção do Nitrogênio <sup>15</sup> (introduzido experimentalmente nos ninhos) por plantas estabelecidas próximas aos ninhos de *Atta cephalotes*, quanto à constatação de maior concentração de Fósforo foliar em plantas mais próximas aos mesmos ninhos, apontam esses locais como verdadeiros depósitos de nutrientes minerais acessíveis à vegetação circundante. Desta forma, considerando-se a pobreza dos solos amazônicos, ninhos de saúva podem ser considerados agentes de grande importância no ciclo biogeoquímico de nutrientes das florestas neotropicais, podendo inclusive, modificar a estrutura ou a composição desses ambientes.

#### **4.2 - Ninhos de saúva e fluxo de seiva:**

Constatou-se maior velocidade da seiva bruta (água e sais minerais) nas plantas tratamento (aquelas até 10 m dos ninhos de saúva) quando comparada com as plantas controle (plantas sem a influência dos ninhos) para uma das duas espécies estudadas (*Amaioa guianensis*). Esse resultado corrobora com a hipótese (2) de que plantas próximas aos ninhos apresentam uma maior velocidade de fluxo da seiva.

Uma provável explicação para a maior velocidade do fluxo da seiva nas plantas próximas aos ninhos de saúva, registrada para a espécie *A. guianensis*, é um maior investimento na produção de raízes por essas plantas, que também podem estar dominando o solo e material das câmaras subterrâneas dos ninhos de saúva, simplesmente pela proliferação de raízes finas, já que essas raízes conseguem crescer mais em resposta a menor resistência à penetração e maior disponibilidade de nutrientes do solo dos ninhos. Desta forma, essas plantas podem absolver mais água e competir intra-especificamente com mais vantagem por esse recurso. Essa

competição, no entanto, pode não ser tão evidente entre indivíduos da espécie *Protium* sp., ou talvez outros fatores possam estar influenciando o fluxo de seiva nessa espécie.

Realmente, são muitos os fatores que podem influenciar a quantidade de seiva movida por unidade de tempo, através do sistema vascular das diversas espécies de plantas. Por exemplo, Larcher (2006) determina quatro: 1- a área de condução; 2- a resistência ao fluxo; 3- o estado fisiológico da planta, e 4- condições ambientais.

A absorção de seiva é normalmente proporcional a área da superfície de absorção do sistema radicular da planta. Ou seja, quanto maior a superfície de absorção, maior será a quantidade de seiva absorvida. Neste contexto, o Fósforo (P), o único macronutriente encontrado em maior concentração nas plantas tratamento (aquelas próximas aos ninhos), adquire um papel de destaque, pois de acordo com Malavolta (1989) esse elemento mineral estimula o crescimento vigoroso de raízes.

Desta forma, pode-se inferir que as plantas tratamento (aquelas próximas aos ninhos) da espécie *A. guianensis* absorveram mais seiva do que as plantas controle (aquelas distantes dos ninhos) por possuírem raízes mais abundantes em decorrência dos benefícios nutricionais originados da proximidade com os ninhos de saúva.

Embora este estudo não tenha avaliado a abundância de raízes nos locais dos ninhos em comparação às áreas adjacentes sem a influência dos mesmos, alguns estudos já demonstraram que esse é um resultado comum. Por exemplo, a densidade de raízes finas foi quatro vezes maior nas lixeiras superficiais de *Atta colombica* do que em solo controle (Haines 1978, Farji-Brenner & Medina 2000).

Além disso, Moutinho *et al.* (2003) estudando *A. sexdens*, que descarta o lixo em câmaras subterrâneas (como todas as outras espécies *Atta* exceto *A. colombica* como indicado

acima) obteve resultado similar com o solo dos ninhos apresentando cerca de duas vezes raízes mais grossas e até cinco vezes raízes mais finas (por intervalo de profundidade) quando comparado ao solo intacto.

Nesse contexto de associação positiva entre presença de ninhos e maior proliferação de raízes, a maior absorção de seiva pelas plantas estabelecidas próximas aos ninhos de saúva pode mesmo ter ocorrido em função do maior número de raízes emitidas pela espécie *Amaioa guianensis* (Rubiaceae). Principalmente porque a penetração da seiva bruta (água e sais minerais) no interior das plantas ocorre por meio da absorção de raízes finas.

Outro aspecto a considerar com relação à maior velocidade de absorção das plantas próximas aos ninhos é que nesses locais pode haver um maior volume de água disponível (embora o contrário também possa ocorrer, já que o solo poroso dos ninhos pode aumentar a drenagem de água resultando em estresse hídrico nesses locais). Essa possibilidade baseia-se nos valores mais baixo de Carbono<sup>13</sup> (C<sup>13</sup>) tanto foliar quanto caulinar, das plantas tratamento (estabelecidas próximas aos ninhos) em comparação àqueles registrados para as plantas controle (sem a influência dos ninhos) para as duas espécies estudadas (*Amaioa guianensis* e *Protium* sp.) que implicam em maior concentração de Dióxido de Carbono (CO<sub>2</sub>) nas folhas dessas plantas e apontam maior disponibilidade de água no solo.

Essa associação entre baixo teor de C<sup>13</sup>, alta concentração de CO<sub>2</sub> e maior volume de água, está de acordo com Larcher (2006) que prevê uma baixa ocorrência de C<sup>13</sup> na massa vegetal devido a uma maior discriminação desse elemento durante o processo de carboxilação. A maior discriminação está fisiologicamente associada à existência de muito CO<sub>2</sub> interno, que por sua vez, é um indicativo de maior disponibilidade de água para as plantas. As

reações a seguir ilustram a associação descrita acima, em relação à proximidade de plantas aos ninhos de saúva:

$\uparrow H_2O$  -  $\uparrow CO_2$  interno -  $\uparrow$ Discriminação -  $\downarrow C^{13}$  - plantas tratamento (até 10 m dos ninhos)

$\downarrow H_2O$  -  $\downarrow CO_2$  interno -  $\downarrow$ Discriminação -  $\uparrow C^{13}$  - plantas controle (a partir de 10 m dos ninhos)

Maior disponibilidade de água no solo sob influência dos ninhos de saúva pode ocorrer em função do aumento da porosidade nesses locais (resultante das escavações das formigas). A porosidade, por sua vez, tanto pode aumentar a drenagem de água no solo dos ninhos (como citado anteriormente) como pode aumentar os espaços disponíveis entre partículas do solo, e conseqüentemente aumentar a capacidade de armazenamento de água que ficaria disponível para as plantas.

Nesse sentido, a maior velocidade do fluxo da seiva de plantas próximas aos ninhos como demonstrado pela espécie *Amaioa guianensis* poderia ser simplesmente um resultado direto da maior proliferação de raízes nesses locais, em resposta a menor resistência do solo, baixa densidade aparente e alta porosidade do solo dos ninhos como demonstrado por Moutinho *et al.* (2003).

Desta forma, não se pode afirmar se o maior fluxo da seiva mostrado pelos indivíduos da espécie *Amaioa guianensis* é resultante de efeitos químicos (como maior investimento na produção de raízes em resposta aos benefícios nutricionais dos ninhos) ou físicos, como os citados no parágrafo anterior. No entanto, pode-se afirmar seguramente, que a presença dos ninhos de saúva aumentou a velocidade do fluxo da seiva das plantas associadas a eles, em comparação a plantas sem a influência desses ninhos.

Por outro lado, mesmo que o solo dos ninhos tenha mais água disponível em comparação ao solo adjacente, esse fato não assegura que plantas próximas aos ninhos tenham maior fluxo hídrico. De fato, a espécie *Protium* sp. não revelou diferenças entre a velocidade do fluxo da seiva entre plantas tratamento (próximas aos ninhos) e plantas controle (distantes dos ninhos).

Uma explicação possível para essa falta de efeito, é que a maior proliferação de raízes no solo dos ninhos tenha criado uma maior competição por água e sais minerais entre as plantas estabelecidas nesses locais e assim tenha “anulado” qualquer diferença entre plantas próximas e plantas distantes dos ninhos para a espécie *Protium* sp.

Realmente a relação raiz-parte aérea depende de uma rede intrincada de processos nutricionais e de desenvolvimento que pode variar com a espécie de planta. Além disso, de acordo com Larcher (2006) normalmente existe um balanço funcional entre absorção e fotossíntese, e as plantas podem crescer até que a absorção pelas raízes se torne limitante para um maior crescimento, ou inversamente, o sistema radicular poderá crescer até que as necessidades em fotoassimilados se igualem a demanda que é produzida na parte aérea.

Em suma, tanto a proliferação de raízes quanto a absorção de seiva podem ser influenciadas por uma série de fatores ambientais e/ou fisiológicos ligados ao desenvolvimento e a espécie de planta. E nesse contexto, a presença dos ninhos de saúva adquire um papel importante como um dos fatores que pode de fato aumentar a velocidade do fluxo da seiva nas plantas a eles associadas.

### 4.3 - Ninhos de saúva e crescimento de plantas:

A hipótese (3) de que plantas próximas aos ninhos de saúva se beneficiam dos nutrientes estocados em suas câmaras subterrâneas e crescem mais, foi confirmada pelo menos para as duas espécies mais comuns da área estudada (*Amaioa guianensis* e *Protium* sp.). Essas duas espécies revelaram um maior crescimento em diâmetro do caule para as plantas tratamento (aquelas até 10 m de distância dos ninhos) quando comparadas com seus respectivos controles (plantas estabelecidas a partir de 10 m dos ninhos), indicando que o acesso pelas plantas ao solo mais enriquecido de nutrientes dos ninhos pode resultar em vantagens competitivas.

As outras espécies estudadas (*Ocotea guianensis*, *Slonea eichleri*, e *Xylopia amazonica*) não revelaram diferenças no crescimento entre plantas estabelecidas a diferentes distâncias, até 10 m dos ninhos de saúva. Provavelmente a falta de plantas controle para estas espécies, tenha sido a causa principal para a não detecção de diferenças entre as plantas estudadas, já que estas plantas podem estar explorando por meio da emissão de suas raízes, os mesmos recursos. Ou seja, plantas estabelecidas até 10m dos ninhos podem explorar os nutrientes originados destes, tanto quanto as plantas bem mais próximas (como aquelas sobre o murundu ou há aproximadamente 1m dos ninhos) e desta forma terem “mascarado” possíveis diferenças no crescimento entre elas.

Essa possibilidade baseia-se nos estudos de Moutinho *et al.* (2003) que encontraram raízes de um cipó (*Memora flavida*) nos ninho de *Atta sexdens* cuja planta mais próxima estava estabelecida a 15m de distância.

Além disso, existem evidências de que o aumento da heterogeneidade dos nutrientes no solo pelas atividades das saúvas pode ir além dos limites do murundu (Wirth *et al.* 2003). Desta forma, se os nutrientes dos ninhos de fato não estiverem restritos ao solo das

câmeras subterrâneas e áreas adjacentes, é possível que plantas estabelecidas até 10 m dos ninhos ainda possam acessá-los e beneficiar-se nutricionalmente.

Pelo menos mais duas outras possibilidades também poderiam explicar a falta de efeito no crescimento em diâmetro entre plantas, a diferentes distâncias dos ninhos de saúva, das espécies *Ocotea guianensis*, *Slonea eichleri*, e *Xylopia amazonica*. A primeira é que estas espécies apresentem estratégias diferenciadas quanto ao acúmulo e utilização de nutrientes. Dessa forma, os nutrientes estocados nos ninhos não necessariamente impulsionem uma maior eficiência no seu uso pelas plantas crescendo nesse ambiente.

A segunda, que não exclui a primeira, é que talvez os indivíduos estudados, estejam em um estágio em que suas atividades metabólicas requeiram um crescimento mais lento e, portanto, difícil de detectar em um prazo relativamente curto. Segundo Larcher (2006), nas florestas tropicais somente 20% de todas as árvores crescem com a mesma intensidade durante todo o ano e em geral o crescimento é interrompido em intervalos de tempo. O autor atribui o significado ecológico deste mecanismo à redução da herbivoria e/ou parasitismo acentuado nesta região, os quais poderiam causar uma total perda da fitomassa. Desta forma, embora a característica marcante das plantas seja que elas crescem continuamente durante toda a vida, inúmeros processos (endógenos e externos) podem influenciar seu crescimento.

Os ninhos de saúva são reconhecidos por diversos autores como locais favoráveis ao estabelecimento e crescimento de plantas (Haines 1978, Jonkman 1978, Alvarado *et al.* 1981, Coutinho 1982, Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brenner & Medina 2000). No entanto, esse é o primeiro trabalho que mostra aumento do crescimento em diâmetro da vegetação adulta, como uma resposta positiva aos nutrientes estocados nesses ninhos. Em seus estudos, Moutinho *et al.* (2003) revelaram diversas modificações na estrutura e

na química do solo, mas não conseguiram detectar diferenças significativas no crescimento em diâmetro das árvores estabelecidas próximas aos ninhos de *Atta sexdens*.

Quanto ao estágio de plântula, os experimentos com transplante de *Mabea* sp. (Euphorbiaceae) revelaram um maior crescimento das mudas sobre o chão da floresta que sobre os ninhos. A principal causa para esse resultado, provavelmente é a falta de nutrientes nestes locais, já que os murundus são grandes amontoados de solo de altas profundidades, onde a concentração de nutrientes é naturalmente baixa.

Essa dedução baseia-se nos estudos de Moutinho *et al.* (2003) que encontraram uma tendência de maior disponibilidade de nutrientes no solo dos ninhos em profundidade com aumento significativo para Ca, Mg e K para profundidades acima de 1 metro. Nesse estudo, os autores atribuíram as alterações químicas ocorridas no solo dos ninhos ao comportamento de retirar solo pelas saúvas (durante as escavações das câmeras e túneis) do solo em profundidade pobre em nutriente, e a sua substituição por matéria orgânica.

Com este comportamento, o solo profundo pobre em nutrientes minerais, é depositado na superfície do solo, formando o murundu. Portanto, as plântulas de *Mabea* sp. transplantadas para os ninhos de *Atta cephalotes*, muito provavelmente cresceram menos em relação aquelas crescendo no solo da floresta, devido a escassez de nutrientes nesses locais.

Para que as plantas de fato se beneficiem dos nutrientes estocados nos ninhos de saúva, elas precisam alcançar o solo profundo das câmeras subterrâneas dos ninhos, por meio da emissão de suas raízes. Em plântulas, esse procedimento pode ser mais lento.

O menor crescimento de plântulas sobre os ninhos de saúva, corroboram com os estudos de Garretson *et al.* (1998) que encontraram menor riqueza e menor abundância de

plantas de sub-bosque de duas classes de tamanho (até 10 cm de comprimento; e de 10 cm até 1m) sobre ninhos ativos de *Atta cephalotes*, que no chão da floresta.

Um fator importante a considerar, é que o experimento de transplante de mudas de *Mabea* sp. foi conduzido em uma parcela submetida a fogo anual. O fogo pode atuar como um agente mineralizador e aumentar o crescimento de plantas em curto prazo (Van de Viver *et al.* 1999) principalmente em sistema de solos pobres, onde a o aumento da concentração de nutrientes na vegetação pós-fogo é originada dos nutrientes das cinzas (Batmanian & Haridasan 1985). Desta forma, o maior crescimento de plântulas no solo da floresta, em comparação aos murundus, pode ter sido potencializado pelos nutrientes das cinzas presente no solo da floresta.

Além de nutrientes, outros fatores podem afetar o crescimento de plântulas sobre os ninhos de saúva, como por exemplo, disponibilidade de luz. Nesse estudo, maior disponibilidade de luz não explicou o maior crescimento de plântulas no chão da floresta, já que nesses locais constatou-se maior porcentagem de cobertura de dossel e, portanto menor penetração direta de luz no solo, quando comparado aos murundus.

Além disso, pelo menos mais dois fatores poderiam explicar o menor crescimento de plântulas sobre os ninhos: 1- murundus normalmente desprovidos de serrapilheira, pois *Atta cephalotes* limpa ativamente os “escombros” dos ninhos; 2- plântulas cortadas pelas formigas da colônia residente.

O hábito de limpar o murundu do ninho parece ser é uma característica marcante de *A. cephalotes* que com esse comportamento elimina tudo o que se estabelece nesses locais. Realmente, desfolha e remoção direta de plântulas por estas formigas, foram observada por Garretson *et al.* (1998) quem atribuiu esse atividade como parte de manutenção dos ninhos.

Também baixa sobrevivência de plântulas, após ataque de saúva, foi constatada por Vasconcelos e Cherrett (1997) em diversas espécies de árvores em floresta tropical amazônica. Nesse estudo, mesmo tendo protegido as plântulas com canos de PVC (na tentativa de eliminar a herbivoria por saúvas) observei que essa barreira não foi eficiente em evitar a subida das saúvas. As plântulas da espécie de *Mabea* sp. que estavam crescendo sobre os ninhos, embora não estatisticamente significante, tiveram uma tendência de maior ataque das saúvas do que aquelas no chão da floresta. O estágio de plântula, decisivo para a sobrevivência do indivíduo e para a distribuição espacial da população é também o período mais sensível principalmente para suportar a pressão da herbivoria por saúvas.

Para Garrettson *et al.* (1998) quando um “path” de floresta torna-se um ninho, forma-se uma mudança nesse local, caracterizada por duas fases na vegetação de sub-bosque. A primeira é enquanto o ninho está ativo (estimativa entre 10-20 anos de acordo com Fowler *et al.* 1986) marcado pela presença de poucas plantas em relação a área de floresta sem ninhos. A segunda fase ocorre quando o ninho é abandonado e a situação se inverte. Ou seja, sem a presença ativa das colônias de formigas, os ninhos passam a ter maior diversidade e abundância de vegetação de sub-bosque que o chão da floresta.

Outro fator que pode influenciar o estabelecimento e o crescimento da vegetação de sub-bosque sobre os ninhos de saúva, é a mortalidade de plântulas causada pelas atividades de escavação das formigas. Por exemplo, Farji-Brenner e Medina (2000) demonstraram que os ninhos de saúva além de limpos de vegetação e serrapilheira, também tiveram plântulas soterradas pelas escavações de suas colônias.

Desta forma, os ninhos de saúva podem atuar como força seletiva no estabelecimento das plantas jovens e afetar diretamente a estrutura das comunidades dos

ecossistemas tropicais. Em um estudo piloto, também encontrei menor abundância e menor riqueza de plântulas por m<sup>2</sup> sobre os murundus de dezoito ninhos de *Atta cephalotes* e *A. laevigata* que sobre o solo adjacente, sem influência dos ninhos (K. S. Carvalho dados não publicados).

As plantas adultas, por sua vez, além de possuírem maior resistência contra herbívoros (por exemplo: dureza de folhas, fenóis e taninos) podem ainda competir pelos mesmos recursos que os juvenis, retardando o crescimento destes. De fato, Haines (1975) mostrou que a proliferação de raízes finas de plantas adultas nas lixeiras dos ninhos de *Atta colombica* diminuiu a quantidade de água disponível para plântulas durante a estação seca.

Com base nos resultados obtidos aqui, sugiro que os ninhos de saúva exercem pouca ou nenhuma influência nutricional significativa na fase de plântula. Em compensação, para a vegetação adulta (estabelecida antes da fundação do ninho) os ninhos representam uma fonte extra de recursos minerais que pode ser explorada como uma estratégia de sobrevivência em locais de solo pobre em nutrientes, como é o caso das florestas tropicais.

## Capítulo II

### Efeitos de ninhos de saúva sobre a propagação do fogo florestal rasteiro em uma floresta de transição Amazônia-Cerrado

#### 1 - INTRODUÇÃO

Os incêndios na Amazônia têm aumentado significativamente nas últimas décadas por conta do padrão de uso da terra na região e, mais recentemente, mudanças nos regimes climáticos em função do aquecimento global (Cochrane *et al.* 1999, Nepstad *et al.* 1999; Curran 1999, Goldammer 1999, Barbosa & Fearnside 1999; Siegert *et al.* 2001; Cochrane & Laurance 2002).

Neste cenário, as florestas de transição do bioma Ecótonos Cerrado-Amazônia (Oren 2005), entre o sul da bacia amazônica e norte do Estado do Mato Grosso, são mais inflamáveis que as florestas tipicamente amazônicas, por apresentarem características peculiares de uma vegetação seca com sub-bosque menos denso e maior abertura de dossel (Nepstad *et al.* 1996).

Desta forma, a susceptibilidade destas florestas de transição ao fogo é bastante elevada. Observações preliminares de campo e informações da literatura, no entanto, sugerem que ninhos de saúva podem funcionar como aceiros da vegetação e diminuir a propagação das chamas nesse tipo de ambiente.

Os ninhos de saúva são um componente conspícuo nos ecossistemas tropicais (Cherrett 1986, Hölldobler & Wilson 1990), com uma arquitetura estabilizadora de flutuações de umidade e temperatura (Roces & Kleincidam 2000, Farji-Brenner 2000) e com interior bastante profundo. Tais características permitem que esses ninhos mantenham-se imunes ao

fogo (Mariconi 1970, Della Lucia 1993), principalmente porque o solo é um excelente isolante, onde estes insetos ficam protegidos do calor das chamas (Coutinho 1978) e podem continuar desempenhando suas atividades normalmente, mesmo em presença de fogo.

Dentre as atividades desenvolvidas pelas saúvas, a construção de grandes e complexos ninhos está entre as mais notáveis. Na escavação e manutenção de seus ninhos, as saúvas amontoam terra removida (em “murundus” característicos das espécies) onde a presença de serrapilheira (folhas e galhos que pode se constituir no material combustível para o fogo) é ausente ou escassa. Também ao longo das trilhas superficiais de forrageio, as formigas removem o mesmo tipo de material orgânico.

As saúvas são abundantes em muitos ambientes perturbados (Fowler 1983, Jaffé & Vilela, 1989). A densidade de ninhos em áreas de floresta perturbada, pode por exemplo, ser trinta vezes maior do que em áreas de floresta primária (Vasconcelos & Cherrett 1995). Essa alta densidade de ninhos em áreas alteradas é, em parte, devido ao favorecimento da sua herbivoria com a predominância de plantas pioneiras típicas destas áreas e que possuem menos defesa e maior conteúdo nutricional que as espécies tolerantes a sombra e de áreas mais intactas (Fowler 1993, Jaffé & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett 1995, Farji-Brenner 2001).

Neste sentido, atribuindo-se a função de aceiro aos ninhos de saúva, pode-se prever que nos locais onde esses ninhos são abundantes, há conseqüentemente uma maior proteção da vegetação contra o fogo. Considerando a alta densidade de ninhos de saúva na floresta de transição em estudo (2,5 ninhos/ha), este trabalho teve como objetivo principal avaliar o papel dos ninhos de saúvas na redução da propagação de fogo florestal rasteiro. Especificamente, testou-se as seguintes hipóteses:

$H_1$ : Ninhos de saúvas bloqueiam a propagação do fogo e funcionam como aceiros para a vegetação próxima.

$H_2$ : Ninhos de saúvas reduzem a área total queimada especialmente no ambiente de borda, onde são mais abundantes.

## **2 - METODOLOGIA:**

### **2.1 - Verificação do papel dos ninhos na proteção de plantas contra a ação do fogo**

A fim de testar se os ninhos de saúva bloqueiam a propagação do fogo e funcionam como aceiros da vegetação (hipótese 1), foram realizados dois procedimentos: 1- experimento de simulação de plântulas estabelecidas sobre ninhos e chão da floresta e 2- inventário do número de plantas mortas pela ação do fogo, com e sem a presença de ninhos.

O experimento de simulação plântulas foi realizado em setembro de 2005. Para simular as plântulas, utilizou-se palitos de madeira com 25 cm de comprimento (fig. 2.1) distribuídos aleatoriamente, dentro de parcelas de 1 m<sup>2</sup> (30 palitos por parcela) dispostas sobre o murundu de quatro ninhos de *A. cephalotes* e a 15 m de distância destes na área (C) sob fogo experimental anual.

Sobre os murundus dos quatro ninhos estudados, foram estabelecidas duas parcelas (contendo 30 palitos), uma em cada extremidade do ninho. No chão da floresta (a 15 m de distância dos ninhos) em uma transecção de direção aleatória, foram estabelecidas três parcelas com o mesmo número e distribuição de palitos das parcelas sobre os murundus.

Após a queima experimental, a proporção de palitos queimados foi calculada para cada local (murundu e chão da floresta).

O inventário do número de plantas mortas pela ação do fogo em presença e ausência de ninhos foi realizado em novembro de 2007. Todas as plantas (diâmetro  $\geq 10$  cm) mortas estabelecidas sobre e ao redor de 10 ninhos nas parcelas de fogo anual (C= 4 ninhos) e tri-anual (B= 6 ninhos) foram contadas.

Em cada ninho, estabeleceu-se uma parcela de 100 m<sup>2</sup> contendo o ninho em seu centro, e outra distante 15 m, sem a presença de ninhos. Todas as plantas mortas pela ação do fogo foram registradas. Considerou-se plantas mortas, aquelas que apresentaram o caule queimado com todas as folhas completamente murchas e secas ou caule queimado e completamente desfolhada. Também foram consideradas mortas, as plantas que apresentaram apenas rebrotos vivos na área basal.



**Figura 2.1.** Palitos de madeira simulando plântulas antes da passagem do fogo experimental 2005 em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

Para testar se o efeito bloqueador da propagação do fogo, exercido pelos ninhos de saúva, é resultado da ausência de material combustível sobre murundus e trilhas de forrageamento, foram realizadas medidas de altura e peso de combustível (folhas e gravetos) sobre os ninhos e solo adjacente e a área de solo descoberto sobre murundus e trilhas foi calculada.

As medidas de quantificação de material combustível foram realizadas entre agosto e setembro de 2005, antes do fogo experimental deste mesmo ano. As parcelas utilizadas para esse estudo foram àquelas submetidas a fogo experimental rasteiro (parcelas B e C; veja Área de estudo para mais detalhes) sendo utilizados todos os ninhos maduros inventariados em seus limites (parcela B=11 ninhos de *Atta cephalotes* e parcela C= 4 ninhos *A. laevigata*).

Foram realizadas seis medidas da altura máxima da serrapilheira fina (folhas) e grossa (gravetos) dentro de círculos metálicos de 40 cm de diâmetro, com auxílio de uma régua. Os círculos foram distribuídos ao longo de uma transecção de 15 metros a partir do centro do murundu e a diferentes distâncias: 0 (centro do ninho) 3, 6, 9, 12 e 15 m dos ninhos.

Após as medidas de altura, toda a serrapilheira de folhas inserida no interior dos círculos, foi removida (fig. 2.2) e pesada após secagem em estufa por um período de 48 horas.

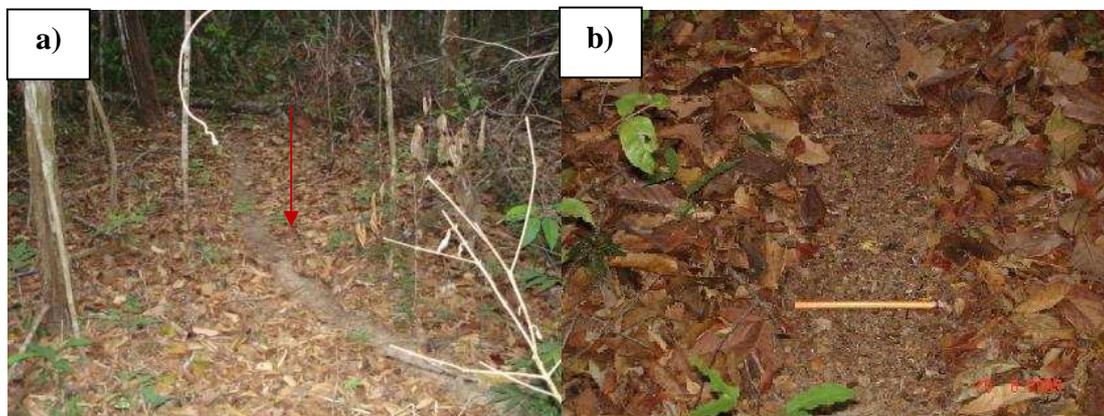
Para quantificar o solo descoberto sobre o murundu dos ninhos, utilizou-se uma régua de madeira de (100 X 20 cm) que foi lançada manualmente em dois limites extremos do murundu e no seu ponto central. As áreas de solo com e sem combustível de folhas sob a régua foram registradas.

Também foram realizadas medidas de comprimento e largura das trilhas de forrageamento pertencentes a seis ninhos (fig. 2.3). Através deste procedimento, foi possível

obter a área média das trilhas e somá-la com a área média de solo descoberto (sem serrapilheira) dos murundus e inferir a área total de floresta protegida pelos ninhos.



**Figura 2.2.** Coleta de material combustível (serrapilheira de folhas) antes da passagem do fogo experimental rasteiro de 2005 em floresta de transição Amazônia-Cerrado.



**Figura 2.3.** Trilhas de forrageamento de saúvas antes da passagem do fogo experimental rasteiro 2005 em floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** visão geral de uma trilha; **b)** detalhe da trilha (sinalizada por um lápis amarelo).

## 2.2 - Relação entre a abundância de ninhos e áreas não queimadas:

Para verificar se os ninhos de saúva reduzem a área total de floresta queimada (hipótese 2), inicialmente foi realizada uma sobreposição de mapas, para a identificação de possíveis relações espaciais entre os ninhos e área de vegetação não queimada. A sobreposição foi realizada utilizando os seguintes mapas: 1- dos ninhos inventariados na área (1) de 150 ha; 2- das áreas queimadas e não queimadas (ilhas verdes) nos incêndios experimentais ocorridos nos anos 2004, 2005 e 2006; 3- do conjunto de trilhas para transporte de folhas cortadas estabelecidas pela formigas pertencentes a três ninhos de *Atta cephalotes*.

O mapa com a localização dos ninhos existentes na área (1) de 150 ha foi construído por meio de um inventário em fevereiro de 2005. Esse inventário utilizou as 31

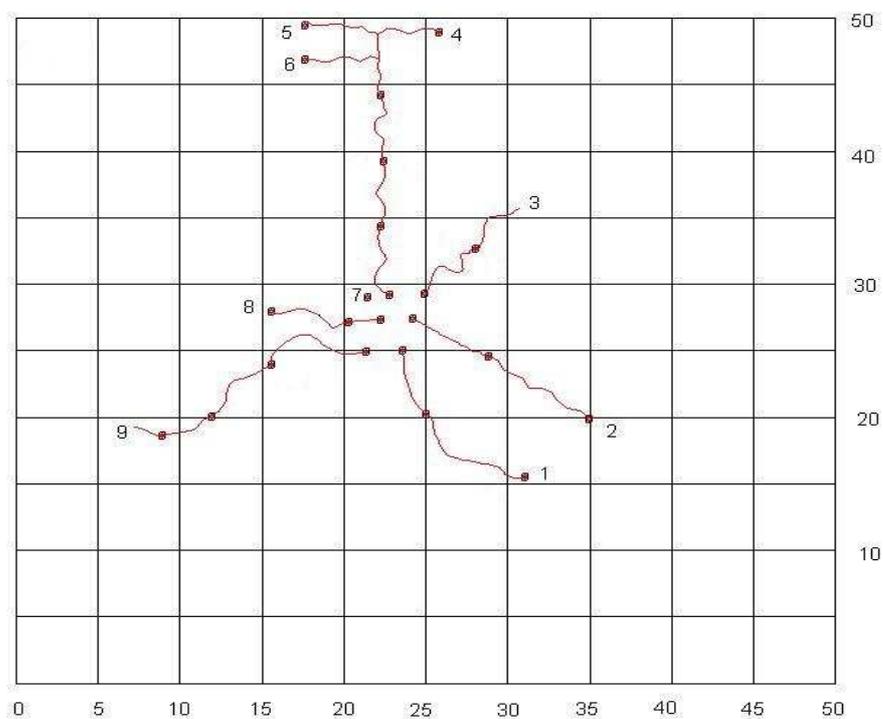
transeções de banda cada uma com um km de extensão e 40 m de largura existentes na área de 150 ha (fig. 3 em Área de Estudo). Todos os ninhos avistados dentro das transeções de banda foram registrados e mapeados.

O mapeamento das áreas queimadas nos incêndios experimentais ocorridos em 2004, 2005 e 2006, foi realizado por meio de desenhos manuais (escala de 5 x 5m) um mês após esses incêndios, seguindo metodologia adotada pelo Projeto Savanização (Balch et al. 2008).

Os desenhos do conjunto de trilhas dos três ninhos de *A cephalotes* também foram realizados manualmente. Cada trilha foi desenhada sobre papel quadriculado com base em uma área de 50 x 50 m demarcadas por estacas de madeira contendo o ninho no centro (veja exemplo da figura 2.4).

Todos os desenhos manuais foram escaneados e transformados em um mosaico em formato “tif” no programa Paintshop Pro 5 e em seguida importados no Arc-GIS usando ferramentas de georreferenciamento e registrando-se o “tif” com as trilhas dos mapas já existentes da área de estudo.

A fim de testar as possíveis relações encontradas entre presença de ninhos e áreas de vegetação não queimada, optou-se por selecionar apenas a parcela C (50 ha) por ser a única parcela submetida a incêndios anuais e desta forma, permitir comparações, entre os anos 2004, 2005 e 2006, adequadas ao período do presente estudo.



**Figura 2.4.** Disposição espacial (50 x 50 m) do conjunto de trilhas que as formigas utilizam para forragear (trilhas “tronco) pertencentes a um ninho de *Atta cephalotes* estabelecido em uma área de floresta de transição Amazônia Cerrado. Os números ao lado das trilhas correspondem ao número da trilha mapeada. As trilhas estão identificadas por números (1-9). O murundu do ninho (não desenhado) localiza-se no centro do desenho, de onde as trilhas irradiam-se.

### 2.3 - Análises estatísticas:

A presença dos ninhos como um fator de proteção para as plantas foi testada por meio de teste t Student: comparando-se as médias do número de plantas sobre os ninhos e há 15 m destes. Quando os dados não apresentaram distribuição normal, optou-se pela utilização do teste não paramétrico Mann-Whitney, equivalente ao teste t Student.

Os efeitos dos ninhos de saúva sobre a quantidade de material combustível foram avaliados por meio de análises de variância (ANOVA) usando distância do ninho como a fonte de variação e os parâmetros do combustível medidos (ex: altura de folhas e gravetos e peso das folhas) como variáveis dependentes. Optou-se por utilizar o teste não paramétrico Kruskal-Wallis (equivalente a ANOVA de um fator) quando os dados não apresentaram distribuição normal.

Para testar as relações existentes entre presença de ninhos e vegetação não queimada utilizou-se a porcentagem cumulativa das áreas não atingidas pelo fogo (a cada 5 m de distância dos ninhos) próximas aos ninhos de saúva. Desta forma, foi possível realizar regressões lineares usando distância dos ninhos como variável independente e área de vegetação não queimada (dados transformados em logaritmo na base 10) como variável dependente.

Também foram usadas regressões lineares para testar os efeitos da distância da borda sobre o número de ninhos e sobre a área de vegetação não queimada.

### 3 - RESULTADOS

#### 3.1 – Ninhos como aceiros da vegetação

Nenhum palito simulando plântulas foi queimado sobre o murundu dos quatro ninhos observados. O número médio de palitos queimados por parcela de 1 m<sup>2</sup> no chão da floresta variou entre 12 a 29 palitos, significando uma porcentagem de queima variando entre 40 a 97% por parcela.

No chão da floresta, há 15 m dos ninhos observados, o número de palitos colocados antes da queimada experimental, diferiu do número de palitos contados após a passagem do fogo (Mann-Whitney= 16,000; gl = 1; p= 0,018).

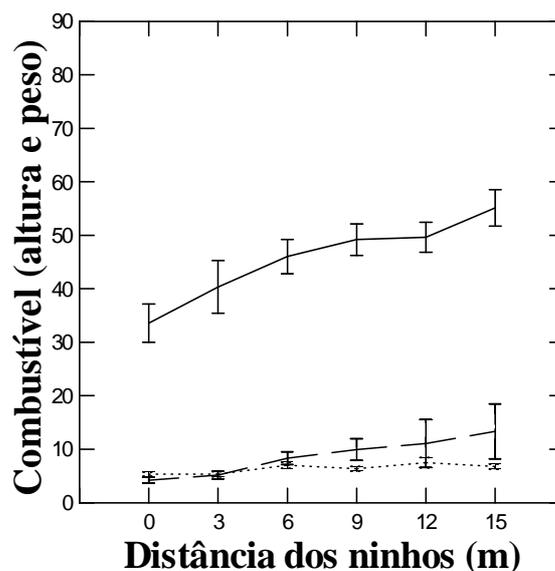
A abundância de plantas mortas pela passagem do fogo foi menor em áreas próximas a ninhos de saúva. Em média, para cada parcela de 100 m<sup>2</sup> contendo um ninho de saúva, menos de uma árvore morta foi observada ( $0,7 \pm 0,94$ ), enquanto três árvores mortas ( $\pm 2,3$ ) foram registradas nas parcelas sem a presença de ninhos (T= 2,913; p= 0,009; n= 10).

A altura média do combustível de folhas sobre os murundus de 15 ninhos de *Atta cephalotes* e *A. laevigatta* foi 5,3 cm ( $\pm 1,5$ ). No chão da floresta, entre 3 a 15m de distância destes ninhos, a altura registrada foi 6,6cm ( $\pm 2,3$ ). Desta forma, a distância do ninho mostrou um efeito significativo sobre a altura do combustível de folhas (F= 2,539; gl= 5; p= 0,035; n= 88; fig. 2.5 ). O teste de Tukey mostrou uma tendência de diferenças entre as distâncias 0 (centro do murundu) e 12 m do ninho e entre as distância 3 e 12 m do ninho.

Para o combustível de galhos a distância que apresentou a maior altura foi também a mais distante dos ninhos (15 m) e a menor altura de galhos foi registrada sobre os murundus dos ninhos (Kruskal-Wallis= 16, 756; gl= 5; p= 0,005; n=88). A altura média de

galhos sobre os ninhos foi 4,4 cm ( $\pm 2,3$ ) e entre 3 a 15m de distância dos ninhos foi 9,4cm ( $\pm 11,5$ ) fig. 2.5.

O peso do combustível de folhas também foi influenciado pela distância do ninho ( $F= 4,937$ ;  $gl= 5$ ;  $p= 0,001$ ;  $n= 88$ ; fig. 2.5). A menor quantidade de massa de folhas foi registrada sobre os ninhos ( $33,8 \text{ g} \pm 13,61$ ) quando comparada àquela encontrada no chão da floresta entre 3-15 m dos ninhos ( $47,8 \text{ g} \pm 13,67$ ). O teste de Tukey mostrou diferenças significativas entre o murundu (0 m) e as distâncias 9, 12 e 15 m dos ninhos. A distância 3 m também mostrou diferença entre a distância 15m.



**Figura 2.5.** Altura (cm) e peso (g) de combustível fino (folhas e galhos) em função da distância dos ninhos de saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. (Linha contínua: peso de folhas, tracejada: altura de galhos e pontilhada: altura de folhas).

A área média de solo descoberto (sem combustível) sobre o murundu dos ninhos estudados foi  $1,58 \pm 0,2 \text{ m}^2$ . Essa área foi significativamente maior quando comparada à área média do solo descoberto ao redor dos ninhos ( $0,41 \pm 0,2 \text{ m}^2$ ;  $T = -9,116$ ;  $P = 0,000$ ;  $N = 15$ ).

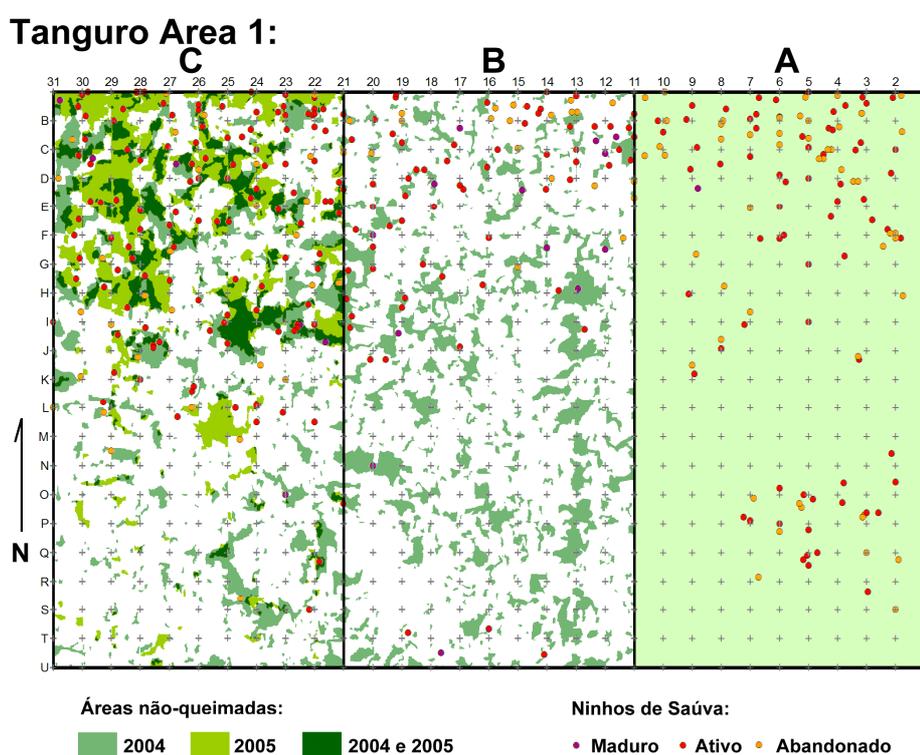
Com base na área média de solo descoberto encontrada sobre os murundus dos ninhos estudados ( $1,58 \text{ m}^2$ ) e considerando o número total de ninhos com colônias ativas (269) inventariadas para a área de estudo (150 ha) pode-se inferir que cerca de  $425,02 \text{ m}^2$  da floresta (ou 3%) estariam desnudos de material combustível, caso todos os ninhos com colônias ativas alcançassem a maturidade.

Assumindo que trilhas de forrageamento bem mantidas pelas formigas funcionam como pequenos aceiros, a área média de solo descoberto das trilhas dos seis ninhos maduros estudados foi somada com a área sobre os murundus, dando uma área total sem combustível (trilhas mais murundu) de  $19,6 (\pm 5,18 \text{ m}^2)$ . Considerando o número total de ninhos com colônias ativas (269) a área calculada elevou-se para  $5.272,4 \text{ m}^2$ .

### **3.2 – Relações entre abundância de ninhos e áreas de vegetação não queimadas:**

O mapa gerado do inventário de todas as colônias de saúva existentes na área (1) de 150 ha sobreposto ao mapa dos incêndios experimentais 2004 e 2005 (fig 2.6) revelou a existência de uma forte relação espacial ninho e áreas de vegetação não queimada.

Esta relação foi confirmada no ano subsequente por meio das análises realizadas com a parcela de 50 ha submetida a fogo anual (parcela C) Fig. 2.7 e 2.8.

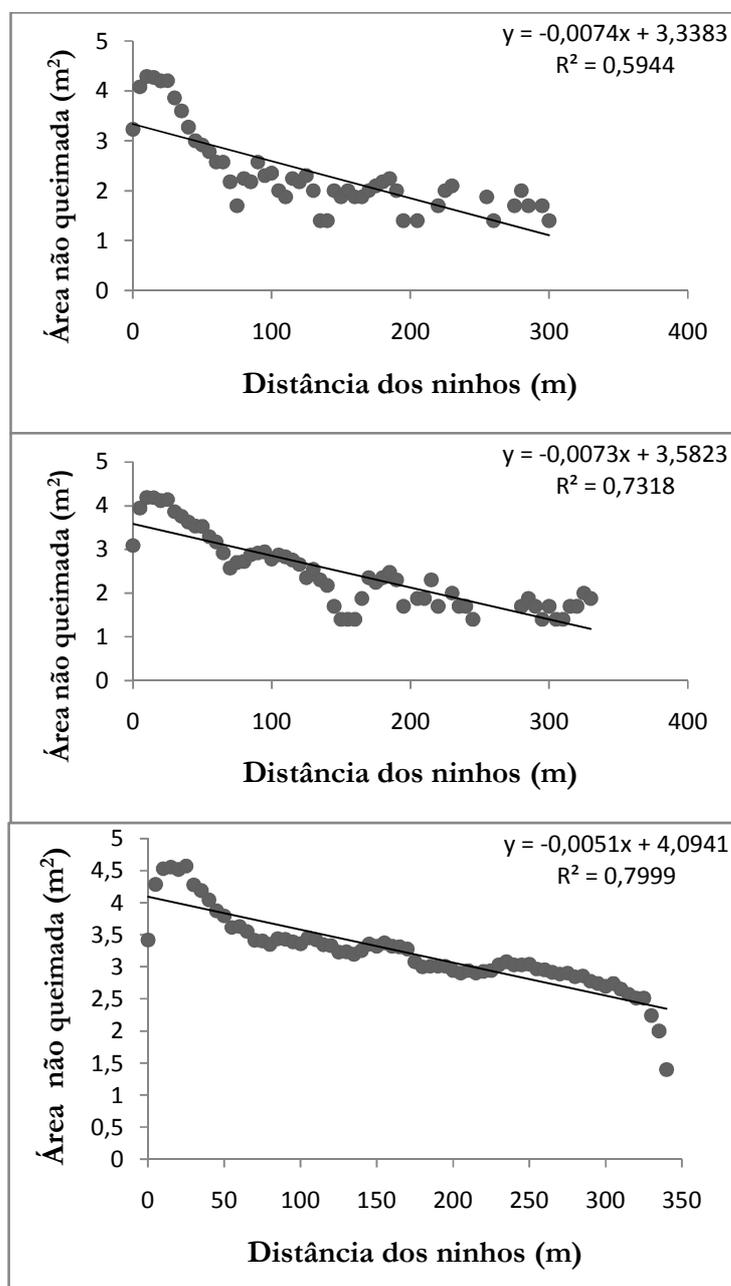


**Figura 2.6.** Relação espacial entre a ocorrência de ninhos de saúva (pontos) e áreas não atingidas pelos incêndios experimentais (manchas verdes) realizados em dois diferentes anos (2004 e 2005) na área (1) de 150 ha de uma floresta de transição Amazônia-Cerrado. A= parcela controle (não submetida a fogo); B= submetida a fogo a cada três anos; C= submetida a fogo anual.

Entre 60 - 90% da área não queimada pelos incêndios florestais rasteiros ocorridos na parcela de fogo anual (parcela C) em 2004, 2005 e 2006 estavam a aproximadamente 30 m dos ninhos de saúva e declinaram com o aumento da distância do ninho (tab. 2.1; fig. 2.7).

**Tabela 2.1.** Áreas de vegetação não queimada em relação à distância dos ninhos de saúva existentes em uma parcela de 50 ha submetida a incêndios anuais (anos 2004, 2005 e 2006) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

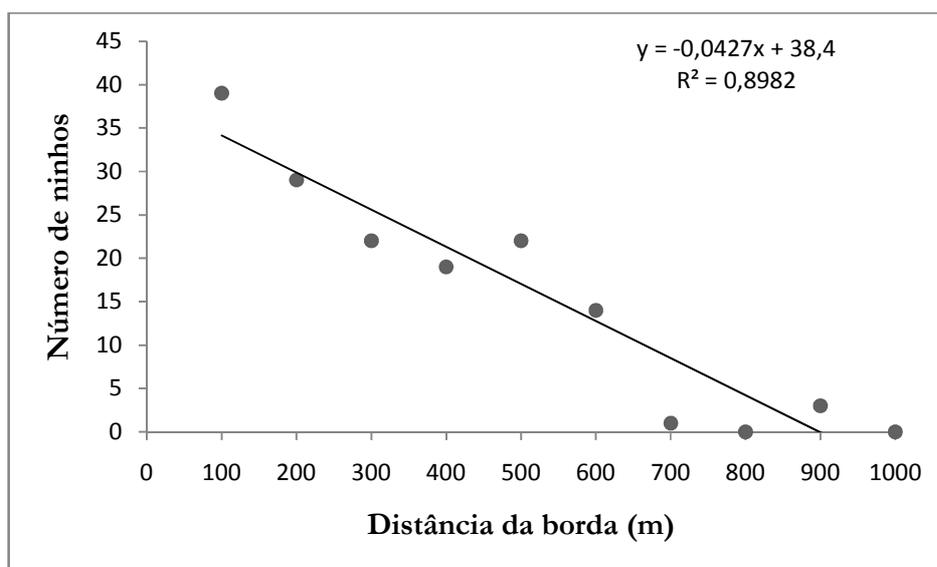
Distância ninhos (m)	Área vegetação não queimada (m <sup>2</sup> )		
	2004	2005	2006
10	15.425	19.525	34.075
20	13.075	15.950	33.075
30	7.300	7.250	19.075
40	4.225	1.875	11.125
50	3.350	825	6.250
60	1.475	375	4.275
70	375	150	2.600
80	525	175	2.250
90	825	375	2.700
100	600	225	2.300
200	0	0	875
300	50	25	500



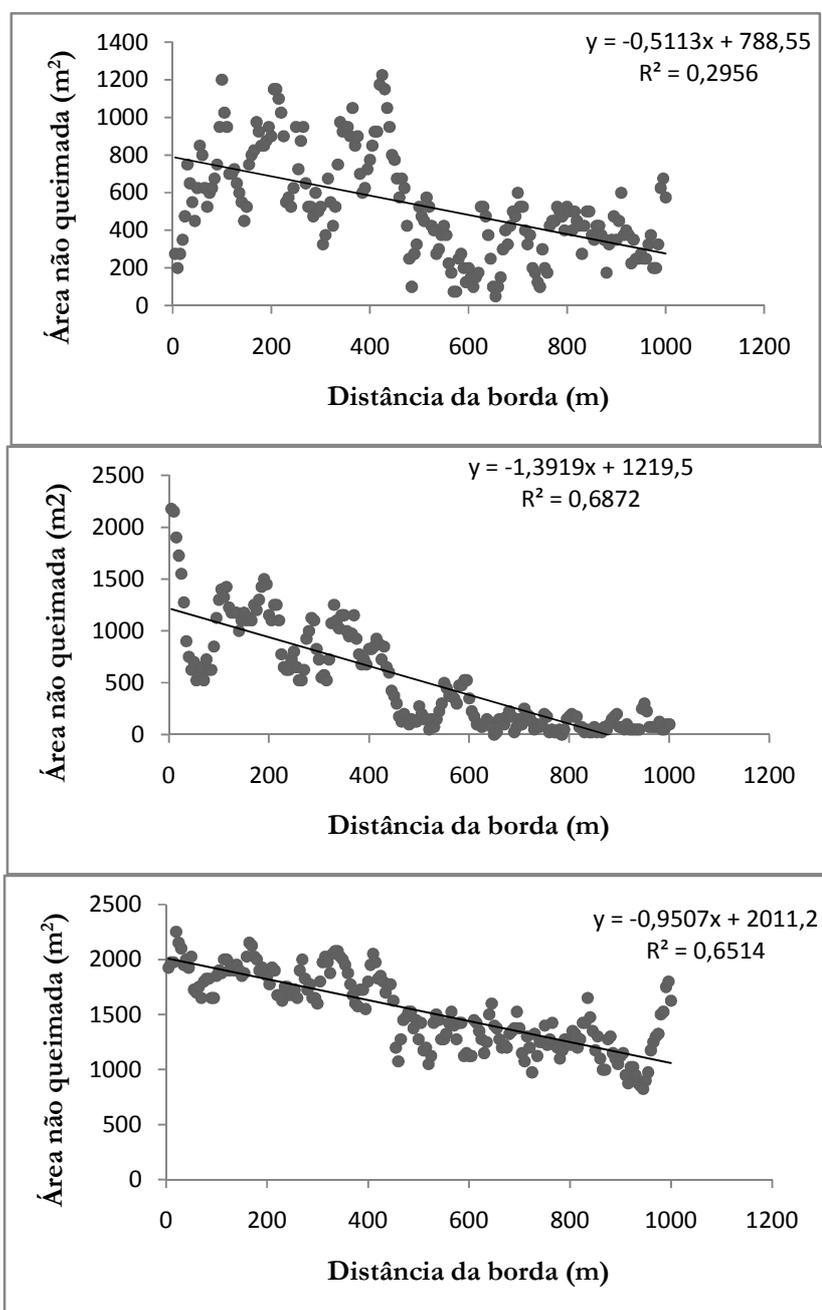
**Figura. 2.7.** Relação entre área de vegetação não queimada e distância dos ninhos de saúva em uma parcela de 50 ha submetida a fogo experimental anual em floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** Ano 2004; **b)** Ano 2005; **c)** Ano 2006

Além do registro da sobreposição de ninhos e áreas de vegetação não queimada, o mapa da figura 2.6, também revelou uma maior frequência tanto de ninhos, quanto de áreas não queimadas, na borda da floresta.

Essa relação espacial foi testada na parcela de fogo experimental anual (parcela C) e de fato, o número de ninhos diminuiu com o aumento da distância da borda (fig. 2.8). Também foi constatado que, a exceção do fogo experimental 2004, houve mais área não queimada na borda do que no interior da floresta (fig. 2.9).



**Figura 2.8.** Número de ninhos de saúva em relação à distância da borda de uma parcela submetida a fogo anual (50 ha) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.



**Figura 2.9.** Relação entre área não queimada e distância da borda de uma parcela submetida a fogo anual (50 ha) de floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** Ano 2004; **b)** Ano 2005; **c)** Ano 2006.

#### 4 - DISCUSSÃO

A redução da propagação do fogo (hipótese 1, em parte) e da área queimada (hipótese 2) em presença dos ninhos deve-se, ao menos em parte, à escassez de material combustível nesses locais provocada pela “bioperturbação” das saúvas em função da escavação do solo e/ou limpeza de túneis e câmeras subterrâneas que realizam para a manutenção de seus ninhos.

De fato, os ninhos de saúva são caracterizados primariamente pela grande quantidade de solo removido e amontado (Autuori 1947, Hölldobler & Wilson 1990) e muitas vezes pela superfície livre de vegetação (Farji-Brener & Ghermandi 2000). Desta forma, toda a serrapilheira caída sobre os ninhos ou são naturalmente removidas pelas saúvas ou simplesmente acidentalmente soterradas, deixando assim a área sob sua influência com solo descoberto.

A ausência de serrapilheira sobre os ninhos pode resultar em modificações no comportamento do fogo florestal rasteiro. O volume de material combustível depositado sobre o solo parece ser mais importante na intensidade e espalhamento do fogo em florestas amazônicas de transição, do que umidade do ar, comumente mais determinante nas florestas tipicamente úmidas e que queimam mais durante períodos de secas severas (normalmente associados ao fenômeno climático El Niño).

De fato, microclima e umidade controlaram o comportamento do fogo na estação seca em uma “típica” floresta amazônica (Nepstad *et al.* 2002). No entanto, quando o fogo ocorreu neste bioma naturalmente mais seco (floresta semi-descídua) a cobertura total do dossel pode não influenciar a queima da vegetação (Blate 2005).

Até o momento, um dos resultados mais importantes dos estudos do Projeto Savanização foi que a quantidade de combustível determinou o comportamento do fogo na floresta de transição Amazônia-Cerrado (Balch *et al.* 2008) onde um leve declínio no combustível fino depois do segundo fogo experimental anual, aparentemente limitou o espalhamento e a intensidade do fogo.

Como o material combustível faz parte dos ingredientes essenciais de um incêndio florestal (Nepstad *et al.* 1999) é de se esperar que a sua falta ou escassez modifique efetivamente o comportamento do fogo. E nesse contexto, a capacidade dos ninhos em diminuir ou eliminar localmente o combustível disponível no chão da floresta pode estender-se ao nível de paisagem, principalmente em áreas de alta densidade de ninhos, como é o caso das bordas florestais.

De fato, este estudo mostrou que o número de ninhos foi maior nas bordas, onde, a exceção da queimada experimental de 2004, houve também uma maior concentração de ilhas verdes (ou áreas não queimadas). Esse resultado confirma que alta densidade de ninhos é uma das causas que explica seu papel de agente bloqueador da propagação do fogo (como previsto pela hipótese 2) nos locais onde foram estabelecidos.

Nesse sentido, o resultado mais importante deste estudo é a função de aceiro dos ninhos no ambiente de borda, tradicionalmente conhecido como propício ao espalhamento do fogo (Cochrane & Schulze 1999, Cochrane *et al.* 1999, Nepstad *et al.* 1999). A criação de bordas, entre outros fatores, causa alterações microclimáticas (Kapos 1989) e maior disponibilidade de combustível no chão, tanto pela queda de folhas e galhos das plantas que são mais expostas à ação de ventos (Laurance *et al.* 1998) quanto pela retirada (legal ou ilegal) de madeira (Uhl & Kauffman 1990, Nepstad *et al.* 1999) nesses locais.

Nesse contexto, as populações de saúva podem aumentar, já que de um modo geral, os herbívoros são repetidamente mais observados nas bordas do que no interior da floresta (Barbosa *et al.* 2005). Um estudo recente de Urbas *et al.* (2007) mostrou que a herbivoria por *A. cephalotes* aumentou consideravelmente na borda da floresta como consequência da marcante redução da área de forrageamento por colônia, bem como da moderada diminuição do índice de área foliar nesse ambiente, quando comparado ao interior da mata. Também Wirth *et al.* (2007) demonstrou um efeito de borda bastante acentuado sobre as colônias de *Atta cephalotes* e *A. sexdens*, onde também houve um aumento na densidade de ninhos destas duas espécies de saúva.

Os ninhos de saúva ocupam grandes áreas de floresta e suas colônias possuem uma alta taxa de substituição de espécies. Perfecto e Vandermeer (1993) mostraram que entre 33-74 colônias adultas de *A. cephalotes* morreram em um período de dois anos, enquanto 66 novas colônias apareceram na mesma área de 15 ha. Isso significa que além da área livre de escombros potencialmente importantes na proteção contra o fogo, esses ninhos profundos são perturbações freqüentes e intensas e que podem cobrir grandes áreas de floresta, além daquela aparente.

No experimento com palitos simulando plântulas estabelecidas sobre os murundus e a 15 m destes, nenhum palito sobre os ninhos foi atingido pelas chamas. Um resultado que evidencia que ninhos representam sítios potencialmente seguros contra a passagem do fogo florestal rasteiro, onde as plantas ficam livres dos efeitos deletérios do fogo.

A exclusão do fogo foi um evento comum no centro de pequenos bosques de vegetação (chamados de “groves”) onde ninhos de *Atta laevigata* estavam presente, como demonstrado nos estudos realizados por Farji-Brenner e Silva (1995) em uma savana

venezuelana. Outros estudos também mostram que os ninhos podem influenciar a riqueza e a composição de espécies de plantas de sub-bosque (Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998) e funcionar como uma espécie de “viveiro”, gerando local seguro contra o fogo e melhorando o desempenho das plântulas vizinhas (Farji-Brenner & Ghermandi 2004).

No entanto, Farji-Brenner e Silva (1995) consideram o fato de que talvez as saúvas também sejam um dos fatores importantes na mortalidade de plantas na savana estudada (hipótese não testada), embora a morte por desfolha repetida seja um fenômeno incomum em ecossistemas naturais (Cherrett 1983). De fato, Vasconcelos e Cherrett (1997) argumentam que a chance de uma plântula ser atacada por saúvas está intimamente relacionada com os estágios iniciais de regeneração florestal e que esse ataque declina com o tempo.

Com base nos resultados deste estudo, pode-se afirmar que os ninhos de saúva podem proteger as plântulas que se estabelecem sobre seus murundus, contra o fogo. No entanto, um fato a se considerar é até que ponto essa proteção não estaria limitada a resistência destas plantas, à herbivoria das saúvas, uma vez que plantas estabelecidas sobre os ninhos ficam mais vulneráveis ao ataque destas formigas.

Segundo Cherrett (1968) existe um comportamento preventivo de uma exploração excessiva de recursos próximos aos ninhos e de uma expansão da pressão de pastejo mais uniforme, por meio das plantas disponíveis. Essa conclusão foi baseada em seus estudos com a espécie de saúva *Atta cephalotes*, a qual não atacou plantas próximas aos ninhos. Mas esse argumento não é um consenso na literatura.

Por exemplo, Rockwood (1976) pontua que o tipo de folha da planta é mais importante que a distância do ninho. Segundo esse autor, de fato existe uma redução na coleta de folhas por saúvas a grandes distâncias dos ninhos (entre 60-80 m). Entretanto, plantas

estabelecidas próximas aos ninhos, têm grande probabilidade de serem visitadas por saúvas, mas não necessariamente são mais atacadas do que plantas distantes, já que o ataque depende do grau de palatabilidade das plantas aos fungos cultivados pelas formigas.

É sabido que o número de espécies de plantas atacadas por saúvas é bastante vasto, mas a seletividade dessas formigas cortadeiras é também muito pronunciada (Holdobler & Wilson 1990) ao ponto de induzi-las a cortarem apenas metade das espécies vegetais disponíveis em uma floresta (Rockwood 1976).

Vale ressaltar, que além da herbivoria, o solo pobre em nutrientes, típico dos murundus (veja discussão do capítulo 1), também pode comprometer a sobrevivência das plântulas que se estabelecem nesses locais. Caso uma plântula escape da herbivoria por saúvas, ela ainda tem que sobreviver a escassez de nutrientes minerais e provavelmente de água, na superfície do ninho.

Frente ao exposto, fica evidenciado a grande complexidade entre a relação saúvas e plantas e o quanto a proteção dos ninhos constatada neste estudo, está intimamente ligada aos fatores citados anteriormente. No entanto, pode-se afirmar que o chão de uma floresta tropical, que é bastante heterogêneo por si só, ganha uma heterogeneidade adicional em presença de ninhos de saúva (Folgarait 1998, Wagner & Jones 2004, Mora *et al.* 2005).

Nesse sentido, em caso de fogo florestal rasteiro, dependendo do local onde a plântula tenha se estabelecido, ela pode ser totalmente dizimada se está em local com alta disponibilidade de combustível (ex: clareiras de árvores mortas ou sobre troncos caídos) ou protegidas por pelo menos dois fatores: 1) não alcance das chamas ou 2) por impedimento do espalhamento do fogo causado por alguma espécie de barreira física, como é o caso dos ninhos e trilhas de saúva. Nesse estudo, embora não testado, testemunhei que o fogo apagava ao

deparar-se com uma trilha de saúva e assim acabava por proteger plântulas estabelecidas ao lado da trilha.

As trilhas de forrageamento de saúva podem ocupar um papel relevante neste estudo, principalmente se for conferido parte da proteção dos ninhos (além do solo descoberto dos murundus) a pelo menos dois fatores principais envolvendo estas trilhas: 1) a distribuição espacial e dimensão (área) das trilhas de forrageamento associadas aos ninhos e 2) ao comportamento específico da saúva, na manutenção destas trilhas.

Também os padrões de forrageamento de *Atta* podem variar com diversos fatores abióticos (ex: temperatura, umidade, disponibilidade de recursos) e de um modo geral são muito sazonais. Desta forma, normalmente na estação chuvosa há muitas e pequenas trilhas e o forrageamento pode ocorrer sem o estabelecimento delas, e na estação seca ocorrem menos trilhas, mas com uma extensão maior (Fowler & Robson 1979).

Na estação seca, período em que foram realizados os experimentos deste estudo, registrou-se trilhas de aproximadamente 22 m de extensão. No entanto, algumas espécies de saúva podem forragear até 200 m de distância do ninho com mais da metade de suas operárias (Gonçalves 1967, Forti *et al.* 1984). A espécie mais comum em ninhos maduros nesse estudo, por exemplo, (*Atta cephalotes*) pode ter uma distância de forrageio utilizando essas trilhas físicas de até 234 m, sendo utilizada por 87% das operárias, como estimado por Lewis *et al.* (1974). Portanto, as trilhas (como descrito no capítulo 1) podem ampliar o impacto dos ninhos de saúva e contribuir, juntamente com os murundus, na proteção da floresta contra o fogo florestal rasteiro.

O registro de menor número de plantas mortas pelo fogo, em parcelas com a presença de ninhos quando comparada a parcelas sem ninhos de saúva, mostra que os ninhos podem diminuir o impacto da ação do fogo sobre plantas próximas.

A taxa de mortalidade de plantas induzida pelo fogo florestal rasteiro, calculada para a floresta de transição estudada, foi a menor registrada para a Amazônia (Balch *et al.* 2008). Embora muito variável, a taxa de mortalidade pós-fogo já foi registrada em até 50% para árvores da Amazônia Central (Barlow *et al.* 2003, Haugaasen *et al.* 2003). Na floresta de transição onde esse estudo foi realizado, no entanto, as maiores taxas de mortalidade ocorreram em plantas da classe de diâmetro variando entre 10 e aproximadamente 20 cm e foi 3,8 ( $\pm 0,9$ ); 9,3 ( $\pm 1,3$ ) e 9,9 ( $\pm 1,3$ ) % ao ano em respectivamente: A- parcela não queimada (controle); B- queimada uma vez (submetida a queimada tri-anual) e C- queimada três vezes (submetida a queima anual).

No bioma Cerrado (savana brasileira) assim como nos campos naturais, a ocorrência de fogo natural (ou antrópico) é um evento comum durante a estação seca e agente modificador importante das comunidades vegetais (Coutinho 1990, Moreira 2000). Desta forma, o fogo pode está normalmente envolvido desde a quebra de dormência e germinação de sementes (Roth 1982) até a quantidade de flores na próxima floração (Franceschinelli & Bawa 2005). Assim, as características morfofisiológicas das árvores do Cerrado estão relacionadas à incidência, frequência e intensidade do fogo (Coutinho 1990).

Nos ecossistemas florestais, ao contrário daqueles naturalmente inflamável (como as savanas e os campos naturais, citados anteriormente) e sujeito a secas sazonais severas, as plantas não estão evolutivamente adaptadas a esse tipo de perturbação (Uhl & Kauffman 1990; Cochrane *et al.* 1999; Nepstad *et al.* 1999). Desta forma, a mortalidade de

planta pelo fogo nesses ambientes, é normalmente alta, embora a floresta de transição em estudo não tenha apresentado esse resultado.

Uma provável causa para a baixa mortalidade de plantas registrada nesse bioma, pode ser atribuída a baixa flamabilidade dessa floresta que de acordo com Balch *et al.* (2008), está relacionada à falta da massa de combustível fino durante a terceira queima experimental anual, que limitou a ligação entre ignição e queima de combustível grosso disperso ou a ignição de combustível morto mas ainda de pé. De fato, Nepstad *et al.* (2002) preveem que o grau de flamabilidade da floresta amazônica é altamente dependente das taxas de entrada (input) de combustível fino e da produção de serrapilheira de folhas que nesta área, segundo cálculos de Balch *et al.* (2008), foi metade da esperada para a região amazônica.

Sob a perspectiva de baixa intensidade de fogo como um resultado da escassez de combustível fino, os ninhos de saúva adquirem um papel relevante. Este trabalho registrou de fato, uma diminuição do material combustível nos locais em que os ninhos estavam estabelecidos. Desta forma, mesmo que outros fatores tenham influenciado a baixa flamabilidade da floresta e assim os efeitos deletérios do fogo tenham sido atenuados com relação à mortalidade de plantas. Não se pode negar a possibilidade de que as saúvas tenham contribuído com esse resultado, através da adição de mais fatores na escassez de combustível nesse ambiente: a criação, o estabelecimento e a manutenção de seus conspícuos ninhos no solo da floresta de transição Amazônia-Cerrado.

Esta é a primeira investigação do papel de formigas cortadeiras na proteção da vegetação contra o fogo. Mais estudos seriam necessários, principalmente no intuito de se estabelecer um balanço entre essa proteção e a herbivoria que elas causam nos ecossistemas neotropicais.

### CAPÍTULO III

#### O papel das saúvas na sucessão florestal pós-fogo em floresta de transição Amazônia-Cerrado

##### 1 - INTRODUÇÃO

Na Amazônia, o abandono de terras após pressões antrópicas (por exemplo, desmatamento e queimadas) é um evento comum e de extrema importância para os processos de regeneração florestal, principalmente na retomada das espécies nativas de plantas e animais (Lugo *et al.* 1973, Nepstad *et al.* 1990, 1996, Moutinho 1998). Nesse cenário, a vegetação que consegue crescer origina-se de quatro fontes principais: 1- avanço da regeneração de plantas de sub-bosque; 2- rebrotamento; 3- germinação de sementes enterradas no solo; 4- chegada de sementes de uma matriz florestal adjacente via dispersores (Uhl *et al.* 1989).

Nesse processo de sucessão florestal, as formigas cortadeiras podem influenciar a estrutura da vegetação que se estabelece (Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brenner & Illes 2000, Farji-Brenner & Medina 2000, Farji-Brenner 2005) tanto por meio de sua herbivoria, quanto por sua atividade de remoção de sementes (Moutinho 1995, 1998, Vasconcelos & Cherrett 1998). O ataque das saúvas (*Atta* spp) em folhas, ramos e até mesmo casca das árvores, têm um efeito direto na produtividade primária da vegetação pela perda de biomassa (Buckley 1982, Majer 1989).

Os efeitos de *Atta* sobre a vegetação são mais expressivos nos estágios iniciais de sucessão, quando há maior disponibilidade de luz no ambiente e uma predominância de plantas dependentes deste recurso (plantas pioneiras) que investem mais em crescimento do que em defesas (Vasconcelos & Cherrett, 1997). Desta forma, de acordo com Perfecto e

Vandermeer, (1993) a abundância de ninhos varia com as características do habitat e segue sempre o mesmo padrão de aumento em função do aumento da perturbação florestal. Vasconcelos e Cherrett (1995) estimaram que a densidade de *Atta laevigatta*, *A. cephalotes* e *A. sexdens* pode ser até 30 vezes maior em floresta secundária quando comparada com floresta primária.

Em geral, as saúvas também requerem certa quantidade de luz em seus murundus (Weber 1972, Jaffé & Vilela 1989) e, portanto, ninhos estabelecidos em áreas abertas como clareiras dentro da floresta e em bordas desenvolvem-se melhor do que em locais sombreados (Vasconcelos *et al.* 2006).

Tendo em vista que a atividade das saúvas é mais intensa em habitats perturbados, que a composição da vegetação pode diferir entre murundus e chão da floresta adjacente devido à dispersão de propágulos por formigas, (Farji-Brenner & Silva 1995, Farji-Brenner & Margutti 1997) e que esta atividade que pode facilitar o aparecimento de espécies invasoras alterando o curso da sucessão vegetal (Jonkman 1978), o objetivo principal deste estudo foi investigar o papel das saúvas no ambiente florestal na recuperação da vegetação após evento de incêndio. Especificamente, foram testadas as seguintes hipóteses:

$H_1$ : A abundância de ninhos de saúva é maior em ambiente submetido a perturbações de incêndios florestais do que em ambiente intacto e aumenta em função da frequência de fogo.

$H_2$ : A remoção de sementes por saúvas é maior em ambiente sob regime de fogo do que em área sem fogo e aumenta em relação à proximidade da borda.

$H_3$ : As plântulas de árvores são mais afetadas pela herbivoria de saúvas em área sob perturbação de fogo do que em área de floresta sem esta perturbação e são mais atacadas próximo ao ambiente de borda.

## 2 - METODOLOGIA

### 2.1 - Inventário dos ninhos de saúva:

A fim de verificar se a abundância de colônias de saúvas aumenta em função da frequência do fogo (hipótese 1), foram realizados dois inventários dos ninhos de saúva existentes na área. O primeiro inventário foi realizado em fevereiro de 2005 e o segundo em julho de 2007.

No primeiro inventário, foram estabelecidas 31 transecções de banda, cada uma com um km de extensão e 40 m de largura (124 ha) utilizando-se trilhas já existentes na área. Todos os ninhos de saúva avistados dentro destas transecções foram registrados e mapeados e a espécie residente identificada. A identificação das espécies foi realizada por meio de coleta de alguns espécimes (operária máxima) das colônias e posterior identificação no Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau, CEPEC em Ilhéus, BA.

As colônias foram classificadas em ativa ou inativa (por abandono ou morte), introduzindo-se uma mangueira nos olheiros dos ninhos que foi assoprada nesses locais por cerca de 8-10 min. A resposta das formigas a este estímulo indicou a atividade da colônia. As colônias ativas como: 1- maduras, quando apresentaram o murundu completamente formado ( $\geq 15 \text{ m}^2$ ); 2- imaturas, com o murundu em formação (amontoados de terra em processo de fusão) e 3- incipientes, quando apresentavam amontoados de terra com olheiros.

O segundo inventário consistiu em checar a atividade ou inatividade de todas as colônias ativas mapeadas em 2005. Nesse mesmo inventário, foi registrada também a presença das novas colônias emergindo na área (área 1, veja Área de Estudo para mais detalhes).

## **2.2 - Experimentos:**

A fim de testar se a remoção/dispersão de sementes é maior em ambiente com presença de fogo (hipótese 2) e se a herbivoria de saúvas sobre plântulas é maior nesse ambiente (hipótese 3), foram realizados dois tipos de experimentos: a) 48 horas contínuas de observações (julho de 2006 e julho de 2007) e b) transecção de 500 m com pontos de amostragem a cada 10 m ao longo das parcelas estudadas (realizada em dezembro de 2007).

Nos dois tipos de experimentos, foram selecionadas duas parcelas de 50 ha cada (estabelecidas na área 1): 1) parcela sem fogo (A= controle) e 2) parcela submetida a fogo florestal rasteiro (C= parcela de fogo anual). (Ver fig. 3 em Área de estudo).

### **2.2.1 – Experimento de 48 horas de observações:**

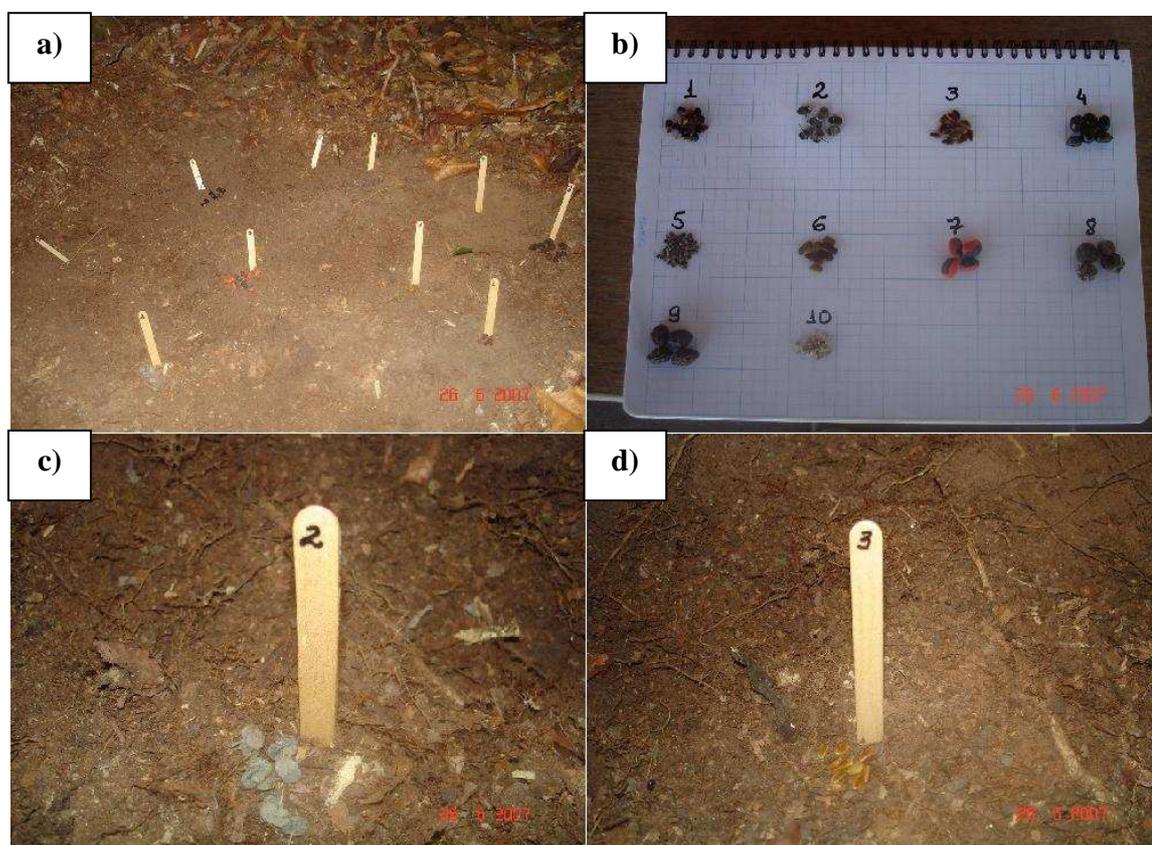
Em cada parcela, (A e C) foram estabelecidos seis pontos amostrais: três na borda e três no interior da floresta (500 m da borda). Em cada ponto amostral foram estabelecidas estações de sementes, para as observações de remoção e transplantes de mudas para as observações de herbivoria:

#### **a) Remoção/dispersão de sementes:**

Em cada ponto amostral foram estabelecidos três círculos (40 cm de diâmetro) no chão da floresta, contendo 10 espécies de sementes (fig. 3.1; tab. 3.1) aleatoriamente

distribuídas em pequenos montes. Cada monte continha 10 sementes e a identificação da espécie correspondente (escrita em palitos de picolé). Os círculos foram limpos de litter para facilitar a visualização e contagem das sementes deixadas ao longo do período de observações.

Neste experimento, as observações praticamente ininterruptas por um período de 48 horas, garantiram a identificação precisa das sementes removidas por saúvas ao invés de outras formigas ou pequenos roedores.



**Figura 3.1.** Visão geral de uma estação experimental de remoção de sementes por saúva, em floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** sementes depositadas no chão da floresta limpo de serrapilheira e **b)** em detalhe no papel em branco. **c-d)** duas espécies de sementes depositadas em um dos círculos de remoção.

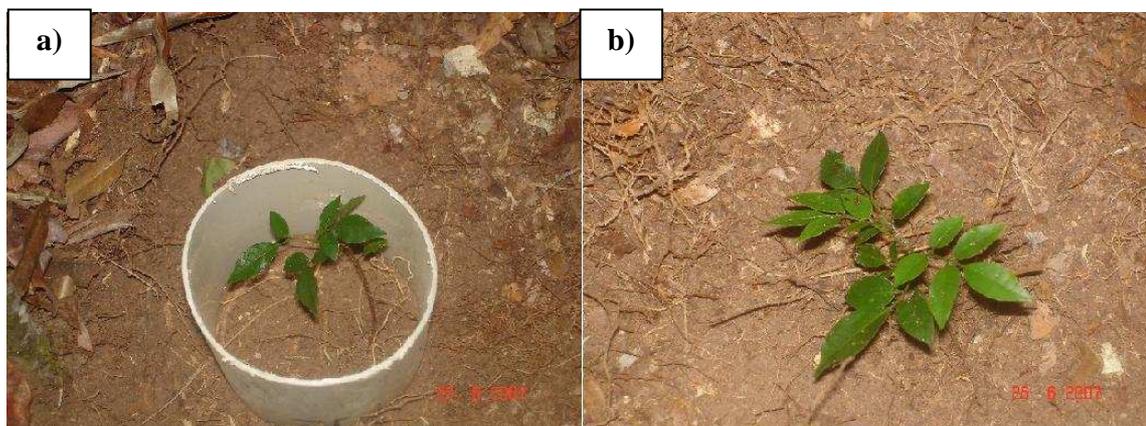
**Tabela 3.1.** Espécies de sementes utilizadas no experimento de remoção/dispersão de sementes por saúvas em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

<b>Espécies de semente</b>	<b>Peso (g)</b>
<i>Pera arborea mutis</i> (Euphorbiaceae)	0,042
<i>Schefflera morototonii</i> (Araliaceae)	0,047
<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Mimosaceae)	0,058
<i>Guatteria</i> sp. (Annonaceae)	0,183
<i>Solanum lycocarpum</i> (Solenaceae)	0,002
<i>Sclerolobium paniculatum</i> (Caesalpinoidae)	0,049
<i>Ormosia paraensis</i> (Fabaceae)	0,456
<i>Byrsomina aerugo</i> (Malpighiaceae)	0,495
<i>Terminalia amazonica</i> (Combretaceae)	0,509
<i>Brachiaria decumbens</i> (Poaceae)	0,002

**b) Herbivoria de plântulas:**

Em cada ponto amostral, foram transplantadas dez pares de plântula de *Protium* sp. (Burseraceae), a espécie mais comum na área de estudo. Cada par consistiu de uma planta protegida individualmente com tubo de PVC e outra planta sem esta proteção, totalizando 60 pares por parcela (30 na borda e 30 no interior). Fig. 3. 2

As plântulas foram observadas por 48 horas ininterruptamente e sua herbivoria por saúva registrada.



**Figura 3.2.** Experimento de herbivoria de plântulas por saúva em floresta de transição Amazônia-Cerrado. **a)** plântula protegida com tubo de PVC; **b)** plântula sem proteção.

### 2.2.2. Experimento de transecção:

Em dezembro de 2007, foi estabelecido um transecto horizontal de 500 m de comprimento em cada parcela (A e C) onde foram marcados pontos de amostragem a cada 10 m dos experimentos descritos a seguir:

#### a) Remoção/dispersão de sementes:

A cada ponto de amostragem, foi montada uma estação de observação de remoção de sementes. Cada estação consistiu de um círculo com o mesmo arranjo e dimensão como descrito no experimento de 48 horas. Como esse tipo de experimento é submetido ao tipo de semente disponível da época, foram incluídas algumas espécies não utilizadas no experimento anterior, bem como excluídas algumas, totalizando sete espécies (tab. 3.2).

As estações de observações foram montadas às 8 horas e checadas a cada 2 - 3 horas até as 18:30 – 19:00 período ainda possível de localização e contagem das sementes com a luz natural.

Neste experimento, considerou-se sementes removidas por saúva, somente aquelas que foram observadas sendo carregadas por essas formigas.

**Tabela 3.2.** Espécies de sementes utilizadas no experimento de remoção/dispersão de sementes por saúvas em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

<b>Espécies de semente</b>	<b>Peso (g)</b>
<i>Pera arborea mutis</i> (Euphorbiaceae)	0,042
<i>Schefflera morototonii</i> (Araliaceae)	0,047
<i>Solanum lycocarpum</i> (Solenaceae)	0,002
<i>Sclerolobium paniculatum</i> (Caesalpinioideae)	0,049
<i>Mabea</i> sp. (Euphorbiaceae)	0,09
<i>Copaifera langsdorffii</i> (Caesalpinioideae)	0,47
<i>Myrcia</i> sp. (Myrtaceae)	0,08

#### **b) Herbivoria de plântulas:**

A cada 10 m do transecto descrito acima, foi montada uma estação com galhos frescos simulando plântulas, de manga (*Mangifera indica*: Anacardiaceae) uma espécie exótica bastante aceita pelas saúvas e disponível na fazenda onde está localizada a área de estudo. Em cada estação, foram transplantadas três mudas (separadas por cerca de 50 cm) no chão da floresta. As mudas foram colocadas ao anoitecer e observadas até o seu descobrimento e começo da desfolha por saúvas. Ao amanhecer do dia seguinte, todas as mudas transplantadas foram vistoriadas nas duas parcelas (A: sem fogo e C: fogo anual).

### 3 - RESULTADOS

#### 3.1 - Abundância de ninhos e colônias ativas de saúva:

Como previsto pela hipótese 1, a abundância de ninhos de saúva foi maior na parcela submetida a perturbações do fogo florestal rasteiro do que na parcela controle (sem presença de fogo). No inventário feito em 2005, a parcela de fogo anual apresentou o maior número de ninhos com colônias ativas de saúva (122 colônias) quando comparada a parcela controle (71) e de fogo tri-anual (72) (Kruskal-Wallis= 9,913; df=2; p=0,007).

Analisando cada parcela individualmente, o número de colônias ativas excedeu o de inativas nas duas parcelas de fogo. Na parcela de fogo anual (C) foram registradas 122 ( $12,2 \pm 4,8$ ) colônias ativas e 31 colônias inativas ( $3,1 \pm 1,2$ ;  $T = -5.788$ ;  $p = 0,001$ ;  $n = 20$ ). Na parcela de fogo tri-anual (B) o número de colônias ativas foi 72 ( $6,54 \pm 2,7$ ) e de inativas, 22 ( $2,4 \pm 0,8$ ;  $T = -5.320$ ;  $p = 0,000$ ;  $n = 20$ ). E na parcela controle (A), essa diferença não foi significativa onde o número de Colônias ativas foi 71 ( $7,8 \pm 3,5$ ) e inativas 50 ( $5,5 \pm 2,1$ ;  $T = -1.667$ ;  $p = 0,115$ ;  $n = 18$ ).

As espécies de saúva encontradas na área de estudo foram: *Atta cephalotes*, *A. laevigata* e *A. sexdens*, sendo esta última a mais abundante, apresentando 210 colônias (79,2% de todas as colônias ativas do bloco de 150 ha).

O número de colônias ativas de *A. sexdens* foi significativamente maior na parcela de fogo anual (110 colônias;  $F = 7.591$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0,002$ ;  $n = 31$ ) quando comparada com o número de colônias registradas na parcela controle (65 colônias) e na parcela submetida a fogo tri-anual (35 colônias).

Aproximadamente 25% (52 colônias) das colônias de *A. sexdens* (registradas no inventário de 2005) estavam abandonadas na checagem realizada em julho de 2007. Nesse mesmo período, foram inventariadas 128 novas colônias desta espécie (tab. 3.3).

**Tabela 3.3.** Abundância de colônias ativas de *Atta sexdens* registradas nos anos 2005 e 2007, por parcela de 50 ha (A= sem fogo; B= fogo tri-anual; C= fogo anual) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

Colônias Parcela	Ativas			Abandonadas			Novas		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
2005	65	35	110						
2007	75	61	150	18	7	27	28	33	67

De um modo geral, a abundância de colônias de *A. sexdens* aumentou entre o inventário de 2005 e 2007, nas três parcelas estudadas (tab. 3.3). Também a análise de variância mostrou um efeito significativo da parcela onde os ninhos estavam estabelecidos (A= controle; B= fogo tri-anual; C= fogo anual)  $F= 13.975$ ;  $df= 2$ ;  $p= 0,000$ ;  $n= 19$ .

No entanto, o teste de Tukey revelou que apenas a parcela submetida a fogo anual (C) diferiu das demais (C-A:  $p= 0,007$  e C-B:  $p= 0,000$ ). A parcela controle (A) e de fogo tri-anual (B) não diferiram entre si ( $p= 0,500$ ) quanto ao número de novas colônias de *A. sexdens* inventariadas em 2007.

Como não houve diferenças entre as parcelas controle e de fogo tri-anual, parte da previsão da hipótese 1, de que o número de colônias ativas de saúva aumenta em função da frequência de fogo, não pode ser confirmada.

### 3.2 - Remoção/dispersão de sementes:

A parcela sem a presença de fogo (parcela A) apresentou uma porcentagem de remoção de sementes por saúvas, notavelmente maior nas bordas, do que no interior da floresta. A parcela submetida a fogo anual (parcela C) mostrou uma tendência oposta, apresentando maior remoção de sementes (em um período de 48 horas) no interior da floresta do que nas bordas (tab. 3.4).

Essa tendência, no entanto, não foi estatisticamente significativa, pois o número médio de sementes removidas no interior da parcela C ( $4,0 \pm 3,46$ ) não diferiu do número médio de sementes removidas na borda da mesma parcela ( $3,10 \pm 3,15$ ;  $T = 58,000$ ;  $p = 0,297$ ;  $n = 60$ ), sugerindo que a parcela sob regime de fogo já não apresenta as características estruturais da vegetação intacta.

Como previsto pela hipótese 2, a parcela controle (A) mostrou diferença entre a abundância de sementes removidas entre o ambiente de borda e o interior da floresta. As bordas desta parcela revelaram um maior número de sementes removidas por saúvas ( $4,3 \pm 2,73$ ) do que o interior ( $1,26 \pm 2,22$ ;  $T = 4,714$ ;  $p = 0,000$ ;  $n = 60$ ).

A análise de variância revelou um efeito significativo da parcela ( $F = 18,575$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,000$ ) e da espécie de semente ( $F = 4,480$ ;  $gl = 9$ ;  $p = 0,000$ ) na atividade de remoção pelas saúvas. O interior da parcela submetida a fogos periódicos revelou uma abundância expressivamente maior de sementes removidas ( $4,0 \pm 3,4$ ) em comparação com aquele registrado para a parcela controle ( $1,2 \pm 2,2$ ).

A espécie mais removida foi *Pera arborea mutis* (Euphorbiaceae). O peso médio apresentado pelas sementes desta espécie (0,042 g) explicou parte da variação no número de sementes removidas ( $r^2 = 0,339$ ;  $p = 0,000$ ).

**Tabela 3.4.** Remoção de dez espécies de sementes por saúvas, em parcela sem a presença de fogo (A) e submetida a fogo anual rasteiro (C). A remoção foi avaliada por 48 horas ininterruptas em três locais na borda e três no interior (500 m da borda) de cada parcela de floresta de transição Amazônia-Cerrado.

Espécie	Parcela	(%) Remoção		Parcela	(%) Remoção	
		Borda	Interior		Borda	Interior
1	A	93,3	66,7	C	60,0	93,3
2	A	40,0	0,0	C	43,3	33,3
3	A	26,7	6,7	C	33,3	36,7
4	A	56,7	3,3	C	26,7	36,7
5	A	46,7	30,0	C	40,0	56,7
6	A	23,3	3,3	C	26,7	36,7
7	A	3,3	0,0	C	6,7	10,0
8	A	33,3	3,3	C	10,0	23,3
9	A	60,0	3,3	C	30,0	33,3
10	A	46,7	10,0	C	33,3	40,0

Corroborando com os resultados do experimento de observação da remoção de sementes por saúva por 48 horas, a abundância de sementes removidas no experimento de transecção foi maior na parcela com tratamento de fogo ( $2,2 \pm 2,9$ ) do que na parcela controle ( $1,8 \pm 2,4$ ;  $F = 8.061$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0.005$ ). Também a espécie a que as sementes pertenciam, explicou parte da variação na remoção pelas formigas ( $F = 15.251$ ;  $gl = 7$ ;  $p = 0.001$ ).

A espécie mais removida pelas saúvas foi novamente Pereira (Kruskal-Wallis =  $174.592$ ;  $gl = 6$ ;  $p = 0,000$ ), tendo o peso apresentado um efeito positivo sobre a remoção de

sementes tanto na parcela controle quanto na parcela sob regime de fogo ( $r^2 = 0,297$ ;  $p = 0,000$ ).

### 3.3 - Herbivoria de plântulas:

As plântulas de *Protium* sp. não apresentaram desfolha total nem marcas expressivas de herbivoria por saúvas, embora algumas mudas tenham sofrido cortes de folhas inteiras (por meio do pecíolo). Enquanto mais de duas folhas ( $2,1 \pm 3,3$ ) foram arrancadas por planta transplantada na parcela sob regime de fogo, aproximadamente uma ( $0,8 \pm 1,5$ ) foi registrada na parcela controle ( $T = -3.829$ ;  $p = 0,000$ ;  $n = 240$ ).

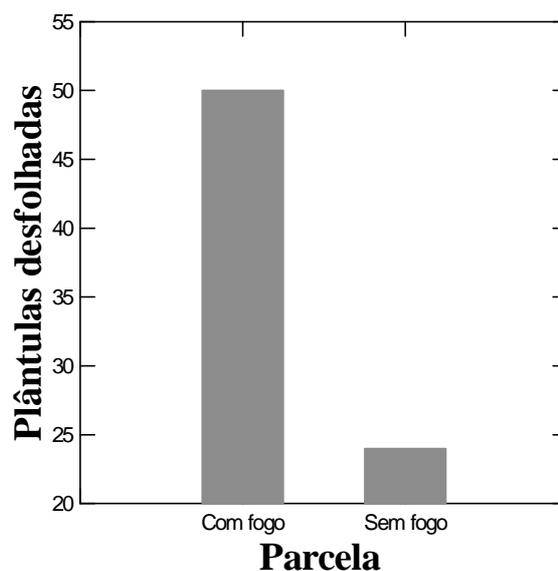
A análise de variância revelou um efeito significativo da perturbação de fogo ( $F = 14.983$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,000$ ) e do local (interior da floresta distante 500 m da borda) de estabelecimento da plântula ( $F = 5.257$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,023$ ). A proteção de cano de PVC não mostrou diferença na abundância de folhas arrancadas ( $F = 1.975$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,161$ ).

Como previsto pela hipótese 3, quando comparou-se a parcela controle (sem fogo) com a parcela sob regime anual de fogo, a abundância de folhas faltando por plântula transplantada de *Protium* sp, foi maior nesta última parcela. No entanto, houve maior abundância de folhas arrancadas nas plântulas estabelecidas no interior da floresta (500 m da borda) ao contrário do previsto também por parte da hipótese 3.

Esse registro deve-se ao maior número de folhas arrancadas por saúva, em plântulas estabelecidas no interior da parcela sob regime de fogo ( $2,9 \pm 4,2$ ) em comparação com a borda desta mesma parcela ( $1,3 \pm 1,9$ ;  $T = -2,507$ ;  $p = 0,014$ ;  $n = 120$ ). Na parcela controle, não houve diferença significativa entre o local de borda ( $0,81 \pm 1,61$ ) e interior ( $0,85 \pm 1,59$ ;  $T = -0,0114$ ;  $p = 0,909$ ;  $n = 120$ ).

Ao contrário das plântulas de *Protium* sp. as mudas transplantadas de *Mangifera indica* foram bastante atacadas pelas saúvas, principalmente na parcela sob ação do fogo, onde aproximadamente 76% (50 indivíduos) foram completamente desfolhados. Na parcela controle, essa porcentagem praticamente caiu pela metade, sendo registrada apenas 37% (24 plântulas).

Esse resultado, confirmado pela análise de variância, mais uma vez corrobora a hipótese (3) de que a herbivoria por saúvas é mais intensa na parcela sob perturbação periódica de fogo florestal rasteiro quando comparada a parcela controle (sem essa perturbação). A abundância média de plântulas desfolhadas na parcela de fogo foi  $0,7 \pm 0,4$  e na parcela sem regime de fogo  $0,3 \pm 0,4$  ( $T = -4,834$ ;  $p = 0,000$ ;  $n = 131$ ; fig. 3.3).



**Figura 3.3.** Abundância de plântulas completamente desfolhadas por saúva em uma parcela submetida à ação do fogo (anual) e outra sem regime de fogo em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

A maior abundância de colônias ativas de saúva na parcela de fogo influenciou tanto o número plantas desfolhadas, quando o número de sementes removidas nesse ambiente (Mann-Whitney= 90410.000; df=1; p=0,000).

#### **4 - DISCUSSÃO:**

##### **4.1 - Abundância de ninhos:**

Como previsto na hipótese 1, o número de ninhos de saúva foi maior na parcela sob o regime de incêndios anuais para todas as espécies, especialmente para a espécie mais abundante (*A. sexdens*). No entanto, mesmo tendo ocorrido maior abundância de colônias ativas na parcela de fogo anual, não foi registrado aumento em função do aumento da frequência de fogo (fogo anual e fogo tri-anual).

Esse resultado sugere que talvez a intensidade e não a frequência do fogo seja mais importante em determinar a abundância de colônias nessa área. Embora a ocorrência de fogo (natural ou antrópico) seja um importante agente modificador da estrutura da paisagem, seus efeitos dependem de diversos fatores que caracterizam o ambiente. O tamanho da área queimada, por exemplo, (neste estudo, determinado pelo espalhamento do fogo rasteiro dentro de cada parcela) é um dos fatores influentes no efeito do fogo sobre as populações afetadas (Morais & Benson 1988, Franceschinelli & Bawa, 2005).

O fogo pode estar atuando não apenas no sentido de aumentar o número de colônias ativa (como previsto por esse estudo), mas também na diminuição ou eliminação de recursos utilizados pelas saúvas, que podem conduzir a uma migração de colônias de uma parcela a outra. Seria necessário um estudo em longo prazo para determinar esse comportamento.

Até o momento, o que se pode afirmar é que as saúvas estão resistindo bem aos incêndios recorrentes ocorridos na área de estudo, provavelmente devido à estrutura subterrânea de seus ninhos (veja capítulo 2 para mais detalhes) e principalmente pelas modificações estruturais do habitat, causadas pelo fogo. Tais modificações estruturais incluem, entre outros fatores, maior abertura de dossel ou sub-bosque (naturalmente já menos denso que as florestas típicas amazônicas) e conseqüente maior penetração de luz solar no ambiente, o que por sua vez, permite maior proliferação de plantas pioneiras, recurso alimentar das saúvas. Além disso, a maior disponibilidade de luz na parcela estruturalmente modificada pelo fogo, pode ainda beneficiar o surgimento de novos ninhos de saúva, devido ao requerimento deste recurso sobre os murundus de seus ninhos.

Como bem documentado, há sempre um aumento das colônias de saúvas em áreas perturbadas (Fowler 1983, Jaffé & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett 1995, 1998, Vasconcelos *et al.* 2006, Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007). Em agrossistemas, por exemplo, as saúvas ao contrário de outras pragas, praticamente não experimentam diminuição natural em suas populações e atacam árvores de todas as idades e em todas as épocas do ano (Anjos *et al.* 1993). A espécie *Atta laevigata* (a segunda espécie mais abundante neste estudo) juntamente com *A. sexdens* que é uma das principais pragas de plantações e é favorecida pela conversão da floresta primária em habitats mais simples (Vasconcelos & Cherrett 1998).

De fato, diversos estudos já mostraram que perturbações em grande escala na vegetação natural, favorecem o aumento das populações de *Atta* spp. (Fowler 1983, Jaffé & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett 1995, Vasconcelos *et al.* 2006). Também nesse estudo, a abundância de ninhos ativos aumentou na parcela submetida anualmente a fogo florestal rasteiro.

Desta forma, pode-se inferir que quanto maior o número de colônias, maior é o número de formigas em atividades na área. Atividades como herbivoria de plântulas e predação de sementes implicam em barreiras eficazes à recuperação florestal, como já demonstrado em diversos estudos dos impactos negativos sobre os processos de regeneração florestal na Amazônia (Nepstad *et al.* 1996, 1998, Moutinho 1998, Vasconcelos & Cherrett 1997).

A alta abundância de ninhos registrada nesse estudo aponta para um comprometimento direto na germinação de sementes, estabelecimento e crescimento de plântulas e conseqüentemente, para retardos ou prejuízos para a comunidade de plantas recuperando-se do fogo, principalmente na retomada das espécies nativas da região.

#### **4.2 - Remoção de sementes:**

No experimento de 48 horas de observações, a hipótese (2) de que o número de sementes removidas é maior na parcela sob regime de fogo foi contemplada somente em parte, pois o número de sementes removidas não mostrou diferença entre as parcelas (com fogo e sem fogo= controle), mas sim entre borda e o interior da parcela controle.

A parcela submetida a fogo anual não revelou diferenças entre borda e interior, sugerindo que o fogo já modificou estruturalmente esse ambiente. Esse dado de fato se reflete no resultado do segundo experimento (de transecção) onde o número de sementes removidas foi maior na parcela de fogo do que na parcela controle (sem fogo).

Alguns estudos têm enfatizado a importância das formigas como dispersores secundários de sementes não mirmecocórias (Levey & Byrne 1993, Kaspari 1993, 1996) mostrando que elas podem alterar a deposição de sementes produzida pelos dispersores

primários influenciando o sucesso reprodutivo das plantas e a estrutura espacial de suas populações.

Nesse contexto, as saúvas, classicamente conhecidas como pragas, também são consideradas como promovedoras de germinação de sementes de diversas espécies florestais (FRaij-Brenner & Silva 1995, Oliveira *et al.* 1995, Pizzo & Oliveira 1998, Leal & Oliveira 2000). Principalmente devido à característica peculiar das formigas (já que outros animais dispersores também podem diminuir a competição intra-específica embaixo da planta-mãe) que é a de descarregar sementes no solo rico em nutriente dos formigueiros.

Além disso, as saúvas podem atuar como predadoras de frutos (polpa) e aumentar ou acelerar as chances de germinação de sementes. Nesse estudo, embora não quantificado, observei por diversas vezes, a limpeza de sementes maiores por saúvas e de carregamento de pequenos pedaços da polpa para seus ninhos. Essa atividade segundo alguns autores (ex: Farji-Brenner & Silva 1995, Oliveira *et al.* 1995) pode aumentar as taxas de germinação de sementes e diminuir o ataque de fungos patogênicos, provavelmente devido à ação fungicida e bactericida da glândula metapleurial de Formicidae (Farji-Brenner & Silva 1995).

Embora as saúvas possam remover sementes e atuar como importantes dispersores secundários, sementes removidas por elas não necessariamente significam sementes dispersadas. Principalmente porque as sementes removidas pelas saúvas podem tornam-se inviáveis para a germinação por pelo menos dois motivos principais: (1) consumo ou (2) descarte em profundidade do solo, impedindo os processos de estabelecimento. Escavações de um formigueiros de *A. sexdens* (Nepstad *et al.* 1998) por exemplo, revelaram sementes viáveis de algumas espécie de plantas, enterradas a profundidades de 0,5 m.

Desta forma, as saúvas, junto com outros predadores de sementes, podem atuar na redução das espécies que poderiam estar disponíveis no banco de sementes do ambiente de floresta recuperando-se do fogo. Mesmo que as sementes perdidas (dispersadas) no solo sob influência dos ninhos possam germinar, isso não seria um benefício apenas para as plantas nativas, plantas exóticas também podem crescer no microsite favorável criado pelos ninhos.

Além disso, uma semente que consegue escapar da predação, precisa ainda sobreviver ao estágio de plântula, quando a herbivoria por saúvas (junto a outros fatores bióticos e abióticos) é mais intensa e decisiva para o sucesso de colonização das populações vegetais.

#### **4.3 - Herbivoria:**

Como previsto na hipótese 3, as mudas de manga foram mais desfolhadas pelas saúvas na parcela submetida a ação do fogo (hipótese 3) onde foi constatado o dobro do número de plântulas atacadas em relação à parcela sem fogo.

Em contraste, nenhuma plântula de *Protium* sp. foi totalmente desfolhada por *Atta* spp, sugerindo que esta espécie de planta não é palatável para as saúvas. Algumas mudas sofreram cortes de folhas e o número de plântula com folhas cortadas também foi significativamente maior na parcela de fogo.

O número de plantas cortadas na borda e no interior não diferiu na parcela sem fogo. Na parcela de fogo anual, houve uma leve tendência de aumento no número de plantas cortadas no interior, mostrando mais uma vez a descaracterização da floresta desta parcela, devido provavelmente aos efeitos do fogo ao qual é anualmente submetida.

Os resultados deste estudo confirmam que a herbivoria de saúvas de fato pode influenciar a dinâmica e a composição das comunidades de plantas (Farji-Brenner & Silva 1995, Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brenner & Illes 2000, Farji-Brenner & Medina 2000, Farji-Brenner 2005) principalmente no início da sucessão florestal (Perfecto & Vandermeer 1993, Vasconcelos & Cherrett 1995). Também o aumento da herbivoria registrada na parcela sob incêndios periódicos aponta um possível aumento na mortalidade das plântulas de árvores neste ambiente, concordando com outros estudos (Buckley 1982, Majer 1989).

Embora a capacidade de suporte das plântulas à desfolha varie de acordo com a espécie (algumas são mais resistentes, outras não resistem a ataques repetidos nas primeiras semanas após a germinação) à desfolha total, como observado na grande maioria das mudas de *Mangifera indica* na parcela de fogo, pode levar a altas taxas de mortalidade. Principalmente se consideramos o fato de que a sobrevivência das mudas à herbivoria é dependente da disponibilidade de determinados recursos como nutrientes e carboidratos para reposição de perdas da fitomassa.

Além disso, ao limitar o estabelecimento de novas árvores, as saúvas podem favorecer indiretamente a permanência de gramíneas e arbustos. Um dos resultados mais importantes no estudo de Vasconcelos e Cherrett (1998) sobre os efeitos da herbivoria de saúvas na regeneração florestal na Amazônia foi a constatação de que a espécie *A. laevigatta* retardou este processo. Ao atacar certas espécies de plantas com maior frequência do que outras, esta espécie de saúva também afetou a composição das espécies da comunidade de plantas estudadas.

Com base nos resultados obtidos no presente estudo, pode-se concluir que as saúvas, presentes em altas densidades na floresta de transição estudada, ao transportar

sementes para seus ninhos além de inviabilizar o sucesso de germinação de determinadas espécies, podem ainda afetar o recrutamento de plântulas.

Além disso, sua atuação como herbívoro importante na região neotropical, pode comprometer o sucesso reprodutivo e conseqüentemente a composição das comunidades de plantas da floresta de transição Amazônia-Cerrado, recuperando-se do fogo.

## CONCLUSÕES

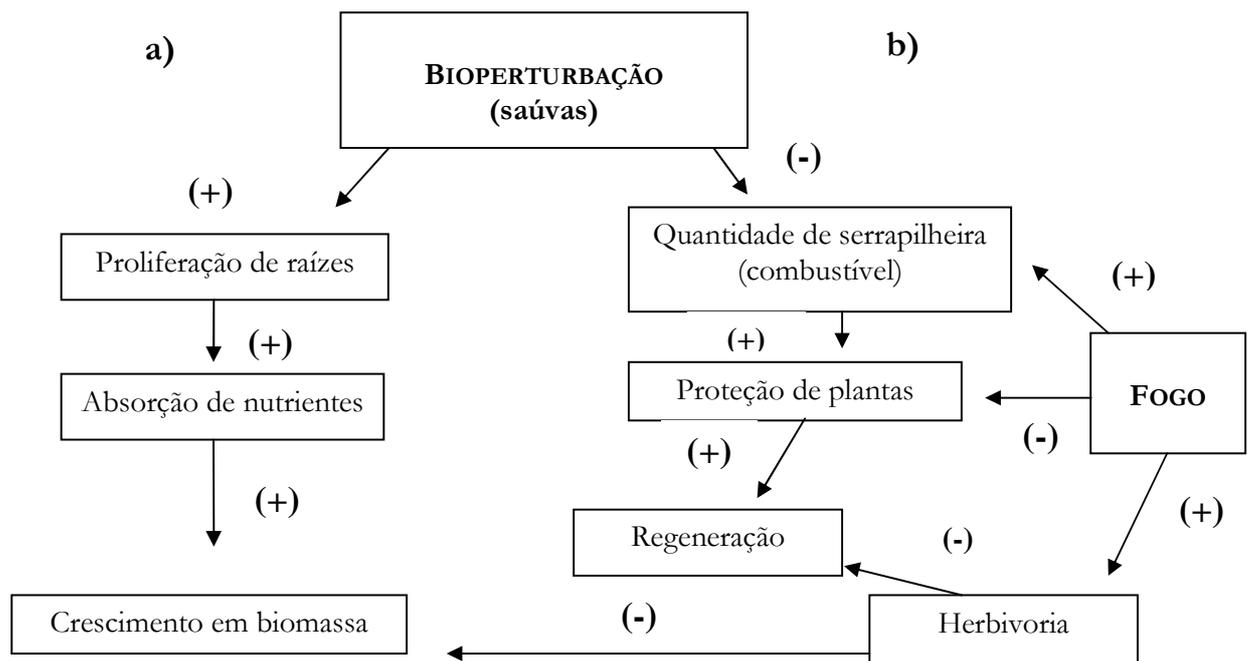
A bioperturbação das saúvas pode ser avaliada como um impacto positivo no ambiente, pois através de sua ação, as saúvas modificam o solo promovendo diversas alterações físicas e químicas nos locais onde estabelecem seus ninhos. Essas alterações normalmente são acompanhadas por respostas da vegetação, como a proliferação de raízes nas câmaras destinadas aos dejetos da colônia, ricas em matéria orgânica.

Neste estudo, as respostas da vegetação aos nutrientes estocados nos ninhos de *Atta cephalotes* tanto com o aumento da concentração foliar de Fósforo, quanto pelo maior crescimento do caule mostrado pelas plantas das duas espécies mais comuns na área de estudo estabelecidas próximas aos ninhos, demonstram de fato que esses ninhos podem promover benefícios às populações de plantas adultas que conseguem sobreviver à pressão da herbivoria destas formigas.

Também a proteção dos ninhos contra a ação do fogo, conferido à vegetação próxima, como conseqüência direta da falta de material combustível sobre os murundus e acúmulo de terra removida da escavação das saúvas, pode ser avaliada como um efeito positivo dessas formigas no ambiente onde abundam especialmente nas bordas, freqüentemente reconhecidas como locais bastante ameaçados pelos incêndios florestais na região amazônica.

Estes efeitos positivos das saúvas sob a vegetação são contrabalanceados pelos seus efeitos negativos como perda de área foliar disponível para a fotossíntese, entre outros, já que as saúvas são consideradas os herbívoros mais eficazes da região neotropical (e por isso seus efeitos deletérios sobre as plantas, especialmente plântulas, não devem ser subestimados). O diagrama à seguir, ilustra uma projeção, baseada neste e em outros estudos, de como as

saúvas poderão agir em ambiente naturais (não perturbados) (a) e ambiente sob regime de fogos periódicos (b):



**Figura 4.** Efeitos positivos (+) ou negativos (-) da bioperturbação das saúvas na nutrição e crescimento da vegetação em ambiente natural (a) e sob regime de fogo (b) em floresta de transição Amazônia-Cerrado.

De fato, o papel das saúvas em um ecossistema deve ser avaliado por meio de um balanço entre seus efeitos (positivos ou negativos). Contudo este balanço está intimamente relacionado a uma rede intrincada de fatores, dentre eles um de extrema importância, é a densidade de colônias no ambiente. Nesse estudo, foi constatado que a densidade de colônias ativas foi superior no ambiente “hostil” das bordas em relação ao interior da floresta de transição, que por sua vez, naturalmente já apresentou uma densidade maior (2,5 ninhos/ha) em comparação as florestas primárias da região amazônica (0,05 ninhos/ha; Jaffé & Vilela 1989).

A floresta de transição estudada está experimentando mudanças estruturais e na composição de sua vegetação, por meio dos incêndios periódicos recorrentes. Desta forma, o que acontecerá em longo prazo deve ser marcado por uma proliferação de ninhos de saúva, especialmente *Atta sexdens*, a espécie mais abundante na área, o que seguramente retardará ainda mais os processos de regeneração da vegetação nativa deste bioma. Esse aumento no número de ninhos provavelmente acompanhará a nova cobertura vegetal, que mesmo sendo dominada por espécies invasoras, em algum momento será suficiente para cobrir o solo e permitir condições microclimáticas mais estáveis.

Neste estágio de sucessão, os ninhos de saúva que conseguiram estabelecer-se e amadurecer provavelmente permanecerão no ambiente por muitos anos e permitirão que suas colônias exerçam os efeitos positivos na nutrição e crescimento da vegetação, como constatado nesse estudo. Com o avanço da vegetação e maior cobertura do dossel, os ninhos normalmente ficam restritos as bordas e as clareiras naturais e portanto não alcançam uma incidência tão elevada em comparação ao ambiente anterior, sob pressão de fogo. Se estas previsões se confirmarem, com o avanço da floresta recuperando-se do fogo, os ninhos

maduros começarão a diminuir suas atividades e suas colônias tenderão a desaparecer localmente por migração ou morte. É nesta fase, de acordo com a literatura, que os ninhos normalmente tornar-se-ão importantes na nutrição e no crescimento da vegetação, como demonstrado no presente estudo.

Em suma, os ninhos de saúva agem como locais de aceleração do crescimento de plantas quando a floresta está madura ou em um estágio avançado de sucessão. Em ambientes perturbados, as saúvas proliferam-se e representam uma das principais barreiras ao avanço natural do bioma. Desta forma, se a exploração dos recursos naturais for realizada de forma sustentável, as populações de saúvas provavelmente não serão um problema na floresta de transição Amazônia-Cerrado nem em outros ecossistemas neotropicais.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRIL, A., and H. BUCHER 2004. Nutrition source of the fungus cultured by leaf-cutting ants. *Appl Soil Ecology* 26: 243-247.
- L. SOLORZANO, and D. NAPSTAD 2004. Modeling forest understory fires in an eastern Amazonian landscape. *Ecology Application* 14(4): 139-149.
- ALENCAR, A., D. NEPSTAD, and M. C. V. DIAZ 2006. Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and Non-ENSO years: Areas Burned and Communitied Carbon Emissions. *Earth Interactions* 10: 1-17.
- ALVARADO, A., C. BERISH, and F. PERALTA 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) Influence on the morfology of andepts in Costa Rica. *Soil Science Society American Jornal* 45: 790-794.
- ANJOS, N., D. D. O. MOREIRA, and T. M. C. DELLA-LUCIA 1993. Manejo integrado de formigas cortadeiras em reflorestamentos. In M. T. C. DELLA LUCIA (Ed.). *As formigas cortadeiras.*, pp. 212-241. UFV, Viçosa.
- AUTUORI, M. 1947. Contribuição para o conhecimento da saúva. *Arquivos do Instituto de Biologia* 18: 39-70.
- AZEVEDO-RAMOS, C., and P. MOUTINHO 1994. Amphisbaenians (Reptilia: amphisbaenidae) in nest of *Atta sexdens* in eastern Amazonia. *Brazil Entomol. News* 18: 3-4.
- BALCH, J. K., D. NEPSTAD, P. M. BRANDO, L. M. CURRAN, O. PORTELA, O. DE CARVALHO JR., and P. LEFEBVRE 2008. Negative fire feedback in a transitional forest of southeastern Amazonia. *Global Change Biology* 14: 2276-2287.
- BARBOSA, R. I., and P. FEARNSTIDE 1999. Incêndios na Amazônia brasileira: Estimativa da emissão de gases do efeito estufa pela queima de diferentes ecossistemas de Roraima na passagem do evento do "El Niño" (1997/1998). *Acta Amazônica* 29: 513-534.
- BARBOSA, V. S., I. R. LEAL, L. IANNUZZI, and J. ALMEIDA-CORTEZ 2005. Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomological*. 34: 1-11.
- BARLOW, J. and C. A. PERES 2003. Fogo rasteiro, nova ameaça na Amazônia. *Ciência Hoje* 34(199): 24-29.
- BATMANIA, G. J., and M. HARIDASAN 1985. Primary production and accumulation of nutrients by the ground layer community of cerrado vegetation of central Brazil. *Plant Soil* 88: 437-440.

- BENSON, W. W., and A. Y. HARADA 1988. Local Diversity of Tropical Ant Faunas (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Amazônica* 18(3-4): 275-289.
- BLATE, G. M. 2005. Modest trade-offs between timber management and fire susceptibility of a Bolivian semi-deciduous forest. *Ecological Applications* 15: 1649-1663.
- BOULTON, A. M., and K. D. AMBERMAN 2006. How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. *Biodiversity and Conservation* 15: 69-82.
- BROW Jr., W. 2000. Diversity of ants. In D. AGOSTI, J. MAJER, L. E. ALONSO and T. R. SCHULTZ (Eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, pp. 45-79. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- BUCHER, E. 1982. Chaco and Caatinga-South American arid savannas, woodlands and tickets. In B. HUNTLEY and B. WALKER (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*, pp. 48-79. Springer-Verlag, Berlin.
- BUCKLEY, R. 1982. *Ant-plant interactions in Australia. The Hange*. Dr. W. Junk Publisher.
- CARVALHO, K. S., and H. L. VASCONCELOS 1998. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91(2-3): 151-157.
- CHERRETTI, J. M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae). 1. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal Animal Ecology* 37: 387-403.
- 1983. Resource conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. In S. L. SUTTON, T. C. WHITMORE and A. C. CHADWICH (Eds.). *Tropical rain forest. Ecology and management.*, pp. 253-263. Oxford, Blackwell.
- 1986. History of the leaf-cutting ant problem. In C. S. LOFGREN and V. M. R.K. (Eds.). *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management.*, pp. 10-17. Boulder: Westview Press.
- 1989. Leaf-cutting ants, biogeographical studies. In H. LIETH and M. WERGER (Eds.). *Ecosystem of the World 14 b, Tropical Rain Forest Ecosystem*, pp. 473-488. Elsevier, New York.
- COCHRANE, M. A., A. ALENCAR, M. D. SCHULZE, C. M. SOUZA, D. NEPSTAD, P. LEFEBVRE, and E. A. DAVIDSON 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* 284: 1832-1835.
- and M. D. SCHULZE 1999. Fire as recurrent event in tropical forest of the eastern Amazon: effects on structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31: 2-16.

- and W. F. LAURENCE 2002. Fire as large-scale edge effect in Amazonian forest. *Journal Tropical Ecology* 18: 311-325.
- COSTA, A. N., H. L. VASCONCELOS, F. H. M. VIEIRA-NETO, and E. M. BRUNA 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science* 19: 849-854.
- COUTINHO, L. M. 1978. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. I- A temperatura do solo durante as queimadas. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 93-96.
- 1982. Aspectos Ecológicos do fogo no cerrado. Os murundus de terra, as características psamofíticas das espécie de sua vegetação e sua invasão pelo capim gordura. *Revista Brasileira de Biologia*(42): 147-153.
- 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In J. G. GOLDAMMER (Ed.). *Fire in the Tropical Biota - Ecosystem Processes and Global Challenges.*, pp. 82-105. Springer-Verlag, Berlin.
- CURRAN, L. M., I. CANIAGO, G. D. PAOLI, D. ASTIANTI, M. KUSNETI, M. LEIGHTON, and C. E. NIRARITA 1999. Impact El Nino and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science* 286: 2184-2188.
- DAVIDSON, E. A., C. J. R. CARVALHO, I. C. VIEIRA, R. FIGUEIRODE, P. MOUTINHO, F. Y. ISHILDA, J. B. GUERREIROS, K. A. B. KALIF, and R. T. SABÁ 2004. Nutrient limitation of biomass growth in a tropical secondary forest: early results of nitrogen and phosphorus amendment experiment. *Ecology Application* 14: S150-S156.
- DELLA LUCIA, T. M. C. 1993. *As Formigas Cortadeiras*. UFV, Viçosa.
- 2003. Hormigas de importancia económica em la región Neotropical. In F. FERNANDÉZ (Ed). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical.*,pp. 337-349, Bogotá, Colombia.
- DIAS FILHO, M. B. 1998. Pastagens cultivadas na Amazônia oriental brasileira: processos e causas de degradação e estratégias de recuperação. In L. E. DIAS and J. W. V. MELLO (Eds.). *Recuperação de áreas degradadas.*, pp. 135-147. UFV/SOBRAGE, Viçosa.
- DIEHL-FLEIG, E. 1995. *Formigas: organização social e ecologia comportamental*. UNISINOS, São Leopoldo.
- DRECHSEL, P., and W. ZECH 1993. Mineral nutrition of tropical trees. In L. PANCEL (Ed.). *Tropical Forestry Handbook.*, pp. 515-567. Springer-Verlag, Berlin.

- FARJI-BRENNER, A. G., and J. SILVA 1995. Leaf Cutting ants and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27: 250-253.
- and L. MARGUTTI 1997. Patterns of plant species in relation to *Acromyrmex lobicornis* nest-mounds on roadside vegetation in Northwest Patagonia. *Journal Ecology and Environment Science* 23: 37-47.
- 2000. Leaf-cutting ant nest in temperate environments: mounds, mound damage and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Stud. Neotropical Fauna & Environment* 35: 131-138.
- and A. ILLES 2000. Do leaf-cutting ant nest make "bottom-up" in neotropical rain forest? : a critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219-227.
- and C. MEDINA 2000. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nest of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. *Biotropica* 32(1): 120-126.
- 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forest than in old-growth tropical forest? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169-170.
- 2004. Influence of nest of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 15: 823-830.
- 2005. The effect of abandoned leaf-cutting ant nest on plant assemblage composition in a tropical rainforest of Costa Rica. *Écoscience* 12(4): 554-560.
- FITTKAU, E. J., and H. KLINGE 1973. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5(1): 2-14.
- FOLGARAIT, P. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- FORTI, L. C., S. SILVEIRA NETO, and V. PEREIRA DA SILVA 1984. Atividade forrageira de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1980 (Hymenoptera: Formicidae). Fluxo e velocidade dos indivíduos na trilha, caracterização dos indivíduos forrageiros e duração e número de jornadas de coleta de vegetais. *Revista Brasileira de Entomologia* 28(3): 671-675.
- FOWLER, H. G and S. W. ROBINSON 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol Entomol* 4: 239-247.
- 1983. Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Formicidae: Attini). *Stud. Neotropical Fauna & Environment* 18: 121-138.
- V. PEREIRA DA SILVA, L. C. FORTI, and N. B. SAES 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In C. S. LOFGREN and R. K. VANDER MEER

- (Eds.). Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management., pp. 123-145. Westview Press, Boulder, Colorado.
- and M. I. PAGANI, A. O. SILVA, L. C. FORTI, V. P. SILVA, and H. L. VASCONCELOS. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of Neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management* 13: 671-675.
- J. V. E. BERNARDI, and L. F. T. DI ROMAGNANO 1990. Community structure and *Solesnopsis imvicta* in São Paulo. In R. K. VANDER MEER, K. JAFFE and A. CEDENO (Eds.). *Applied Myrmecology: A World Perspective.*, pp. 199-207. Westview Press, Bolder. Colorado.
- L. C. FORTI, C. R. F. BRANDÃO, J. H. C. DELABIE, and H. L. VASCONCELOS 1991. Ecologia Nutricional de Formigas. . In A. R. PANIZZI and J. R. P. PARRA (Eds.). *Ecologia Nutricional de Insetos e suas Implicações no Manejo de Pragas.*, pp. 131-209. Editora Manole Ltda. (Co-edição: CNPQ).
- and J. LOUZADA 1996. Refuse Production in Leaf-Cutting Ants (Hymenoptera: Formicidae) and its Relationship with Leaf Harvest. *Biological Rhythm Research* 27(2): 148-152.
- FRANCESCHINELLI, E. B., and K. S. BAWA 2005. The post- fire effect on the outcrossing rate of Brazilian savannah shrub, *Helicteres sacarolha* A. St.-Hill. *Revista Brasileira de Botânica* 28(1): 163-170.
- FRIESE, C. F., and M. F. ALLEN 1993. The interaction of harvester ants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in patchy semi-arid environment: the effects of mound structure on fungal dispersion and establishment. *Func. Ecol.* 7: 13-20.
- GARRETTSON, M., J. STETZEL, B. HALPERN, J. HEARN, B. LUCEY, and M. McKONE 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rica rain forest. *Jornal of Tropical Ecology* 14: 17-26.
- GOEDERT, W. J. 1983. Management of the Cerrado Soils of Brazil - a Review. *Jornal of Soil Science* 34(3): 405-428.
- GOLDAMMER, J. G. 1999. Forest on fire. *Science* 284: 1782-1783.
- GONÇALVES, C. R. 1967. As formigas cortadeiras da Amazônia dos gêneros *Atta* Fabr. e *Acromyrex* mayr. *Atas Simp. Biota Amazônica Zool.* 5: 181-202.
- GOTWALD, W. H. 1995. *Army ants: the biology of social predation.* Cornell University Press, Ithaca and London.

- GRANT, C. A., D. N. FLATEN, D. J. TOMASIEWICZ, and S. C. SHEPPARD 2001. A importância do fósforo no desenvolvimento inicial da planta. . *Informações Agronômicas*. 95: 1-5.
- HAINES, B. L. 1975. Impact leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In F. GOLEY and C. MEDINA (Eds.). *Tropical ecological systems, trends in terrestrial and aquatic research.*, pp. 99-111. Springer-Verlag, New York.
- 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10: 270-277.
- 1983. Leaf-cutting ants bleed mineral elements out of rainforest in southern Venezuela. *Tropical Ecology* 24: 85-93.
- HAUGAASEN, T., J. BARLOW, and C. A. PERES 2003. Surface wildfires in Central Amazonia: short-term impact on the forest structure and carbon loss. *Forest Ecology and Management*. 179: 321-331.
- HOLLOBLER, B., and E. O. WILSON 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HORVITZ, C. C., and W. SCHMESKE 1986. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia* 92: 288-290.
- HUGHES, L., and M. WESTOBY 1990. Removal Rates of Seeds Adapted for Dispersal by Ants. *Ecology* 7(1): 138-148.
- HUXLEY, C. R. 1978. The ant-plants *Myrmecodia* and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytologist* 80: 231-268.
- INPE 2004. *Monitoring of the Brazilian Amazon Forest by Satellite: 1999-2004*. Instituto Brasileiro de Pesquisas Espaciais (INPE). INPE.
- JAFFÉ, K., and E. VILELA 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica* 21: 234-236.
- JANZEN, D. H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak, Indonesia: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6: 237-259.
- JONES, C. G., J. H. LAWTON, and M. SHACHAK 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- JONKMAN, J. C. M. 1978. Nest of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Z Angewandte Entomologie* 86: 25-34.

- JUKUBCZYK, H., Z. CZERWINSKI, and J. PETAL 1972. Ants as agents of the soil habitat changes. *Ekologia Polska* 16: 153-161.
- KAPOS, V. 1999. Effects of isolation on the waster status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- KASPARI, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. *Oecologia* 95: 81-99.
- 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- S. O'DONNELL, and J. KERCHER 2000. Energy, density and constraints to species richness: Studies of ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155: 280-293.
- LARCHER, W. 2006. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima Editora, São Carlos.
- LAVELLE, P., D. BIGNELL, M. LEPAGE, V. WOLTERS, P. ROGER, P. INESON, O. W. HEAL, and S. DHILLION 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159-193.
- LEVEY, J., and M. M. BYRNE 1993. Complex Ant-Plant interactions: Rain Forest Ant as Secondary Dispersers and Post-Dispersal Seed Predators. *Ecology* 74(6): 1802-1812.
- LEWIS, T. G., V. POLLARD, and C. G. DIBLEY 1974. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology* 43(1): 129-141.
- LUGO, A. E., E. G. FARNWORTH, D. POOLE, P. JEREZ, and G. KAUFMAN 1973. The impact of the leaf cutter and *Atta colombica* in the energy flow of tropical wet forest. *Ecology* 54(6): 1292-1301.
- MAJER, J. 1989. *Animals in primary succession. The role of fauna in reclaimed lands.* Cambridge.
- MALAVOLTA, E. 1985. Nutrição mineral. In M. G. FERRI (Ed.). *Fisiologia Vegetal.*, pp. 97-116. EPU, São Paulo.
- 1989. *ABC da adubação.* Agronômica Ceres, São Paulo.
- MARICONI, F. A. M. 1970. *As Saúvas.* Ed. Agronômica Ceres, São Paulo/SP.
- MARSCHNER 1995. *Mineral nutrition of higher plants.* San Diego Academic Press, San Diego.

- MIKOLA, J., G. W. YEATES, G. M. BARKER, D. A. WARDLE, and K. I. BONNER 2001. Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community. *Oikos* 92: 333-343.
- MORA, P., E. MIAMBI, J. J. JIMÉNEZ, T. DECAENS, and C. ROULAND 2005. Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1043-1048.
- MORAIS, H. C., and W. W. BENSON 1988. Recolonização de vegetação de cerrado após queimada, por formigas arborícolas. *Revista Brasileira de Biologia* 48: 459-466.
- MOREIRA, A. G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal Biogeography* 27: 1021-1029.
- MOUTINHO, P. 1995. Acabar com as saúvas nem tanto. *Ciência Hoje* 18(106): 10-11.
- 1998. Impactos da Formação de Pastagens sobre a Fauna de Formigas: Consequências para a recuperação Florestal na Amazônia Oriental. In C. GASCON and P. MOUTINHO (Eds.). *Dinâmica, Recuperação e Manejo da Floresta Amazônica.*, pp. 155-170. INPA, Manaus/BR.
- D. C. NEPSTAD, and E. A. DAVIDSON 2003. Influence of Leaf-Cutting Ant Nest on Secondary Forest Growth and Soil Properties em Amazonia. *Ecology* 84(5): 1265-1276.
- MUNDIM, F. M., A. N. COSTA, and H. L. VASCONCELOS in press. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata* in a Neotropical savanna. *The Netherlands Entomological Society.*: 1-8.
- NAPSTAD, D., C. UHL, and E. A. S. SERRÃO 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Pará, Brazil. In A. ANDERSEN (Ed.). *Alternatives to deforestation, steps toward sustainable use of the Amazon rain forest.*, pp. 215-229. Columbia University Press, New York, NY.
- P. H. JIPP, P. MOUTINHO, G. NEGREIROS, and S. VIEIRA 1995. Forest recovery following pasture abandonment in Amazonia: Canopy seasonality, fire resistance and ants. . In D. RAPPORT (Ed.). *Evaluating and Monitoring the Health of Large-Scale Ecosystems.*, pp. 333-349. Springer- Verlag, New York.
- C. UHI, C. A. PEREIRA, and J. M. C. DA SILVA 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- 1998. Barreiras ao estabelecimento de árvores em pastos abandonados na Amazônia: banco de sementes, predação de sementes, herbivoria, e seca. In C. GASCON and P.

- MOUTINHO (Eds.). Dinâmica, Recuperação e Manejo da Floresta Amazônica., pp. 191-218. INPA, Manaus, Brasil.
- A. VERÍSSIMO, A. ALENCAR, L. P., P. SCHLESINGER, P. MOUTINHO, E. MENDOZA, M. A. COCHRANE, and V. BROOKS 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forest by logging and fire. *Nature* 398: 505-508.
- P. MOUTINHO, and D. MARKEWITZ 2001. The Recovery of Biomass, Nutrient Stocks, and Deep Soil Function in Secondary Forest. In M. McCLAIN, R. VICTORIA and J. RICHEY (Eds.). *Biogeochemistry of the Amazon*, pp. 139-155. Oxford University Press, Oxford, UK.
- P. MOUTINHO, M. B. DIAS-FILHO, E. A. DAVIDSON, G. CARDINOT, D. MARKEWITZ, R. FIGUEIRODE, N. VIANA, J. CHAMBERS, D. RAY, J. B. GUERREIROS, P. LEFEBVRE, L. STERNBERG, M. MOREIRA, L. BARROS, F. Y. ISHILDA, I. TOHLYER, E. BELK, K. A. B. KALIF, and K. SCHWALBE 2002. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of the Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*. 107: 1-18.
- and P. LEFEBVRE, U. L. DA SILVA, J. TOMASELLA, P. SCHLESINGER, P. MOUTINHO and D. RAY. 2004. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Global Change Biology* 10: 704-717.
- NOBRE, C. A., J. SELLERS, and SHUKLA 1991. Amazonian Deforestation and Regional Climate Change. *Journal of Climate* 4: 957-988.
- OLIVEIRA, P. S., M. GALETTI, F. PEDRONI, and L. P. C. MORELLATO 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* 27: 518-522.
- OREN, D. (Ed.) 2005. Portifólio de áreas importantes para a conservação da biodiversidade brasileira: uma análise por ecorregião. TNC, Brasília, BR.
- PERES, C. A. 1999. Ground fires as agents of mortality in a Amazonian forest. *Journal Tropical Ecology* 15: 535-541.
- PERFECTO, I., and J. VANDERMEER 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316-321.
- PETAL, J. 1978. The role of ants in ecosystem. In M. V. BRIAN (Ed.). *Production ecology of ants and termites.*, pp. 293-325. Cambridge University Press, New York.

- PIZZO, M. A., and P. S. OLIVEIRA 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabrelea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of Southeast Brazil. *American Journal of Botany* 85: 669-674.
- POKARZHEVSKIJ, A. D. 1981. The distribution and accumulation of nutrients in nest of ant *Formica polyctena* (Hymenoptera, formicidae). *Pedobiologia* 21: 117-124.
- PREISSER, E. L. 2003. Field evidence for a rapidly cascading underground food web. *Ecology* 84: 869-874.
- RAIJ, B.V. 1991. Fertilidade do solo e adubação. Ceres, Piracicaba.
- RICHTER, D. D., and L. I. BABBAR 1991. Soil diversity in the tropics. *Adv. Ecol. Res.* 21: 315-389.
- RICKSON, F. R. 1979. Absorption of animal tissue breakdown products into a plant stem-the feeding of plant by ants. . *American Journal of Botany* 66(1): 87-90.
- ROCES, F., and C. KLEINEIDAM 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insect Socioux* 47: 348-350.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57: 48-61.
- RODIN, L. E., and N. I. BAZILEVICH 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver and Boyd, Edinburg, Scotland.
- ROTH, P. S. 1982. O efeito do fogo sobre a quebra de dormência em sementes de bracaatinga (*Mimisa bracaatinga* Hoehne). Circular Técnica nº 143 do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais., Piracicaba.
- SCHOEREDER, J. H., and L. M. COUTINHO 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia* 34: 561-568.
- SIEGERT, F. G., G. RUECKRE, A. HINRICHS, and A. A. HOFFMANN 2001. Increased damage from fires in logged forests during droughts caused by El Niño. *Nature* 414: 437-440.
- SOUZA-SOUTO, L., J. H. Schoereder, and C. E. G. R. Schaefer 2007. Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. *Austral Ecology* 32: 758-765.
- STERNBERG, L., M. C. PINZON, M. MOREIRA, P. MOUTINHO, E. I. ROJAS, and E. A. HERRE 2006. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ants nest. *Proceedings of The Royal Society*: 1-7.

- STRONG, D., J. MARON, and P. CONNORS 1996. Top down from underground? The under-appreciated influence of subterranean food webs on above-ground ecology. In G. A. POLIS and K. O. WINEMILLER (Eds.). *Foods Webs: Integration of Patterns and Dynamics*, pp. 170-175. Chapman and Hall, New York.
- TEIXEIRA, G. 2002. Aqui o Brasil também pode ser campeão mundial. *Brasil Nuclear* 9(25): 1-6.
- UHI, C., D. NEPSTAD, B. BUSCHBACHER, K. CLARK, J. B. KAUFFMAN, and S. SUBLER 1989. Disturbance and regeneration in Amazonia: Lessons for sustainable land-use. *Ecologist* 19: 235-240.
- and J. B. KAUFFMAN 1990. Deforestation effects on fire susceptibility and the potential response of tree species to fire in the rain forest of the eastern Amazon. *Ecology* 71: 437-449.
- URBAS, P., M. V. ARAUJO Jr, I. R. LEAL, and R. WIRTH 2007. Cutting More from Cut Forest: Edge Effects on Foraging and Herbivory of Leaf-Cutting Ants in Brazil. *Biotropica* 39(4): 489-495.
- VAN DE VIVER, C. A. D. M., P. POOT, and H. H. T. PRINS 1999. Causes of increased nutrient concentrations in post-fire regrowth in an East African savanna. *Plant Soil* 214: 173-185.
- VAN RAIJ, B., J. C. ANDRADE, H. CANTARELLA, and J. A. QUAGGIO 2001. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais., p. 285. Instituto Agrônomo, Campinas.
- VASCONCELOS, H. L. and J. M. CHERRETT 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Stud. Neotropical Fauna & Environment* 30: 107-113.
- and J. M. CHERRETT. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazônia: Effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal Tropical Ecology* 13: 357-370.
- 1998. Efeitos da Herbivoria pela Saúva *Atta laevigata* (Fr. Smith) sobre a regeneração de Plantas Lenhosas em Área Agrícola Abandonada da Amazônia Central. In C. GASCON and P. MOUTINHO (Eds.). *Dinâmica, Recuperação e Manejo da Floresta Amazônica*, pp. 171-178. INPA, Manaus, BR.
- K. S. CARVALHO, and J. H. C. DELABIE 1999. Landscape modifications and ant communities. In R. BIERREGAARD Jr., C. GASCON, T. E. LOVEJOY and R. MESQUITA (Eds.). *Lessons from Amazonia. The ecology and conservation of a fragmented forest.*, pp. 109-207. Yale University Press, New Haven.

- E. H. M. VIEIRA-NETO, and F. M. MUNDIM 2006. Roads Alter the Colonization Dynamics of Keystone Herbivore in Neotropical Savannas. *Biotropica* 38(5): 661-665.
- VERCHOT, L. V., P. MOUTINHO, and E. A. DAVIDSON 2003. Leaf-cutting ant (*Atta sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology & Biochemistry* 35(9): 1219-1222.
- VIEIRA, I. C., C. UHL, and D. NEPSTAD 1994. The role of the shrub *Cordia alliodora* Cham. as a succession-facilitator in a abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- VITOUSEK, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65: 285-298.
- and H. FARRINGTON 1997. Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* 37(1): 63-75.
- WAGNER, D., and J. B. JONES 2004. The Contribution of Harvest Ant Nest, *Pogonomyrmex rugosus* (Hymenoptera, Formicidae), to Soil Nutrient Stocks and Microbial Biomass in the Mojave Desert. *Environ. Entomol.* 33(3): 599-607.
- J. B. JONES, and D. M. GORDON 2004. Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 797-804.
- WEBER, N. A. 1972. *Gardening Ants : The Attines* American Philosophical Society, Philadelphia, US.
- 1982. Fungus ants. In H. HERMANN (Ed.). *Social Insects*, pp. 255-363. Academic Press, London, UK.
- WHITFORD, W. 1996. The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 5: 185-195.
- WILSON, E. O. 1959. Some Ecological Characteristics of ants in New Guinean Rain Forest. *Ecology* 40(3): 473-447.
- WIRTH, R., H. HERZ, R. J. RYEL, W. BEYSCHLAG, and B. HOLDOBLER 2003. Herbivory of leaf-cutting ants: A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. . Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. ARAUJO Jr, V. S. BARBOSA, and I. R. LEAL 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23: 501-505.

- ZAK, D. R., W. E. HOLMES, D. C. WHITE, A. D. PEACOCK, and D. TILMAN 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology* 84: 2042-2050.
- ZARIN, D. J., M. J. DUCEY, J. M. TUCKER, and W. A. SALAS 2001. Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forest. *Ecosystems* 4: 658-668.