

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA- INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS- UFAM

Recolonização de capoeiras com diferentes histórias de
uso por plantas mirmecófitas e suas formigas associadas

Thiago Junqueira Izzo

Tese apresentada à Coordenação
do Programa de Pós-graduação
em Biologia Tropical e Recursos
Naturais do convênio
INPA/UFAM, como parte dos
requisitos para obtenção do grau
de Doutor em Ciências Biológicas,
área de concentração em
Ecologia

Manaus-Am
2005

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA- INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS- UFAM

Recolonização de capoeiras com diferentes histórias de
uso por plantas mirmecófitas e suas formigas associadas

Thiago Junqueira Izzo

Orientador: Heraldo L. Vasconcelos

Fontes Financiadoras:

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
CAPES
Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais

Tese apresentada à Coordenação
do Programa de Pós-graduação
em Biologia Tropical e Recursos
Naturais do convênio
INPA/UFAM, como parte dos
requisitos para obtenção do grau
de Doutor em Ciências Biológicas,
área de concentração em
Ecologia

Manaus-AM
2005

Izzo, Thiago Junqueira

Recolonização de capoeiras com diferentes histórias de uso por plantas mirmecófitas e suas formigas associadas / Thiago Junqueira Izzo – Manaus: INPA/UFAM, 2005.

127p; 18 il.

Tese de Doutorado

1- Mirmecófitas 2-formigas 3-recolonização de florestas secundárias 4-mutualismo 5-*Cecropia* 6-*Vismia* 7-Amazônia 8-especificidade 9-herbivoria

Sinopse:

O re-estabelecimento de plantas mirmecófitas e de formigas associadas, assim como fatores que influenciam este processo, foi estudado em florestas na Amazônia Central. Determinei os fatores influenciando a estrutura da comunidade de plantas e formigas e também como alguns fatores associados ao re-estabelecimento poderiam influenciar das espécies mais comuns de mirmecófitas e formigas. O histórico de uso fortemente influencia a estrutura da comunidade de plantas e, conseqüentemente, de formigas associadas. Em capoeiras submetidas a incêndios antes do abandono existem mais plantas desocupadas e associações com formigas oportunistas. Porém, experimentalmente não encontrei diferenças entre os tipos de capoeira sobre a sobrevivência ou colonização por formigas. Dos sistemas estudados, as espécies de formigas que atendem coccídeos parecem ser mais bem adaptadas a se desenvolverem em capoeiras. A predação de colônias por macacos-prego (*Cebus apella*) se mostrou maior em capoeiras que em florestas primárias, porém por se mostrar um evento localizado e por geralmente não causar a morte da planta, preliminarmente parece não ser um fator limitante ao restabelecimento do sistema envolvido em capoeiras.

AGRADECIMENTOS

Nestes anos de Manaus muitas pessoas e instituições me ajudaram, seja com sugestões e críticas científicas, com apoio, com idéias, com carinho, quanto com lições para a vida...Tanta gente acreditou em mim... Sem elas, aparecendo nos momentos mais preciosos, seria absolutamente impossível escrever esta tese. Espero estar a altura da confiança de todos.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), e isto também engloba um conjunto de pesquisadores e funcionários, que propiciaram minha formação.

Ao meu orientador, Dr. Heraldo L. Vasconcelos, tanto pela orientação (e tudo o que esta palavra representa), como pela paciência, pelas lições, por exemplos profissionais, amizade e por diversas coisas que não aprenderia lendo em um livro. Também à minha orientadora dos tempos de graduação, Dra. Denise C. Rossa Feres. Acho que serei sempre orientado por vocês dois.

Aos Drs. Heraldo L. Vasconcelos, Emilio Bruna, Gustavo Q. Romero, Glauco Machado, Inara Leal, Elisabeth Franklin e Helena C. de Moraes, pela revisão, críticas e sugestões da tese. Além do tempo e esforço ao me mostrar que eu não sei empregar a crase.

Ao “pessoal do projeto”: à diretoria, os mateiros que me acompanharam (João de Deus, Junior, “Seu” Cardoso, Alex e Osmaildo) e também aos que não me acompanharam, aos pesquisadores e estagiários, e a todo o pessoal do PDBSS.

Aos meus amigos de Manaus, novos e antigos: Menin, Rubão, Gaúcho MF (vulgo André), Gabiru, PreJúlio, Sr. e Sra. Fefo, Mirto, Karl, Paulinho, Rafael e Lucrecia, Vitinha, Domingos (morreu no sábado...), Carol e Serguei, a mãe Fabiana e pai Fernando, Vilhena, Flavia Costa, Eduardo Chaveirinho, Gonçalo e Cathy, Suzana, Fabricera... Posso ter omitido nomes aqui, mas nunca esquecido. Se agradecesse todo mundo minha tese seria um apêndice dos agradecimentos.

A meus amigos de vida toda, bragantinos, ibilceanos e uncampeanos: Rodrigo, Sandrão, Edmar e Binho; Gustavão e Lílian, Mario, Kubota, Vítor e mais uma leva...

A minha família, pai, irmã e em especial a minha mãe, que é minha principal incentivadora e meu porto seguro. Também a minha amiga e companheira Viviane, por tudo que passamos nesses anos e pelos momentos que ainda passaremos juntos. Ao meu filho Vitor, que tem um ótimo costume de transformar dias péssimos em dias felizes, usando apenas um sorriso desdentado.

ÍNDICE

Resumo	14
Abstract	17
Introdução geral	19
Capítulo 1: Padrões de re-estabelecimento de mirmecófitas e formigas associadas em florestas em regeneração com diferentes históricos de uso	22
Introdução	22
Métodos	24
Área de estudo	24
Riqueza, abundância e composição de plantas mirmecófitas	26
Plantas colonizadas, formigas oportunistas	31
Resultados	35
Riqueza, abundância de plantas mirmecófitas	35
Composição de plantas	40
Formigas	45
Relação entre a composição das comunidades planta-hospedeiro	46
Discussão	49
Recolonização de capoeiras por plantas mirmecófitas	49
Relação formiga-planta	54
Capítulo 2: Quebra de dependência da relação mutualística entre ambientes: A formiga é limitante ao estabelecimento de plantas em capoeiras?	59
Introdução	59
Métodos	61
Área de estudo	47
Herbivoria, sobrevivência de plântulas e colonização	61
Sobrevivência de colônias maduras	64
Análises estatísticas	64
Resultados	67
Sobrevivência de plântulas	67

Herbivoria em plântulas	68
Colonização por formigas	69
Sobrevivência de colônias	73
Discussão	75
Herbivoria e sobrevivência de plântulas	75
Colonização por formigas	76
Sobrevivência de colônias	79
Considerações sobre a conservação do sistema <i>Maieta-Pheidole</i>	80
Capítulo 3: O efeito do tipo de habitat sobre a colônia de formigas e conseqüências para a planta mirmecófita hospedeira: o papel dos coccídeos	83
Introdução	83
Métodos	86
Área de estudo	86
Fitness da colônia associada e herbivoria instantânea	86
Taxas de herbivoria e influência da colônia	88
Resultados	90
Abertura de dossel	90
Número de formigas por domácea	90
Herbivoria instantânea	94
Taxa de herbivoria em ramos com e sem formigas	96
Discussão	98
Efeito da modificação do ambiente sobre as colônias	98
Conseqüências para a planta hospedeira: herbivoria	102
Conservação de sistemas formiga-plantas	102
Capítulo 4: Mirmecofagia por macacos-prego (<i>Cebus apella</i>) em colônias de <i>Azteca</i> habitando <i>Cordia nodosa</i>: fatores locais e estrutura da floresta influenciando o grau de ataque	106
Introdução	106
Métodos	109
Área de estudo	109
Observações de campo	109
Resultados	111
Discussão	116

Diferenças geográficas no grau de ataque	102
Efeitos locais	103
Conseqüências para o sistema formiga-planta	104
Conclusões Gerais	105
Literatura citada	111
Anexo 1	125
Anexo 2	126

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1:** Mapa da região mostrando as três fazendas (área em branco) onde foram realizados os transectos (detalhes no Anexo 2). A área em cinza escuro representa uma reserva florestal de mata primária (Km 41) também administrada pelo PDBFF. **25**
- Figura 1.2:** Comparação da média (\pm erro padrão) da densidade de plantas (à esquerda) e da densidade de espécies entre ambientes de mata contínua não perturbada (Mc), capoeiras dominadas por *Cecropia* (C), e capoeiras dominadas por *Vismia* (V). **36**
- Figura 1.3:** Distribuição de tamanhos em (A) *Hirtella myrmecophilla* e (B) *Cordia nodosa* em áreas de mata contínua, capoeiras de *Vismia* e capoeiras de *Cecropia*. Para *H. myrmecophilla* as plantas foram divididas em classes de tamanho. As classes de tamanho de 0 a 4 correspondem à divisões de 25 cm (Ex. classe 0= plantas de 0 cm a 25 cm). Plantas de 1 a 3 metros forma divididas em classes de 50 cm (Ex. classe 5= 101 a 150 cm). De 4 metros em diante as plantas foram divididas em classes de 100 cm (Ex. classe 10 =301 cm a 400 cm). A classe 13 corresponde a plantas maiores que 7 metros. Em *Cordia nodosa*, por ser arbustiva, a divisão de tamanhos foi feita pelo número de domáceas (ou número de internós). A última categoria corresponde a plantas com mais de 16 domáceas. **39**
- Figura 1.4:** Gráfico demonstrando a composição de plantas mirmecófitas, resumidas em dois eixos de HMDS em ambientes de mata não perturbada, capoeiras de *Vismia* e capoeiras de *Cecropia*. O gráfico “A” (acima) representa a composição da comunidade utilizando uma matriz quantitativa. O Gráfico “B” foi gerado utilizando uma matriz de presença ou ausência. **41**
- Figura 1.5:** Gráficos relacionando a abundância de todas as espécies para cada transecto em capoeiras de *Vismia* (à esquerda) e capoeiras de *Cecropia* (à direita). O eixo X de todos os gráficos corresponde aos transectos realizados, ordenados pelo número de queimas que a área foi submetida, ou a idade da área de capoeira desde o abandono, como indicado pelos gráficos na parte superior às duas colunas. As espécies de plantas foram também ordenadas para melhor observação do padrão de modificações em relação a variável ordenadora (nº de queimas ou idade). **42**
- Figura 1.6:** Gráficos indicando a (A) proporção de plantas de cada espécie que não apresentaram colônias e, (B) proporção de plantas colonizadas ocupadas pelo principal hospedeiro para cada um dos ambientes estudados: mata não perturbada (em preto), Capoeira de *Cecropia* (em cinza) e Capoeira de *Vismia* (pontilhado). Os códigos no eixo X indicam cada uma das espécies de mirmecófitas, ordenadas por **47**

abundância, utilizadas na análise. São elas: Hm=*H. myrmecophila*; Cn=*C. nodosa*; Mg=*M. guianensis*; Hp=*H. physophora*; Tg=*Tachigalia* spp.; Mm=*Myrcia magna*; Ds=*D. saccifera* e Tb=*T. bullifera*.

Figura 2.1: Comparação da porcentagem de plântulas sobreviventes (+ erro padrão) entre os ambientes estudados após seis meses de experimento (em branco) e destas, 1 ano após o término do experimento de colonização (em preto); C = Capoeiras de *Cecropia*; M = Mata primária e V = Capoeiras de *Vismia*. A porcentagem de plântulas sobreviventes um ano e meio após o início do experimento foi calculada a partir do número de plântulas disponível após seis meses. **68**

Figura 2.2: Diferenças na taxa de herbivoria (% da área foliar danificada por mês) entre plântulas transplantadas para diferentes ambientes: M = mata não perturbada; C = capoeira de *Cecropia* e V = capoeira de *Vismia*. **69**

Figura 2.3: Porcentagem média de plantas colonizadas (\pm erro padrão) em relação ao tipo de cobertura vegetal (mata contínua, capoeira de *Vismia* e *Cecropia*) e a distância da mata contínua (no caso apenas para as capoeiras). **70**

Figura 2.4: Porcentagem média das plantas colonizadas (\pm erro padrão), onde o colonizador foi *P. minutula* em relação ao tipo de cobertura vegetal (mata contínua, capoeira de *Vismia* e *Cecropia*) e a distância da mata contínua (no caso apenas para as capoeiras: “perto” = <15 metros e “longe” = 100-150 metros). **71**

Figura 2.5: Diferenças no número de formigas (a esquerda) e no número de coccídeos (a direita) por domácea entre plantas transplantadas para capoeiras de *Cecropia* (Cec), matas primárias (Mt) e capoeiras de *Vismia* (Vis). **74**

Figura 3.1: Comparação da relação entre o número de formigas e o número de domáceas por planta entre os três ambientes estudados para *Hirtella myrmecophila* (gráfico “a”) e *C. nodosa* (“b”). As linhas de tendência foram incluídas apenas para as relações significativas. No gráfico “a” as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança da regressão (0,5). O intervalo da regressão não foi incluído no gráfico “b” para facilitar a visualização. **93**

Figura 3.2: Comparação entre o número de coccídeos encontrados em *C. nodosa*, corrigido pelo número de domáceas, para mata primária, capoeiras dominadas por *Cecropia* e capoeiras dominadas por *Vismia*. **94**

Figura 3.3: Porcentagem média (+erro padrão) de área consumida por herbívoros em plantas de: (a) *Hirtella myrmecophila* e (b) *Cordia nodosa* em mata primária, capoeiras de *Cecropia* (Cec), capoeiras de *Vismia* (Vis). **95**

Figura 3.4: Relação entre a taxa de herbivoria mensal em ramos com **98**

formigas e sem formigas em plantas de *H. myrmecophila* nos três ambientes estudados. Não houve ralação significativa entre as taxas de herbivoria nos diferentes ramos, mas as linhas de tendência foram mantidas para a comparação visual entre a herbivoria em ramos sem formigas entre ambientes. A linha sólida (em preto) corresponde à relação em capoeiras de *Cecropia* e a linhas tracejada a capoeiras de *Vismia*. A linha sólida em negrito corresponde mata primária.

Figura 4.1: Domácea de *C. nodosa* atacada por *C. apella* demonstrando o padrão típico de dano. A seta branca na foto “A” indica a marca da inserção do dente para a quebra da domácea. A foto “B” mostra a parte quebrada, puxada pelo macaco para acessar o interior da domácea. **112**

Figura 4.2: Gráfico mostrando a porcentagem média (+erro padrão) de plantas atacadas nas três fazendas estudadas e em uma reserva de mata primária (Km 41), diferenciando entre transectos realizados na mata primária e em florestas em regeneração. As localidades foram ordenadas da maior a menor longitude (oeste-leste). **113**

Figura 4.3: Gráfico de regressão logística mostrando o aumento da probabilidade de ataque por macacos aumentando em relação ao tamanho da planta (medido pelo número de domáceas) em (a) florestas primárias e (b) capoeiras na fazenda Dimona. A linha de tendência ao foi inserida em capoeiras pois a tendência não é significativa. Os pontos representam cada planta amostrada e seu tamanho **115**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.1:** Índices de Stress e valor de R^2 (proporção da variância das distâncias originais explicadas pelas distâncias derivadas pelo HMDS) para o HMDS em um, dois, três e quatros eixos para dados quantitativos (obtidos pela proporção real, com índice de dissimilaridade de Bray-Curtis) e qualitativos (obtidos com matriz de presença ou ausência, com índice de dissimilaridade de Czekanowski). **30**
- Tabela 1.2:** Resultados estatísticos dos dois modelos gerais lineares múltiplos, para comparação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies entre diferentes tipos de capoeiras, sua relação com a distância até a mata contínua, com a idade de abandono e interações entre o tipo de capoeira e os demais fatores. O modelo não foi significativo também retirando as interações. **36**
- Tabela 1.3:** Resultados da Mancova relativos à comparação entre a composição de plantas mirmecófitas entre capoeiras de *Vismia* e *Cecropia* utilizando dados quantitativos (sumarizados em 3 eixos de HMDS). Foi avaliado o tipo de capoeira, a idade desde o abandono, a distância em relação a mata contínua e interações entre o tipo de capoeira e os demais fatores. Os valores que apresentam diferença significativa estão em negrito. **44**
- Tabela 1.3a:** Resultados da correlação canônica avaliando o efeito do tempo de abandono sobre a composição da comunidade de capoeiras de *Cecropia* (utilizando 3 eixos de HMDS). **44**
- Tabela 1.3b:** Resultados da correlação canônica múltipla avaliando o efeito do número de queimas que a área foi submetida e da idade de abandono sobre a composição de plantas mirmecófitas em capoeiras de *Vismia*. **44**
- Tabela 2.1:** Resultados da ANOVA com medidas examinando a proporção de formigas colonizando as plantas experimentais onde, a) comparação da proporção de plantas colonizadas em relação à distância, tipo de capoeiras (*Vismia* ou *Cecropia*) e interação seguido da influência dos mesmos fatores sobre a identidade da formiga colonizadora (*P. minutula* ou *C. laevis*). b) comparação entre as taxas de colonização total (independentemente da espécie) entre ambientes de mata e capoeiras somadas (*Vismia* + *Cecropia*) seguida do efeito do ambiente sobre a identidade da formiga colonizadora. A espécie de formiga foi considerada o fator de repetição. **72**
- Tabela 3.1:** Resultados estatísticos dos modelos de Ancova para *H. myrmecophila* e *C. nodosa*. Foram feitas comparações do número de operárias entre os ambientes (mata e capoeiras de *Cecropia* e *Vismia*), relação com o tamanho da planta (nº de domáceas) e interação entre estes dois fatores. **91**

Tabela 3.2: Resultados estatísticos das regressões lineares simples entre o número de formigas e o número de domáceas por planta para <i>H. myrmecophila</i> e <i>C. nodosa</i> (em ambiente de mata). Para <i>C. nodosa</i> coletadas em capoeiras o número de coccídeos encontrados nas domáceas foi incorporado na regressão	92
Tabela 3.3: Modelo completo de Ancova relacionando a área consumida por herbívoros em plantas de <i>H. myrmecophila</i> e <i>C. nodosa</i> ao número de formigas encontradas na planta, os ambientes estudados e interação entre os dois fatores. Não houve diferença significativa mesmo quando a interação é retirada	95
Tabela 3.4: Resultados estatísticos do modelo de ANCOVA, comparando a relação entre a taxa mensal de herbivoria em <i>H. myrmecophila</i> e <i>C. nodosa</i> de ramos com formigas e sem formigas nos três ambientes estudados. A interação não foi significativa e foi retirada do modelo	97
Tabela 4.1: Valores do modelo de regressão logística para predição da probabilidade do ataque de <i>C. appela</i> em relação ao tamanho das plantas (medidos pelo número de domáceas) de <i>C. nodosa</i> nos dois ambientes estudados na fazenda Dimona. G= Razão de chi-quadrado do log da verossimilhança; N(p/n) = Número de plantas (respostas positivas/negativas).	114
Tabela 5.1: Sumário dos principais resultados desta tese.	123

Resumo

Foram estudados alguns fatores que influenciam o re-estabelecimento de plantas mirmecófitas e formigas associadas em capoeiras submetidas a sucessivas queimadas antes do abandono (dominadas por pioneiras do gênero *Vismia*), capoeiras onde a vegetação foi apenas retirada (dominadas por *Cecropia*) e áreas de floresta madura e não perturbada. A riqueza e abundância de plantas mirmecófitas foi muito maior em matas do que em capoeiras, porém estes parâmetros não diferiram entre capoeiras com diferentes históricos de uso. A composição de plantas mirmecófitas é diferente entre capoeiras. Enquanto que em capoeiras dominadas por *Vismia* a composição mudou em função do número de queimas, em capoeiras de *Cecropia* ela foi relacionada com a idade de abandono. A composição de formigas que usam mirmecófitas foi fortemente relacionada com a composição local de plantas mirmecófitas, independente do tipo de ambiente. Porém, a proporção de plantas desocupadas ou associadas com formigas oportunistas foi maior em capoeiras dominadas por *Vismia* do que em capoeiras de *Cecropia* ou matas não perturbadas.

A colonização da planta mirmecófito *Maieta guianensis* em florestas secundárias foi limitada pela distância da fonte de rainhas jovens de formigas (neste caso a mata primária). Houve uma diminuição da proporção de plantas colonizadas, assim como na taxa de colonização pela principal espécie de formiga associada a esta planta (*Pheidole minutula*) em ambos os tipos de capoeira. Uma vez colonizadas por *P. minutula*, as plantas e formigas se desenvolveram e produziram alados com sucesso. Isto pôde ser observado também no sistema *Cordia nodosa*–*Azteca* sp. 2, mas não em *Hirtella myrmecophila*–*Allomerus octoarticulatus*, o sistema mais comum na Amazônia Central. Tanto em *M. guianensis* quanto em *C. nodosa*, as formigas residentes mantêm coccídeos no interior das domáceas. Isto não ocorre em *H. myrmecophila*, que apresenta menos formigas por domácea e, conseqüentemente, mais herbivoria em capoeiras. Não houve diferença entre diferentes capoeiras para herbivoria para nenhuma das espécies de plantas estudadas.

A predação de formigas do gênero *Azteca*, associadas a *C. nodosa*, por *Cebus appela* (macaco-prego) foi encontrada mais freqüentemente em capoeiras do que em mata primária. Este evento também foi comum apenas em uma das quatro áreas estudadas. Esta área é situada mais à oeste, em outra bacia hidrográfica e apresentou maior densidade de plantas que as outras áreas. Este padrão espacial sugere um mecanismo dependente da densidade e/ou a existência de uma barreira à disseminação do hábito de se alimentar de formigas em domáceas, limitando o aprendizado por parte de outros grupos, cujos territórios estariam restritos às áreas à leste da rodovia BR 174. Contudo, ao menos aparentemente, o impacto sobre a população da planta e da formiga parece não ser importante ao re-estabelecimento destas populações em florestas em regeneração.

Abstract

In this thesis I studied some factors influencing the re-establishment of myrmecophytes and ants in mature undisturbed forests, and two kinds of secondary forests: post slash-and-burn (thus dominated by *Vismia* pioneer trees) or post harvesting of pre-existing mature forest trees (thus dominated by *Cecropia* pioneer trees). Richness and abundance of myrmecophytes were higher in mature forest than in secondary forests, but there were no differences among the two kinds of secondary forests. Myrmecophyte composition was different between mature and secondary forests, as well as between the two types of secondary forest.. In *Vismia* forests the myrmecophyte composition was strongly associated with the number of recent fire events, while in *Cecropia* it was related to the age since cutting. There was a strong relationship between the myrmecophyte composition and their ant-associated community within each of the three kinds of forests. However, the proportion of uncolonized plants and the proportion of plants hosting non-specific ants were larger in *Vismia* forest than in *Cecropia* or mature forests.

The colonization of the myrmecophyte *Maieta guianensis*, in secondary forests, was limited by the distance to a young queen source (in this case, the mature forest). In both *Vismia* and *Cecropia* forests I found a decrease in the number of colonization events and also in the proportion of plants colonized by *M. guianensis*' specific partner ant (*Pheidole minutula*) with increasing distance to the forest. After successfully colonizing a plant in any kind of secondary forest, *P. minutula* presented normal development and produced workers and alates. Successful colonization and development of the colony in secondary forests were also observed in the *Cordia nodosa*-*Azteca* sp.2 plant-ant system, but not in the other common association in Central Amazonia, *Hirtella myrmecophila* -*Allomerus octoarticulatus*. In both *M. guianensis* and *C. nodosa* the resident ants tend coccids in the domatia. This was not observed in *A. octoarticulatus* colonies which have fewer ants per domatia within a plant in secondary forests. Consequently, herbivory of *H. myrmecophila* was higher in these environments. Herbivory rates were indistinguishable between the two kinds of secondary forest, for any of the three plant species.

In the Azteca sp2-C. nodosa system, the predation of ants by *Cebus appela* monkeys was higher in secondary than in mature forests. This predation occurred almost exclusively in the western part of the study area. This area, which falls on its own hidrografic basin, also presented the largest *C. nodosa* density. This spatial pattern suggests a density-dependent mechanism for, and/or the existence of a barrier to the dispersal of this feeding behavior tradition. In a preliminary analysis, however, ant predation doesn't seem to have a relevant impact on plant or ant-plant populations. It suggests that disruptive predation by monkeys does not limit the re-establishment of these systems in secondary forests.

Introdução geral

A floresta Amazônica brasileira corresponde a um terço das florestas tropicais remanescentes do mundo. Até o ano de 2003, cerca de 15% de sua área total havia sido destruída por extensivas queimadas e derrubadas florestais, em uma taxa de 23.750 Km²/ano (INPE 2005). Estima-se que uma área similar já foi profundamente alterada por desmatamento críptico, i. e. corte seletivo, queimadas superficiais (Nepstad *et al.* 1999). A implementação de projetos governamentais que visam o desenvolvimento da região pode acelerar a taxa de desmatamento, elevando consideravelmente a perda de áreas florestais (Laurence *et al.* 2001). As razões para o desmatamento na Amazônia são variáveis, mas grande parte está ligada à expansão da indústria madeireira e das atividades agropecuárias na região. Após a extração madeireira, e dada a inviabilidade do estabelecimento de pastagens na região (Andersen 1992), grande parte das florestas desmatadas é abandonada após alguns anos de uso (Laurance *et al.* 2001). De fato, a estimativa é que 200 mil Km² da floresta Amazônica foi desmatada e abandonada e hoje se encontra em diferentes estágios de regeneração (INPE 2000).

A regeneração destes habitats é um tópico que tem sido estudado intensivamente por pesquisadores interessados em conservação. A maior parte desses estudos está focado em (a) determinar quais os processos bióticos e abióticos limitam a regeneração da riqueza e composição de árvores típicas de florestas maduras (Uhl 1987; Uhl *et al.* 1990; Nepstad *et al.* 1996; Guariguata *et al.* 1997; Moran *et al.* 2001), (b) comparar estratégias de regeneração de florestas em função do histórico de uso (Uhl *et al.*, 1988; Mesquita *et al.*, 2001; Moran *et al.*, 2001), (c) entender os processos de disponibilidade e ciclagem de nutrientes (Uhl *et al.* 1981; Brown e Lugo 1990a; Herrera e Finegan 1997; Mesquita *et al.* 1998); e (d) determinar modificações nos processos biológicos, tais como produtividade primária e acumulação de biomassa e suas conseqüências ao longo do processo de sucessão (Oliveira-Cavalheiro & Nepstad 1996; Brown e Lugo 1990a,b; Guariguata & Osterag 2001).

Apesar de vários estudos com micorrizas e de alguns trabalhos sobre dispersão de sementes e polinização, pouca atenção tem sido dada ao estudo

de interações biológicas e, mais enfaticamente, mutualismos em áreas em regeneração (porém ver Archer & Pyke 1991), ou mesmo sua influência sobre o estabelecimento de espécies típicas de florestas primárias em capoeiras. Mutualismos são relações biológicas entre duas espécies onde ambas obtém benefícios que não seriam capazes de ter individualmente (Bruna e Hoeksema 2000). Os benefícios obtidos nesta associação serão medidos em termos de aumento na aptidão das espécies envolvidas. São raros os exemplos de mutualismos onde apenas duas espécies estão envolvidas (Davidson & McKey 1993; Brounstein 1998). Uma espécie pode se associar com um grupo (ou guilda) de outras (Fonseca & Ganade 1996), mas o benefício da associação varia com a qualidade da espécie associada (Schemske & Horvitz 1984). Porém, levando em conta que parceiros mutualísticos são recursos limitados (Hoeksema & Bruna 2000), geralmente existe uma hierarquia de dominância na associação entre as espécies envolvidas (Yu & Pierce 1998; Bruna *et al.* 2005; Stanton *et al.* 1999). Considerando as diferenças microclimáticas, estruturais e biológicas entre matas não perturbadas e em regeneração, a espécie dominante, ou mesmo o grau de especialização destas relações, podem ser alterados entre estes ambientes (Thompson & Pellmyr 1992; Stanton 2003; Murase *et al.* 2003). Conjuntamente, a dinâmica da associação entre dois parceiros específicos e os benefícios recebidos também podem variar com as condições biológicas locais (Thompson & Pellmyr 1992; Stanton 2003). Uma barreira para o estabelecimento e persistência de espécies típicas de florestas primárias em florestas em regeneração é justamente a modificação na qualidade e quantidade de interações bióticas em relação à matas primárias (Archer & Pike 1991; Pike & Archer 1991).

Mirmecófitas são plantas de diversos táxons que possuem estruturas especializadas para abrigar formigas (domáceas) com quem têm uma intrincada relação mutualista (Beattie 1985; Benson 1985). Muitas espécies são especialistas em clareiras ou ambientes perturbados, como pertencentes aos gêneros *Cecropia* e *Triplaris*, porém a maioria dos táxons na Amazônia é encontrada em florestas primárias (Benson 1985). Muitos estudos com mirmecófitas demonstraram que estas plantas dependem fortemente da associação com as formigas para a defesa contra herbívoros (p. ex. Janzen 1966; Vasconcelos 1991; Fonseca 1994), de modo que as mesmas não

atingiriam a maturidade reprodutiva sem a presença de formigas associadas. Em contrapartida, as formigas que têm associação com plantas mirmecófitas geralmente nidificam exclusivamente nas domáceas destas plantas, sendo assim especializadas nesta associação (Benson 1985; Davidson & Mckey 1993). A compreensão de fatores que influenciam a especificidade destes sistemas e da dinâmica em mutualismos entre formigas e plantas é fundamental como modelo para o entendimento de relações mutualísticas (Bronstein 1998).

Existem estudos determinando os efeitos de alterações de habitat sobre mutualismos (p.ex. Aizem & Feinsinger 1996; Cunningham 2000a,b; Vulinec 2000). Porém, informações sobre como a interação entre mirmecófitas e formigas pode ser afetada por modificações em fatores bióticos e abióticos ligados à fragmentação (Bruna *et al.* 2004) e ao processo de regeneração, são raras (porém ver Murase *et al.* 2003). Dada a alta especialização entre os parceiros (Fonseca & Ganade 1996; Yu & Davidson 1996), estudos que visem o entendimento destes processos sobre o sistema formiga-planta podem trazer informações relevantes sobre a conservação de mutualismos espécie - específicos, bem como sobre a dinâmica e evolução das associações.

O objetivo geral desta tese foi determinar como se deu o re-estabelecimento de plantas mirmecófitas e formigas associadas em florestas em regeneração (capoeiras) que foram sujeitas à diferentes históricos de uso (corte e abandono ou sucessivos incêndios antes do abandono). Adicionalmente determinei a influência de diferenças nos fatores bióticos e abióticos em florestas secundárias, como a distância da fonte de propágulos, a idade da capoeira e o número de queimas a que a área foi submetida, sobre os processos de colonização e a estabilidade da relação formiga-planta.

No primeiro capítulo determinei se o tipo de capoeira, a idade do abandono, distância em relação à mata contínua e o número de incêndios a que a área foi submetida influenciaram a estrutura da comunidade de plantas. Conjuntamente, determinei se houve influência do tipo de capoeira sobre a colonização das plantas por formigas e sobre a especificidade da relação. No segundo capítulo testei experimentalmente como a distância em relação à mata e o tipo de capoeira influenciaram a colonização de uma espécie mirmecófita,

Maieta guianensis, por formigas. Determinei o efeito do tipo de capoeira (*Vismia* ou *Cecropia*) sobre a herbivoria em plântulas, e também o efeito do ambiente sobre a aptidão da colônia de *Pheidole minutula*, a principal parceira de *Maieta guianensis* em áreas de mata primária (Vasconcelos 1991). No terceiro capítulo determinei o efeito do tipo de capoeira sobre o tamanho das colônias das espécies de formigas associadas às mirmecófitas mais comuns na Amazônia Central, *Hirtella myrmecophila* e *Cordia nodosa* (Bruna *et al.* 2005), bem como o efeito do tipo de ambiente sobre as taxas de herbivoria nestas plantas. No quarto capítulo descrevo o uso como alimento de colônias de formigas associadas a *Cordia nodosa* por macacos da espécie *Cebus apella*. Para isto faço uma comparação entre áreas de mata e capoeiras e entre áreas geograficamente distintas.

Capítulo 1: Padrões de re-estabelecimento de mirmecófitas e formigas associadas em florestas secundárias com diferentes históricos de uso

Introdução

O processo de colonização de florestas em regeneração por plantas mirmecófitas e formigas associadas é desconhecido, mas levanta questões interessantes. A colonização do ambiente por mirmecófitas pode depender de variáveis comuns a plantas de um modo geral, como luminosidade, nutrientes disponíveis, distância da fonte de propágulos, etc (revisado por Guariguata & Osterag 2001). Entretanto, é necessária a colonização subsequente destas plantas por formigas para que sejam defendidas eficientemente contra herbívoros. Ao contrário do padrão apresentado por plantas de maneira geral (Guariguata & Osterag 2001, Hooper *et al.* 2004), e dada à especificidade da associação, esta colonização é direcionada espacialmente às plantas que se estabeleceram previamente. O estabelecimento e prevalência destes sistemas mutualísticos em florestas em regeneração pode depender do sucesso ou da qualidade da associação.

Geralmente espécies especializadas em algum recurso são negativamente afetadas por modificações de habitat, como distúrbios antrópicos ou introdução de espécies (p.ex. Aizen & Feinsinger 1994; Holway *et al.* 2002; Vazquez & Simberlof 2002; Sanders *et al.* 2003). Em outros sistemas mutualísticos, como o de dispersão de sementes, a modificação na composição dos dispersores secundários em florestas em regeneração, como, por exemplo, besouros escarabeídeos, causa a sobrevivência diferencial de sementes dispersas por macacos (Andresen 1999; Vulinec 2000).

A quebra na especificidade em relações entre mirmecófitas e formigas, como a colonização destas por formigas oportunistas, pode ter efeitos diretos sobre o sucesso ou mesmo a sobrevivência da planta hospedeira, visto que os benefícios obtidos podem variar entre espécies de formigas (Davidson & Mckey

1993; Yu & Pierce 1998; Vasconcelos & Davidson 2000; Yu 2001). Algumas espécies de formigas podem fornecer diferentes graus de benefício à planta hospedeira (Janzen 1966; Federle *et al.* 1998; Vasconcelos & Davidson 2000) enquanto outras são claramente parasitas (Janzen 1975; Davidson & Mckey 1993; Gaume & Mckey 1999; Yu 2001). Somado a isto, ao contrário de outras associações mutualísticas melhor estudadas, como polinização e dispersão de sementes, a associação neste caso envolve um tempo geralmente longo. Desta forma, o impacto (positivo ou negativo) da associação poderá ser sentido durante este período, ficando a planta “prisioneira” da colônia de formigas. Caso haja a permanência desta colônia por um longo período, esta relação parasítica pode causar a morte da planta hospedeira (Janzen 1975, Gaume & Mckey 1999), causando a falência do sistema em florestas em regeneração. De modo similar, em plantas associadas aos polinizadores específicos, modificações na quantidade ou qualidade de eventos de polinização podem afetar a persistência da população ao longo do tempo em florestas em regeneração (Archer & Pike 1991; Pike & Archer 1991).

O objetivo deste estudo foi determinar os padrões de colonização por plantas mirmecófitas em áreas desmatadas e abandonadas de 7 a 20 anos atrás, que foram sujeitas a diferentes histórias e intensidade de uso. Foi feita uma comparação destas áreas com ambientes que não foram submetidos à perturbações (mata primária). Três tópicos inter-relacionados são abordados: o estabelecimento das plantas, a colonização por formigas e a especificidade da relação formiga-planta. O intuito foi responder as seguintes perguntas: Há diferenças na abundância, riqueza e composição de plantas mirmecófitas entre florestas primárias e secundárias? Se sim, esta diferença está associada ao tipo de uso prévio da terra, à idade da floresta secundária, à sua distância até a floresta primária e/ou ao número de queimadas florestais que esta área foi submetida? A taxa de colonização de mirmecófitas por formigas e/ou a identidade da formiga colonizadora difere entre mata primária e florestas secundárias estabelecidas em áreas com diferentes históricos de uso? A proporção de plantas por espécie, abrigando colônias inativas varia entre os ambientes estudados?

Métodos

Áreas de estudo

O estudo foi realizado em três fazendas pertencentes ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF-parceria entre o INPA e o Smithsonian Institution) que estão localizadas a aproximadamente 80 km ao norte da cidade de Manaus (2°25'S, 60°O) dentro do Distrito Agropecuário da Superintendência da Zona Franca de Manaus (Suframa) (FIG 1.1). Duas fazendas (Porto Alegre e Esteio) são drenadas pelo rio Urubuí, enquanto a terceira (Dimona), localizada do outro lado da rodovia BR174, é drenada pelo rio Cuieiras (FIG 1.1). Estas áreas foram declaradas como Área de Relevante Interessante Ecológico (ARIE).

O clima da região segue o tipo Afi de Köppen, com temperatura média de 26° C (máxima = 35-39° C, mínima = 19-21° C), e precipitação anual é de 1.900-2.300 mm (dezembro a maio, estação chuvosa; junho a novembro, estação seca) (Ribeiro 1976). A floresta na área é uma floresta típica de terra-firme, com um dossel de 30-37 m de altura. A riqueza de espécies de árvores é alta, com uma média de 280 espécies por hectare (Lovejoy & Bierregaard 1990; Bierregaard *et al.* 2000).

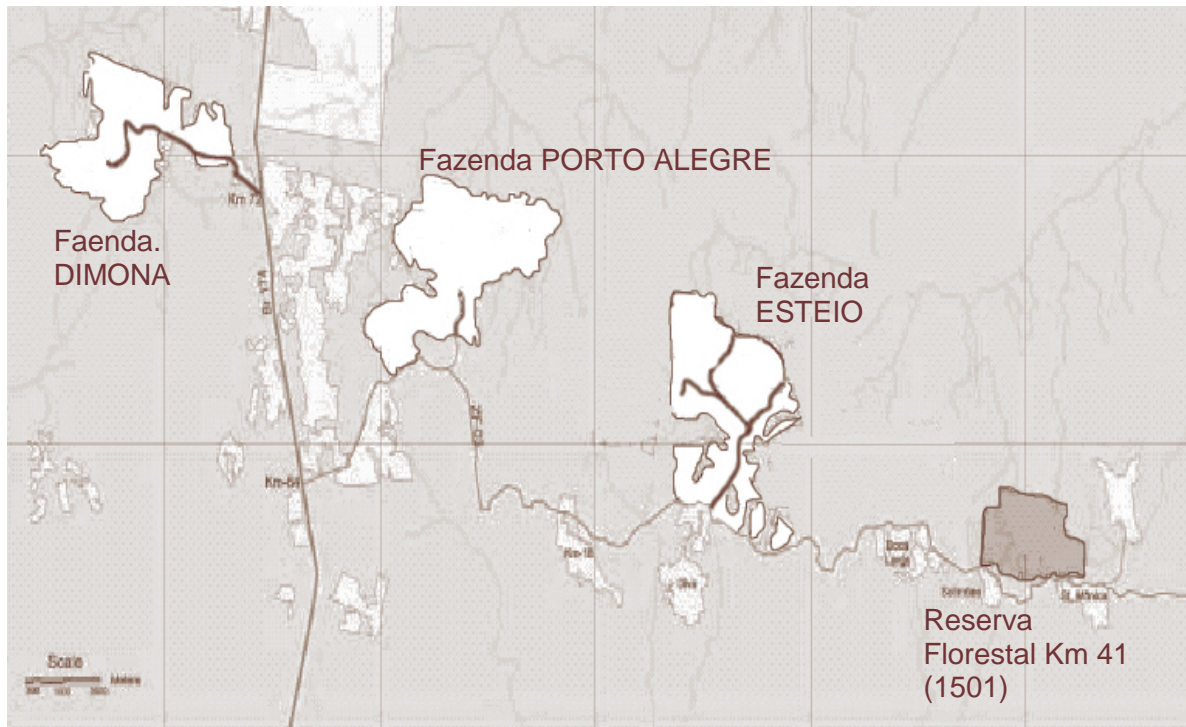


Figura 1.1: Mapa da região mostrando as três fazendas onde estão inseridas as áreas de estudo (área em branco). A área em cinza escuro representa uma reserva florestal de mata primária (Km 41) também administrada pelo PDBFF (Escala: 1cm = 3000 m).

As três fazendas (Esteio, Porto Alegre e Dimona) estão inseridas em uma área de mata contínua e abrigam fragmentos florestais de diversos tamanhos (Anexo 1). Várias formações vegetais fazem parte da paisagem local, incluindo pastagens em uso, abandonadas, ou em várias fases de regeneração florestal (abandonadas entre 1983 e 1996). Em áreas onde a floresta foi removida e posteriormente abandonada, as capoeiras são dominadas por *Cecropia* spp. (Cecropiaceae), enquanto em áreas onde a floresta foi derrubada, queimada e usada como pastagem, as capoeiras são dominadas por *Vismia* spp. (Clusiaceae) (Mesquita *et al.* 2001). Para efeitos práticos neste texto, assim como no restante da tese, as capoeiras estabelecidas onde apenas houve a derrubada da floresta serão denominadas capoeiras de *Cecropia*, enquanto as capoeiras estabelecidas em áreas que

foram sujeitas a queimadas e uso como pastagem serão denominadas capoeiras de *Vismia*.

Riqueza, abundância e composição de plantas mirmecófitas

Delineamento experimental

Para determinar se a composição de plantas mirmecófitas varia entre áreas de mata contínua e capoeiras foram estabelecidos 27 transectos de 500 metros de comprimento por seis metros de largura. Foram realizados oito em matas não perturbadas, nove em capoeiras de *Cecropia* e 10 em capoeiras de *Vismia*. Este método foi escolhido, ao invés de plots quadrados, pois este captura uma maior gama de subambientes em um único ponto amostral, e uma grande parte da variação do relevo nas áreas amostrais. Todas as áreas de capoeira onde estabeleci os transectos foram inicialmente desmatadas em 1983. Algumas dessas áreas foram exploradas pelos fazendeiros, sendo abandonadas imediatamente após o desmatamento, enquanto outras foram utilizadas como pastagem e sujeitas a queimadas periódicas por alguns anos (queimadas de uma a cinco vezes), sendo posteriormente abandonadas. Em todas as áreas onde foi conduzido este estudo, a intensidade de uso foi medida aqui como o número de queimas a que a área foi submetida.

Os transectos foram dispostos de modo que a distância mínima até o transecto mais próximo foi de 500m, embora na maioria dos casos esta distância excedeu 1 km. A localização dos transectos foi determinada ao acaso, porém, como o histórico das áreas era conhecido, o sorteio foi conduzido de forma estratificada, de modo a estabelecer transectos em todo o gradiente de idades encontrado nas áreas de estudo. Todos os transectos realizados em áreas de capoeira foram dispostos paralelamente à borda da mata primária mais próxima. Os transectos nas capoeiras foram classificados em quatro categorias de distância em relação à mata primária: próximo a mata (0-50 m); intermediário 1 (51-100 m); intermediário 2 (101-200m) e longe (acima de 200m). Com esta categorização o modelo perde informação, porém este método tende a corrigir as imperfeições na medida de distância até a

mata. Outro fator levado em conta foi à presença de igarapés. Como existe uma área ao redor dos igarapés onde geralmente a cobertura vegetal não foi alterada pelos fazendeiros, áreas de baixio não foram amostradas neste trabalho, apenas vertentes e platôs. Mapas com a descrição de cada transecto, assim como sua posição aproximada estão disponíveis no Anexo 1.

Nas áreas de capoeira dominada por *Cecropia*, o gradiente de idades foi relativamente curto. Apenas duas áreas dominadas por *Cecropia*, que foram formadas em um período posterior a 1983, puderam ser encontradas. As áreas dominadas por *Vismia*, por terem sido repetidamente queimadas pelos fazendeiros, possuem um gradiente mais uniformemente distribuído desde sua formação. As idades de formação das capoeiras, bem como o número de vezes que estas foram repetidamente queimadas foram obtidos por sobreposição de imagens de satélite (Landsat) da área (arquivo PDBFF), com auxílio do engenheiro florestal Msc. Marcelo Paustein Moreira. As queimadas realizadas pelos fazendeiros não se estendem por toda a área da fazenda, mas sim em pequenas áreas restritas. Estas áreas não eram queimadas anualmente, mas com intervalos variáveis, dependendo do uso do agricultor gerando uma grande área de capoeiras subdivididas em pequenas áreas com diferentes tempos de abandono e números de vezes a que foram submetidas a queimadas (Paustein-Moreira 2003).

Todos os transectos foram estabelecidos nos anos de 2002-2003. Cada transecto foi percorrido duas vezes por mim e por um ajudante de campo, previamente treinado em identificação de mirmecófitas, de modo a se ter um levantamento preciso da área. Todas as mirmecófitas existentes dentro de cada transecto foram identificadas em campo até espécie, anotando também sua altura e/ou, no caso de *Cordia nodosa*, o número de domáceas presentes. Esta diferença nos métodos de determinação de tamanho é devido ao fato que *C. nodosa* pode se apresentar na variedade de arbusto ou árvore. Árvores pequenas podem ter a mesma altura de arbustos grandes, medindo pelo número de domáceas (= número de internós), padronizei o tamanho como uma estimativa de idade para a espécie. A intenção deste estudo foi comparar a regeneração entre os dois tipos de capoeira, utilizando matas primárias como parâmetro. Sendo assim, plantas lenhosas encontradas na mata primária,

particularmente *Myrcia madida* e plantas do gênero *Tachigalia* maiores que 5 metros de altura, foram excluídas das análises, pois esta foi à altura da maior planta encontrada nas capoeiras. Com este procedimento tentei minimizar a diferença nas idades das plantas entre comunidades, mantendo plantas nascidas dentro do tempo máximo de formação de capoeiras. Contudo, esta exclusão foi realizada apenas quatro casos, pois embora plantas destas duas espécies sejam encontradas no dossel, poucas foram encontradas nos transectos. Ademais, existe uma conhecida sucessão ontogenética em *Tachigalia* (Fonseca 1993; Fonseca & Benson 2003) que poderia mascarar a comparação na especificidade das relações formiga-planta entre ambientes. Plantas mirmecófitas pertencentes ao gênero *Cecropia* não foram utilizadas nas análises por se tratarem de um gênero que compreende apenas espécies pioneiras, sendo encontradas apenas em clareiras em florestas primárias. Contudo nenhum espécime de *Cecropia* (das espécies mirmecófitas), *Pouruma heterophila* ou *Amaioua guianensis*, encontradas por Fonseca & Ganade (1996) e Bruna *et al.* (2005), em trabalhos nas mesmas localidades, foi encontrado nos transectos aqui estudados.

A densidade de mirmecófitas (o número de plantas encontradas, independente da espécie, por transecto e a densidade de espécies (o número de espécies) por transecto, foram primeiramente comparadas entre a mata contínua e as capoeiras. Posteriormente, se estabeleceu um modelo avaliando apenas os transectos das áreas de capoeiras. Neste modelo foram incluídos os dois tipos de capoeiras como variável categórica, as classes de distâncias em relação à mata contínua, as idades em relação à última queimada/derrubada, e as interações entre os tipos de capoeira e as variáveis medidas.

Além de riqueza e abundância, as modificações na composição de plantas mirmecófitas também foram avaliadas de duas formas: quanto à presença ou ausência de espécies por transecto (dados qualitativos) e quanto à abundância relativa (dados quantitativos). Neste último caso, dividimos a abundância de cada espécie pelo total de indivíduos encontrados em cada transecto (divisão pela soma) (Ferreira 1997). Baseando-se nestes dados, obtivemos uma matriz de associações entre os pontos amostrais utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (Faith *et al.* 1987). O índice de Bray-

Curtis, quando utilizado com dados qualitativos, é denominado Czekanowski ou Sorensen (Belbin 1992). Os dados de composição de mirmecófitas foram ordenados utilizando um HMDS (Escalonamento Multidimensional Híbrido). Este método de ordenação apresenta vantagens sobre outros métodos de ordenação como não pressupor relações lineares entre os atributos e objetos e geralmente resumir mais informação em menos eixos (Kenkel & Órloci 1986; Gauch 1982). Os eixos resultantes de uma ordenação por MDS, ao contrário das técnicas Eingen (como PCA e PCoA), são co-dependentes e não podem ser analisados separadamente (Legendre & Legendre 1998; Manly 1986). Neste tipo de ordenação, o pesquisador tem que determinar previamente o número de dimensões que o programa resumirá a matriz de dissimilaridade. Quanto mais eixos, melhor será a aproximação feita pelo HMDS, capturando a real distância calculada pelos índices de dissimilaridade. Com o intuito de determinar quantos eixos de HMDS foram suficientes para captar a maior parte da variação dos dados, foram feitas ordenações com um, dois, três e quatro eixos (dimensões), tanto para a análise qualitativa como para a quantitativa. Para cada ordenação, obtivemos os índices de “*Stress*”, uma medida da relação das distâncias reais obtidas pelo cálculo do índice de Bray-Curtis/Czekanowski com as distâncias provenientes do HMDS. Como a interpretação dos índices de *Stress* são relativamente difíceis, complementarmente foram realizadas regressões lineares entre a distância real (calculadas pelos índices de dissimilaridade) e a distância aproximada produzida pelas aproximações (iterações) do HMDS. Dessa forma, o R^2 destas regressões descreve a proporção da variância real capturada pela ordenação. A TAB. 1.1 mostra os valores de *Stress* e os R^2 obtidos para cada ordenação, qualitativa e quantitativa. Nos dois casos, a partir de três dimensões existe um baixo incremento na captura pela ordenação da porcentagem de variação original, portanto foram utilizados três eixos como índice da composição da comunidade.

Tabela 1.1: Índices de *Stress* e valores de R^2 (proporção da variância das distâncias originais explicadas pelas distâncias derivadas pelo HMDS) para o HMDS em um, dois, três e quatros eixos para dados quantitativos (obtidos pela proporção real, com índice de dissimilaridade de Bray-Curtis) e qualitativos (obtidos com matriz de presença ou ausência, com índice de dissimilaridade de Czekanowski).

	Número de eixos							
	Dados quantitativos				Dados qualitativos			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Stress	0,424	0,219	0,119	0,082	0,377	0,212	0,149	0,117
R^2 (%)	47,6	76,2	90,0	93,6	58,8	79,2	87,8	93,0

Para avaliar a existência de diferenças na composição da comunidade entre matas e capoeiras e entre diferentes tipos de capoeira utilizei os três eixos obtidos no HMDS como variáveis dependentes em modelos de análise de variância e de covariância multivariada (MANOVA e MANCOVA). Primeiramente, foram realizadas MANOVAS (análises de variância multivariada) para determinar a existência de diferenças entre pontos realizados na mata primária e nas áreas sucessionais. Posteriormente, os pontos realizados na mata foram excluídos, e um segundo modelo foi conduzido com o intuito de se determinar se a composição de plantas é diferente entre tipos de capoeiras, se está relacionada com a idade da capoeira, com a distância até a borda da mata contínua (covariáveis) e se a composição muda diferentemente com estes últimos dois parâmetros entre capoeiras de *Cecropia* e de *Vismia* por meio de interações entre as variáveis. Em todos os casos a composição foi analisada por modelos de MANCOVA (Análise de covariância multivariada) utilizando as ordenações da comunidade, tanto para presença ou ausência (qualitativo), quanto para a abundância relativa por transecto (quantitativo) como variável dependente. O HMDS de dois eixos, mesmo capturando menos variação que o utilizado para as análises estatísticas (três eixos; TAB. 1.1) foi utilizado para a confecção de gráficos por

ser mais facilmente visualizável. Estes gráficos servem para demonstrar a diferença na composição entre mata e diferentes capoeiras, mas não para a visualização de modificações contínuas. Como houve diferença no fator que estrutura a comunidade entre capoeiras de *Vismia* e *Cecropia*, para cada tipo de capoeira construí gráficos da distribuição da abundância de cada espécie por transecto, em relação à variável que se mostrou significativamente relacionada nos modelos de MANCOVA (número de queimadas para capoeira de *Vismia* e idade desde o abandono para *Cecropia*). As espécies foram ordenadas por ordenação direta, para a visualização do padrão de modificação. Estes gráficos foram feitos utilizando o programa Comunidata (Dias 2005).

Relação formiga-planta

Cada planta encontrada nos transectos foi avaliada quanto a presença de colônias de formigas associadas e se esta colônia possuía atividade externa à domáceia. Para isto, observei se havia operárias forrageando sobre as folhas da planta ou se, após três toques nos ramos, as formigas saíram das domáceas para patrulhar as folhas. Exemplos de formigas em todas as plantas encontradas foram coletadas e levados para o laboratório para identificação até o nível de espécie, quando possível, ou então foram morfoespéciadas.

Para determinar se a composição de formigas encontradas varia em função da composição das plantas hospedeiras e se este padrão é encontrado nos três tipos vegetacionais, utilizei testes de Mantel. Para isso calculei a matriz de similaridade com os transectos como réplicas, utilizando o Índice de Bray-Curtis para plantas e formigas separadamente. Posteriormente, realizei os testes de Mantel (1000 iterações) para as três formações vegetais utilizando o programa PATN (Belbin 1992).

Em cada ambiente (mata não perturbada, capoeira de *Cecropia* e de *Vismia*) foi obtida a proporção de plantas não colonizadas por espécie. Para obter esta proporção, para cada espécie de mirmecófita, o número somado de plantas que não apresentou colônia de formiga de qualquer espécie foi dividido

pelo número total de plantas encontrado naquele ambiente. Foi observado um alto índice de ataque por macacos da espécie *Cebus apella* em 2002 na fazenda Dimona causando mortalidade da colônia. Sendo assim, os dados sobre ocupação em *C. nodosa* nesta fazenda foram excluídos das análises estatísticas. Este evento localizado (destruição de domáceas por macacos) é descrito no Capítulo 4.

Adicionalmente, para cada espécie de planta foi determinada qual espécie, ou morfoespécie de formiga, é a principal colonizadora (ou colonizadora primária). Para isso, o número de plantas ocupadas por cada espécie de formiga foi dividido pelo número total de plantas colonizadas nos pontos em mata primária. Foi considerada como principal colonizadora, a espécie de formiga que ocupou mais de 50% de cada espécie de mirmecófita e, conjuntamente, se apresentou em um número igual ou superior ao dobro de plantas que a segunda espécie mais freqüente. Caso haja registros na literatura, dados sobre a biologia da espécie em questão também foram utilizados como critério para esta determinação. Com exceção de *Palicourea corimbyfera*, todas as plantas estudadas apresentaram uma espécie de formiga que atendesse a essas premissas, sendo *P. corimbyfera* excluída das análises por não ser considerada uma planta mirmecófita obrigatória. A exclusão desta espécie também pode ser baseada em uma informação biológica: a espécie de formiga mais encontrada nesta planta, *Crematogaster brasiliensis*, ao contrário das encontradas nidificando em todas as outras espécies de mirmecófitas, não é obrigatoriamente associada à planta, sendo encontrada majoritariamente nidificando em ramos ocos, ramos secos, ou no solo.

A espécie de formiga classificada como principal colonizadora foi categorizada como “especialista”, ou principal parceiro, e as espécies restantes foram categorizadas como “secundárias”. A caracterização como secundária pode abranger tanto espécies que apresentam associações específicas e obrigatórias com suas plantas hospedeiras, mas que naturalmente, ou ao menos regionalmente, ocorrem em uma menor densidade que a espécie principal, como também espécies oportunistas, que não têm histórico evolutivo em associações mirmecofíticas. Contudo, como utilizei a comparação apenas da formiga específica, esta separação atende com eficiência as necessidades

deste estudo por demonstrar, mesmo que de forma conservadora, uma modificação nas proporções de formigas especialistas em função da do ambiente.

Eleita a principal colonizadora de cada espécie de planta, foi posteriormente calculada a proporção de associações específicas em cada ambiente. Para isso, para cada espécie de planta, foi obtida a proporção de plantas colonizadas pela formiga especialista dividindo o número de plantas ocupadas por estas pelo número total de plantas ocupadas encontradas em cada ambiente estudado. Foi obtida também a proporção de associações específicas para as espécies de formigas categorizadas como principais colonizadoras, seguindo os mesmos padrões descritos acima. Dividiu-se o número de associações com o parceiro específico pelo número total de associações promovidas com aquela espécie para cada ambiente.

Por último, foi também obtida a proporção de plantas associadas a seus principais parceiros, que apresentavam colônias inativas. Para isso, o número de plantas de cada espécie que se encontraram colonizadas pelo principal parceiro e que a colônia possuía atividade externa às domáceas, foi dividido pelo número total de associações específicas daquela espécie de planta por ambiente. Para fins estatísticos, selecionei apenas as espécies que foram representadas por, no mínimo, 10 plantas com associações específicas por habitat. Devido a isso, as capoeiras de *Cecropia* não puderam ser incluídas nesta análise, provavelmente por serem menos amostradas (apenas nove pontos realizados enquanto 10 foram realizados em capoeiras de *Vismia*). Logo, capoeiras de *Cecropia* apresentaram em todos os pontos somados, apenas duas espécies de plantas com mais de 10 representantes. Mesmo em capoeiras de *Vismia*, apenas seis espécies de planta também atenderam estas premissas; *Tachigalia* spp. e *Tococa bulifera* tiveram de ser excluídas.

As proporções de plantas desocupadas, assim como plantas ocupadas pelo parceiro principal e plantas com colônias inativas foram comparadas de forma pareada por espécie, entre diferentes ambientes estudados utilizando testes de Wilcoxon (Wilcoxon Signed Ranked Test - Zar 1996), no qual cada espécie de planta foi considerada uma réplica. Este teste, por ser de rankings e pareado, não apresenta problemas de cunho filogenético da comparação entre

ambientes utilizando espécies como réplicas, comparando apenas a modificação nas proporções entre ambientes para cada espécie. O mesmo procedimento estatístico foi utilizado para se avaliar diferenças nas proporções de formigas associadas ao parceiro principal por habitat.

Resultados

Riqueza, abundância e composição de plantas mirmecófitas

Em todos os 27 transectos foram amostradas 753 plantas mirmecófitas pertencentes a 10 espécies. O nome das espécies de plantas, assim como a das formigas associadas está em anexo (Anexo 2). Todas as espécies de mirmecófitas encontradas em florestas primárias foram também coletadas em capoeiras, com exceção de *Maieta guianensis*, não coletada em capoeiras de *Vismia*.

A densidade total de plantas foi quase quatro vezes maior em matas contínuas (456 plantas, ou 190/ha), do que em capoeiras dominadas por *Cecropia* (126 ou 46,7 plantas/ha) ou capoeiras de *Vismia* (171 ou 56,7 plantas/ha), havendo diferença entre os ambiente estudados ($F = 41,83$; $gl=2,26$; $p < 0,001$). Em um teste *a posteriori* pude observar que a densidade foi muito maior em matas que em capoeiras (Tukey HSD; $p < 0,001$, para os duas comparações), mas não variou entre os diferentes tipos de capoeiras (Tukey HSD; $p = 0,809$) (FIG. 1.2). A densidade de plantas por transecto não apresentou relação com nenhuma das variáveis ambientais medidas (TAB. 1.2).

A densidade de espécies de mirmecófitas por transecto foi maior na mata que na capoeira de *Vismia* (Tukey HSD $p = 0,007$) e de *Cecropia* (Tukey HSD; $p = 0,001$), mas não houve diferença entre as capoeiras (Tukey HSD $p = 0,585$) (FIG. 1.2). Não houve relação entre riqueza de mirmecófitas com nenhuma das variáveis medidas (TAB. 1.2). Porém, em dois pontos em capoeiras realizados próximos à mata contínua, uma maior abundância e riqueza foram encontradas em. Estes dois pontos apresentaram uma abundância quase duas vezes maior (30 e 17 plantas) que a média da abundância (14,12 plantas) geral de capoeiras. A riqueza por transecto também segue o mesmo padrão. Os dois pontos localizados na borda da mata apresentaram sete espécies de mirmecófitas, enquanto a média para os pontos restantes foi igual a 4,5 espécies. Apenas um outro ponto, localizado também próximo (a 25 m) à mata apresentou sete espécies de

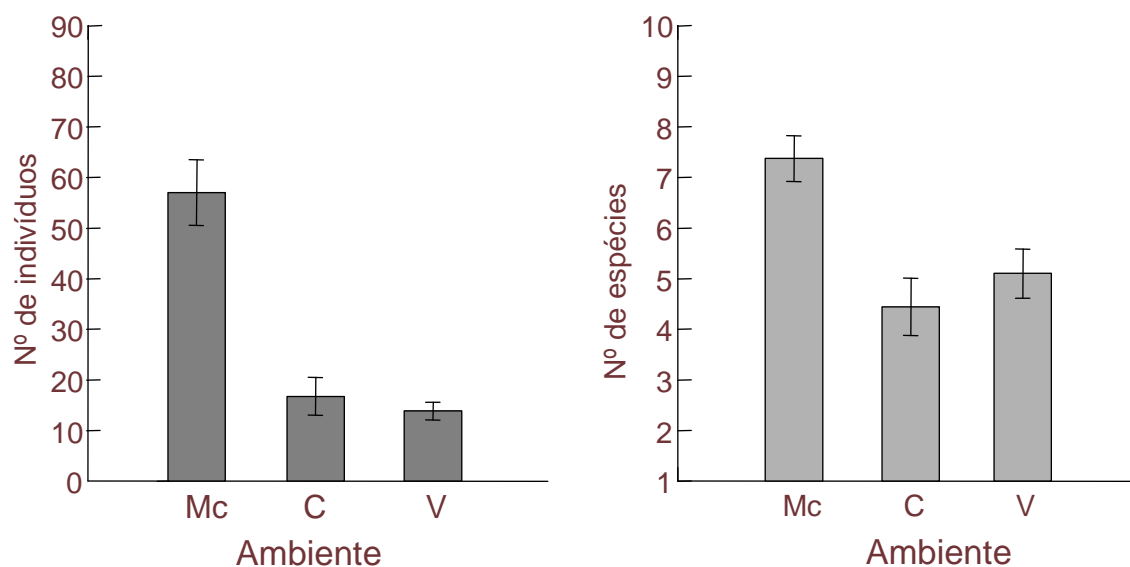


Figura 1.2: Média (± 1 E.P.) da densidade de plantas (à esquerda) e da densidade de espécies entre matas primárias (Mc), capoeiras dominadas por *Cecropia* (C), e capoeiras dominadas por *Vismia* (V).

Tabela 1.2: Resultados estatísticos dos dois modelos (GLM), para comparação entre a abundância de indivíduos e do número de espécies por transecto, entre diferentes tipos de capoeiras, sua relação com a distância até a mata primária, com a idade de abandono e interações entre o tipo de capoeira e os demais fatores. O modelo não foi significativo mesmo após a retirada das interações.

Efeito	Abundância de indivíduos			Densidade de espécies		
	gl	F	p	gl	F	p
Tipo de capoeira	1	0,001	0,971	1	0,038	0,848
Idade	1	0,080	0,782	1	0,029	0,867
Distância	1	0,038	0,849	1	0,110	0,746
Tipo*idade	1	0,178	0,680	1	0,313	0,585
Tipo*Distância	1	0,001	0,970	1	0,884	0,364
Erro	13			13		

mirmecófitas. Porém, mesmo com um maior número de indivíduos e de espécies na borda, nos seis pontos localizados a menos de 50 m da borda a variação na riqueza e abundância foi muito alta.

As espécies mais comuns (abundância e frequência) em matas e capoeiras foram *Hirtella myrmecophila* e *Cordia nodosa*. A primeira esteve presente em todos os transectos realizados em áreas de mata e não foi encontrada apenas em um transecto em uma capoeira dominada por *Vismia*. Já *C. nodosa* não foi encontrada em apenas duas áreas de *Cecropia* e em uma área de *Vismia*. Houve diferença entre capoeiras quanto à abundância de *C. nodosa* e de *H. myrmecophila*. Enquanto *C. nodosa* foi mais abundante em capoeira de *Vismia* ($t=-2,107$; $gl=17$; $p=0,05$), *H. myrmecophila* apresentou uma tendência a ser mais abundante em capoeiras de *Cecropia* ($t=-1,977$, $gl=17$; $p=0,06$). De modo geral todas as plantas ocorreram pelo menos uma vez nos dois tipos de capoeiras, com exceção de *Maieta guianensis*, que não foi encontrada em capoeiras de *Vismia*, sendo encontrados também apenas um indivíduo em duas capoeiras de *Cecropia*. A ausência desta espécie nas áreas sucessionais é discutida no segundo capítulo desta tese.

Duas espécies de plantas são proporcionalmente mais abundantes em capoeiras de *Vismia*: *Palicourea corymbifera* e *Duroia saccifera*. A primeira pode não ser considerada uma espécie mirmecófita típica, pois embora seja raramente encontrada sem formigas nidificando, a espécie de formiga (*C. brasiliensis*) mais comumente encontrada é típica de solo, que nidifica em troncos ocos. Somado a isto, esta planta parece não apresentar nenhuma especialização para nidificação de formigas, além do espaço disponível (caule oco). Não foi observada a ocorrência de um lugar pré-determinado para facilitar o acesso de formigas (prostoma), ou “filtrar” formigas oportunistas como ocorre em diversas espécies mirmecofíticas de *Cecropia* (Benson 1985). As formigas encontradas nesta planta, a maior parte pertencente ao gênero *Crematogaster* (como *C. limata* e *C. brasiliensis*), perfuram o tronco, usam como entrada buracos feitos por herbívoros ou outros danos físicos para acessarem as câmaras internas e colonizar a planta. Outra espécie também muito comum em *P. corymbifera* foi *Pachycondyla unidentata*. Esta espécie de formiga até então só havia sido registrada localmente habitando *C. nodosa* (H.L.Vasconcelos, com. pess.), não sendo capturada em armadilhas de solo. *P. unidentata* abre grandes buracos em domáceas de *C. nodosa* para nidificar, embora não defenda nenhuma das espécies de planta contra herbívoros, agindo

possivelmente como uma parasita dessas duas espécies de mirmecófitas (obs. pess.).

A segunda espécie de planta que se apresenta em maior abundância em capoeiras é *Duroia saccifera*. Esta espécie apresentou uma densidade semelhante à matas primárias (Anexo 2), porém dos oito indivíduos contabilizados em matas, cinco foram encontrados em apenas um transecto, sendo este localizado próximo à uma floresta de campinarana, uma área diferente de todos os outros pontos amostrados. Os espécimes encontrados em capoeiras se mostraram distribuídos de forma muito mais eqüitativa.

Para as duas plantas mais abundantes, *H. myrmecophila* e *C. nodosa*, a distribuição proporcional de tamanhos não diferiu entre os ambientes estudados, mesmo havendo menos plantas grandes em ambientes perturbados (Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,2$ para as duas comparações; FIG. 1.3). Porém, mesmo não havendo diferença estatística para as populações como um todo, a proporção de plântulas (ou plantas pequenas que ainda apresentavam folhas juvenis e sem domáceas) encontradas em capoeiras foi extremamente baixa, ou próximas a zero para as duas espécies. Em *H. myrmecophila* foram encontradas 18 plântulas em mata contínua, o equivalente a 12,8% da população amostrada neste ambiente. Em capoeiras de *Cecropia*, foram encontradas apenas três plântulas em todos os pontos amostrais (5,3%) enquanto em capoeiras de *Vismia*, embora tenham sido mais intensivamente amostradas, nenhuma plântula foi encontrada. Para *Cordia nodosa* a situação foi similar: 12 plântulas encontradas em mata (12,5 % da população), porém apenas uma em capoeiras de *Cecropia* (3,6%) e uma em capoeiras de *Vismia* (1,7%). Adicionalmente, nenhuma plântula das outras espécies de mirmecófitas foi encontrada nos transectos (FIG 1.3).

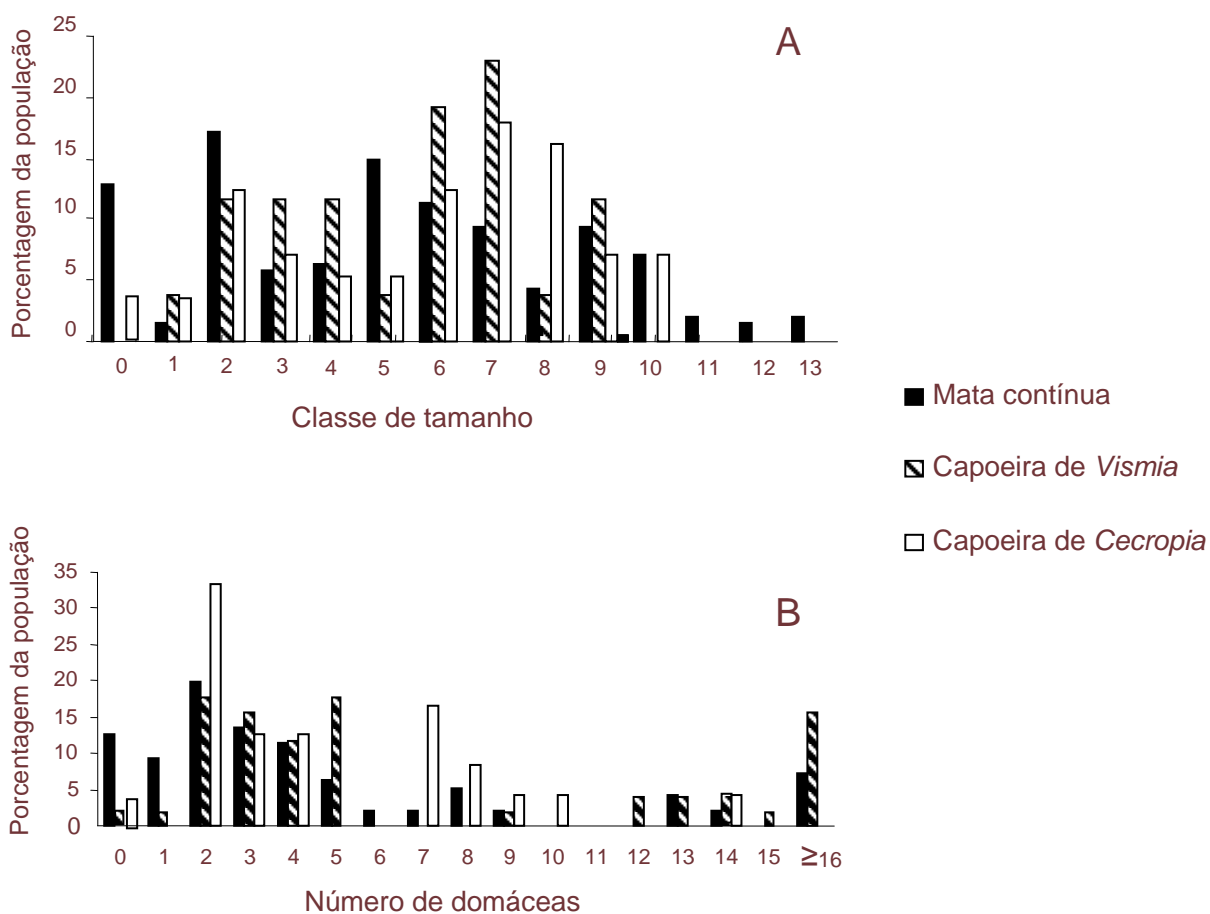


Figura 1.3: Distribuição de tamanhos em *Hirtella myrmecophilla* (A) e *Cordia nodosa* (B) em áreas de mata contínua, capoeiras de *Vismia* e capoeiras de *Cecropia*. Para *H. myrmecophilla* as plantas foram divididas em classes de tamanho. As classes de tamanho de 0 a 4 correspondem a divisões de 25 cm (Ex. classe 0=plantas de 1 cm a 25 cm). Plantas de 1 a 3 m foram divididas em classes de 50 cm (e.g. classe 5=101 a 150 cm). De 4 m em diante as plantas foram divididas em classes de 100 cm (Ex. classe 10=301 cm a 400 cm). A classe 13 corresponde a plantas maiores que sete m. Em *C. nodosa*, por ser arbustiva, a divisão de tamanhos foi feita pelo número de domáceas (ou número de internós).

A composição de espécies de plantas mirmecófitas (resumida em três eixos de HMDS) apresentou diferenças significativas entre capoeiras e mata primária quando analisados dados quantitativos ou a proporção relativa de

cada espécie por transecto (Pillai-trace=0,792; $F=4,652$; $gl=2,24$; $p=0,02$). Mas esta diferença desapareceu quando analisamos os dados em uma matriz qualitativa (presença/ausência) (Pillai-trace=0,232; $F=2,31$ $dl=2,23$; $p=0,103$) (FIG. 1.4). O padrão capturado pelo HMDS utilizando a matriz quantitativa também não se mostrou relacionado com nenhuma das variáveis medidas.

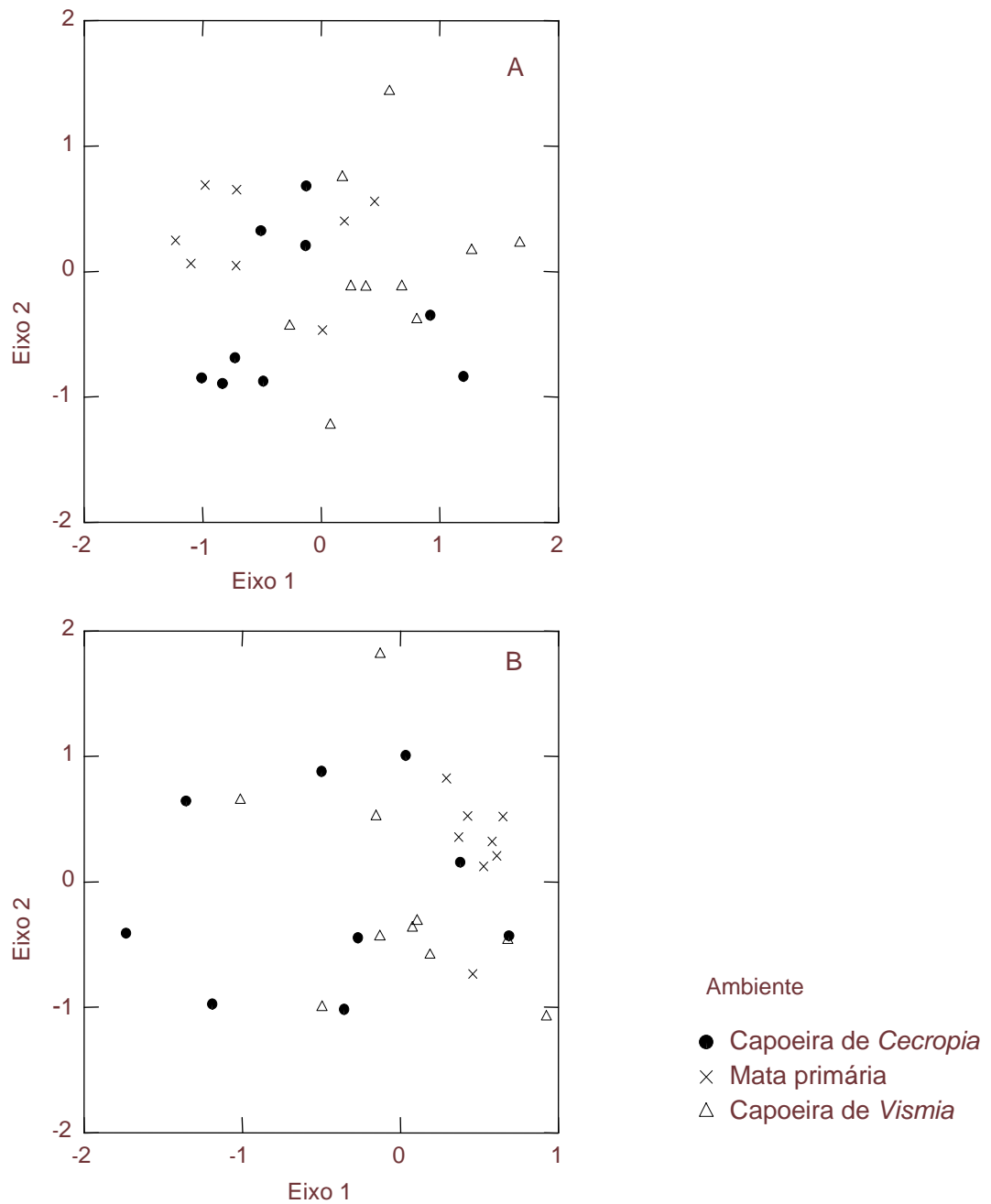


Figura 1.4: Composição de plantas mirmecófitas, resumidas em dois eixos de HMDS em mata não perturbada, capoeiras de *Vismia* e capoeiras de *Cecropia*. O gráfico “A” representa a composição da comunidade utilizando uma matriz quantitativa. O gráfico “B” foi gerado utilizando uma matriz qualitativa (presença ou ausência).

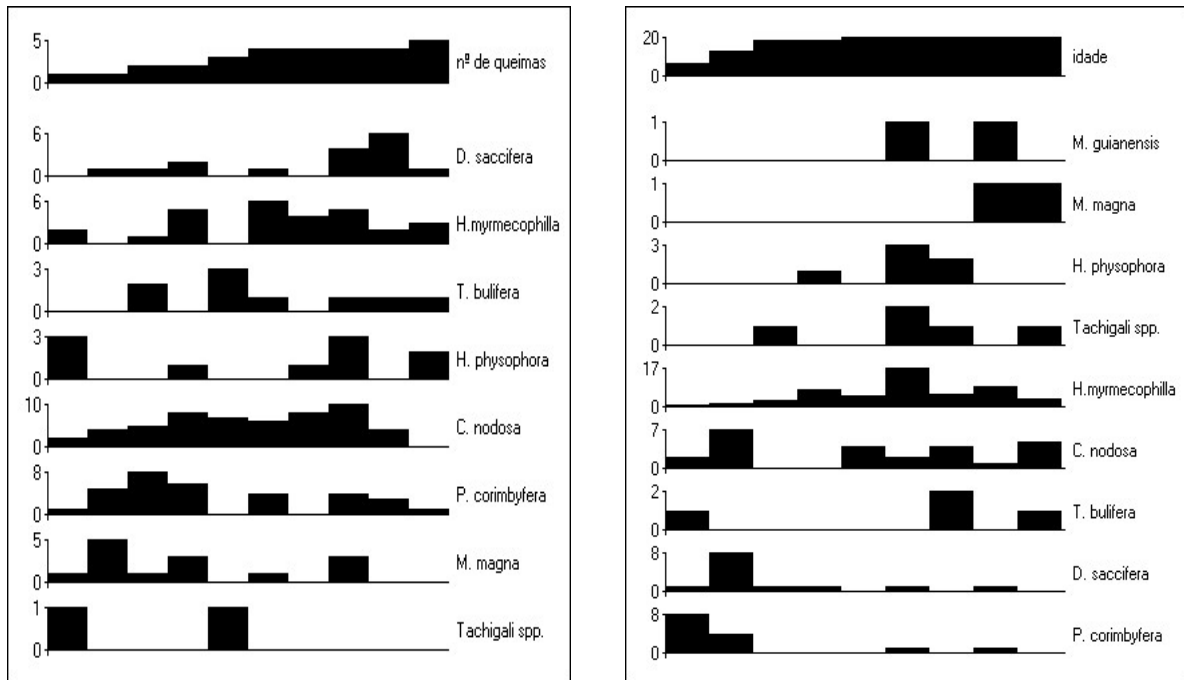


Figura 1.5: Abundância de todas as espécies para cada transecto em capoeiras de *Vismia* (à esquerda) e capoeiras de *Cecropia* (direita). O eixo X de todos os gráficos corresponde aos transectos realizados, ordenados pelo número de queimas a que a área foi submetida, ou a idade da área de capoeira desde o abandono, como indicado pelos gráficos na parte superior às duas colunas. As espécies de plantas foram também ordenadas para melhor observação do padrão de modificações em relação à variável ordenadora (nº de queimas ou idade).

Trabalhando com a matriz de composição de mirmeecófitas quantitativa, as áreas de capoeiras foram diferentes entre si (TAB. 1.3). Não foi encontrada relação entre distância da mata contínua e com a idade da capoeira, porém foi observada forte interação entre o tipo de capoeira e a idade desde o último desmatamento ou queima. Em teste *a posteriori* pude observar que a composição de plantas em capoeiras dominadas por *Cecropia* muda com o avanço de idade (TAB. 1.3, FIG 1.5). Em capoeiras de *Vismia*, este padrão não pode ser encontrado, contudo pode ser observado que a composição nestas capoeiras muda de acordo com o número de queimadas a que a área foi submetida (TAB. 1.3b, FIG. 1.5).

Um dos transectos sorteados em mata contínua foi realizado próximo de uma área de campinarana, sendo esta uma vegetação diferenciada. Este apresenta composição de plantas mais similar às áreas de capoeira que aos demais pontos de mata contínua nos dois gráficos. Com exceção deste ponto, as áreas de mata contínua foram muito similares entre si, formando um grupo bem definido, enquanto as capoeiras apresentaram uma variação muito grande na composição entre pontos (alta diversidade beta). No gráfico pode-se notar que notando apenas as distâncias do Eixo 2, sete pontos de capoeiras (correspondentes às capoeiras formadas em 1983) que se apresentam próximos aos pontos de mata primária e outros dois, formados posteriormente se encontram mais dissimilares à mata (FIG. 1.4). Da mesma forma, as capoeiras de *Vismia* mais similares à mata contínua, foram submetidas a um ou dois incêndios desde sua formação (TAB. 1.3b, FIG. 1.5).

Tabela 1.3: Resultados da MANCOVA relativos à comparação entre a composição de plantas mirmecófitas entre capoeiras de *Vismia* e *Cecropia* utilizando dados quantitativos (sumarizados em três eixos de HMDS). Foi avaliado o tipo de capoeira, a idade desde o abandono, a distância em ralação à mata contínua e interações entre o tipo de capoeira e os demais fatores. Os valores que apresentam diferença significativa estão em negrito.

Fator	Pillai trace	F	G.L	P
Constante	0,298	1,558	3,11	0,255
Tipo de capoeira	0,595	5,398	3,11	0,016
Idade da capoeira	0,192	0,869	3,11	0,486
Distância	0,180	0,807	3,11	0,516
Tipo*Idade	0,674	7,579	3,11	0,005
Tipo*Distância	0,133	0,487	3,11	0,698

Tabela 1.3a: Resultados da correlação canônica avaliando o efeito do tempo de abandono sobre a composição da comunidade de capoeiras de *Cecropia* (utilizando três eixos de HMDS).

Fator	Pillai trace	F	G.L	P
Constante	0,929	21,872	3,5	0,003
Idade	0,941	26,646	3,5	0,002

Tabela 1.3b: Resultados da correlação canônica múltipla avaliando o efeito do número de queimas a que a área foi submetida e da idade de abandono sobre a composição de plantas mirmecófitas em capoeiras de *Vismia*.

Fator	Pillai trace	F	G.L	P
Constante	0,543	1,979	3,5	0,236
Idade	0,228	0,493	3,5	0,702
Nº de queimadas	0,775	5,744	3,5	0,045

Relação formiga-planta

Independentemente da espécie, nas 753 plantas coletadas em todos os ambientes, 583 foram encontradas colonizadas. Nessas plantas foram encontradas 41 espécies/morfoespécies de formigas nidificando. Outras oito espécies/morfoespécies também foram encontradas forrageando ou cultivando coccídeos e outros hemípteros nas plantas, mas estas não nidificavam na planta hospedeira. Dezenove das espécies encontradas nidificando foram coletadas na mesma área utilizando iscas no solo em estudos anteriores (Vasconcelos 1999) e nitidamente são espécies oportunistas em mirmecófitas. Algumas destas se apresentam em alta abundância e em mais de uma espécie de planta, como *Crematogaster brasiliensis*, que foi encontrada nidificando em *H. myrmecophila*, *C. nodosa*, *P. corymbifera* e *Tachigalia* spp.. Essa formiga é arborícola e facilmente encontrada em florestas secundárias, particularmente dominadas por *Vismia* (Vasconcelos 1999). Das espécies reconhecidamente oportunistas, não observei morfoespécies do gênero *Azteca*. Este gênero foi altamente representativo nas amostragens, totalizando 12 morfoespécies encontradas em 101 plantas. *Azteca* possui espécies mirmecofíticas obrigatórias, colonizadoras de *Tachigalia* (*Azteca* sp.1, *Azteca schummi* cff., Fonseca 1994) e *C. nodosa* (*Azteca* sp.2). Porém, devido à dificuldade na identificação, com muitas espécies crípticas que são separadas apenas por caracteres presentes nas rainhas e a carência de conhecimento taxonômico e biológico sobre este gênero, grande parte das espécies coletadas não pode ser identificada e, conseqüentemente categorizada como oportunista ou especialista com base em literatura. Com exceção da morfoespécie especialista em *C. nodosa* (*Azteca* sp.2 – ver Anexo 2), este gênero foi proporcionalmente o mais coletado em capoeiras de maneira geral (11 spp e 21 colônias, coletadas em 234 plantas) que em mata contínua (5 spp e 8 colônias em 349 plantas).

Das 41 espécies de formigas, 20 foram encontradas apenas uma vez. Retirando as espécies pertencentes ao gênero *Azteca*, todas estas espécies foram encontradas também em estudos prévios com coletas no solo (Vasconcelos 1999), sendo claramente espécies oportunistas. O número de espécies que ocorreram apenas uma vez foi de sete para mata e capoeira de

Cecropia e 6 para capoeiras de *Vismia*. Treze destas espécies foram encontradas em *Cordia nodosa*. Porém, como o número de plantas colonizadas foi cerca de quatro vezes maior em áreas de mata, espécies únicas foram proporcionalmente mais encontradas em capoeiras.

A composição da comunidade de plantas se mostrou altamente relacionada (teste de Mantel; $p < 0,001$) com a comunidade de formigas ($rM = 0,678$; $0,668$ e $0,704$ para a relação na mata contínua, capoeira de *Cecropia* e de *Vismia*, respectivamente). Porém, modificações na porcentagem de plantas ocupadas puderam ser observadas. Todas as espécies encontradas em capoeiras de *Vismia* apresentaram uma maior proporção de plantas desocupadas que áreas de mata contínua (Wilcoxon; $Z = 2,37$; $p = 0,018$). Em capoeiras de *Cecropia*, as proporções de plantas desocupadas foram similares à mata contínua, não havendo diferença significativa ($Z = 1,183$; $p = 0,237$). Houve uma tendência de que as proporções de plantas colonizadas fossem maiores em capoeiras de *Cecropia* que em *Vismia* ($Z = 1,86$; $p = 0,062$) (FIG. 1.6).

Um padrão similar foi observado para a proporção de plantas ocupadas pelo principal colonizador. Em média, não houve diferença entre áreas de mata e capoeiras de *Cecropia* ($Z = 1,18$; $p = 0,237$), havendo alguns casos em que a proporção de plantas abrigando formigas especialistas aumentou nessas capoeiras. Em capoeiras de *Vismia*, no entanto, houve muita variação na magnitude da diferença, mas em quase todos os casos esta proporção se mostrou menor que em áreas de mata ($Z = 2,2$; $p = 0,02$). Apenas uma espécie (*Duroia saccifera*) se mostrou colonizada em maior proporção pelo colonizador principal (*Allomerus septemarticulatus*) em capoeiras de *Vismia* que em matas contínuas. Esta diferença na proporção entre as duas áreas foi sutil: enquanto 66,7% das plantas em áreas de mata foram colonizadas por *A. septemarticulatus*, 69,2% das plantas encontradas em capoeiras de *Vismia* estavam também colonizadas por esta espécie (FIG. 1.6). Não houve diferenças na proporção de plantas colonizadas pelo colonizador principal entre as duas capoeiras ($Z = 1,69$; $p = 0,09$).

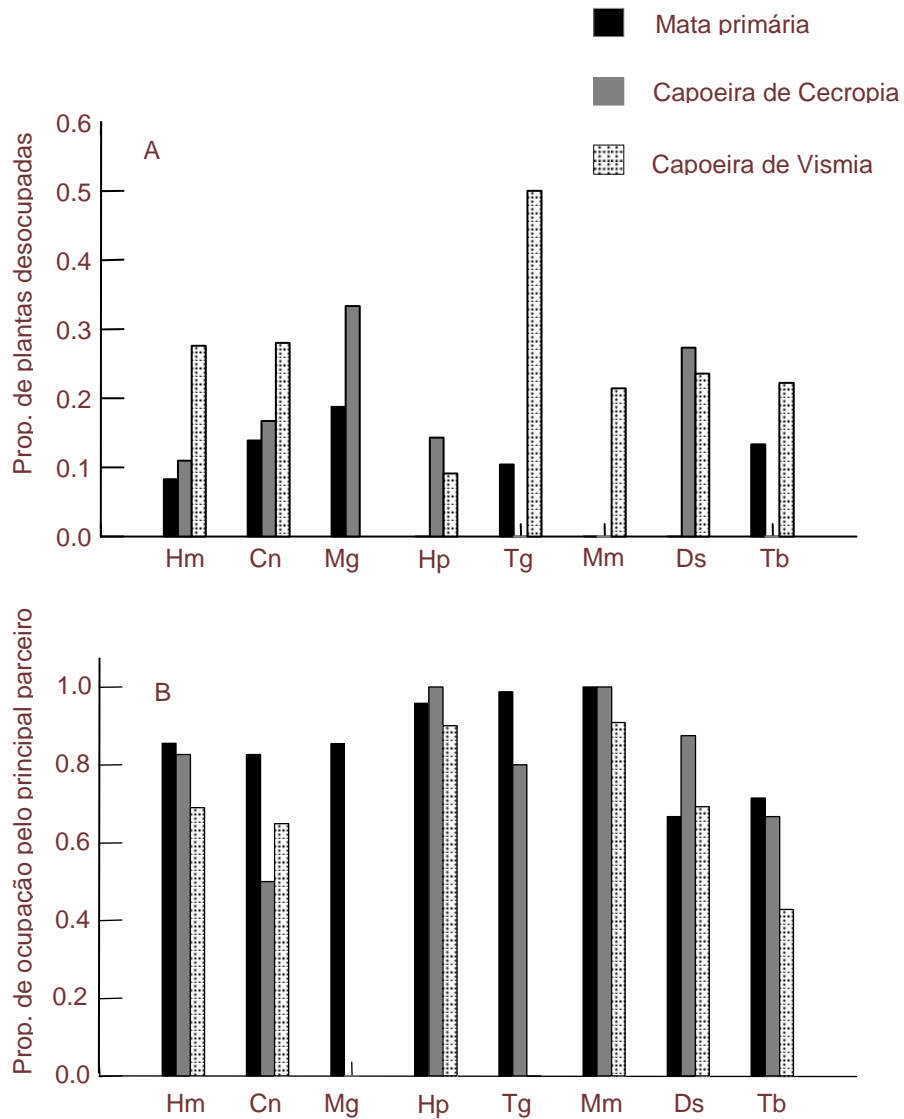


Figura 1.6: Proporção de plantas de cada espécie que não apresentaram colônias (A) e, proporção de plantas colonizadas ocupadas pelo principal hospedeiro (B) para cada um dos ambientes estudados: mata não perturbada (preto), capoeiras de *Cecropia* (cinza) e capoeiras de *Vismia* (pontilhado). Os códigos no eixo X indicam cada uma das espécies de mirmecófitas, ordenadas por abundância, utilizadas na análise. São elas: Hm=*Hirtella myrmecophila*; Cn=*Cordia nodosa*; Mg=*Maieta guianensis*; Hp=*Hirtella physophora*; Tg=*Tachigalia* spp.; Mm=*Myrcia magna*; Ds=*Duroia saccifera* e Tb=*Tococa bullifera*.

Mesmo as plantas colonizadas pelo colonizador principal apresentaram diferenças na proporção de plantas por espécie, cujas colônias possuíam atividade externa à domácea ($Z=-2,023$; $p=0,043$) entre capoeiras de *Vismia* e matas não perturbadas. Em capoeiras de *Cecropia* as proporções não foram comparáveis, dado o menor número de plantas neste ambiente. Porém as duas espécies mais bem representadas neste tipo de capoeira, *H. myrmecophila* e *C. nodosa*, também abrigaram duas e três vezes, respectivamente, menos colônias ativas que em mata.

A proporção de associações específicas às plantas por parte das formigas não apresentou diferenças significativas (Wilcoxon; $p>0,1$ para todas as comparações). Neste caso, as proporções de associações com os principais parceiros foram iguais ou muito próximas a um (1). Isto demonstra que as relações são assimétricas, ou seja, espécies de formigas obrigatoriamente associadas a mirmecófitas têm menor probabilidade de se associar a muitos parceiros que as plantas que habitam. Esta probabilidade não muda com variações entre ambientes.

Discussão

Riqueza, abundância e composição de plantas mirmecófitas

Assumindo que a densidade de plantas mirmecófitas no período anterior a formação das capoeiras era similar à encontrada atualmente nas florestas primárias, era esperado um incremento de espécies e indivíduos relacionado com o aumento da idade das capoeiras amostradas. Contudo, não observei esta relação avaliando os padrões de riqueza e abundância nas diferentes capoeiras. É possível que, neste caso, a gama de idades amostrada (7 a 20 anos) tenha sido insuficiente para capturar um efeito cumulativo na abundância de indivíduos ou na acumulação de espécies ao longo do tempo. Como o universo amostral restringe a riqueza a, no máximo, 10 espécies de plantas, apenas um padrão muito forte seria capturado e, dada a variação entre pontos, os modelos de regressão podem não ter tido poder para capturar uma possível relação fraca. Também não observei relação da riqueza e de abundância de mirmecófitas com a distância em relação à mata. Essa distância, indiretamente associada ao aporte de sementes em áreas sucessionais, foi considerada como um dos principais limitantes ao estabelecimento de plantas (Hooper *et al.* 2004). Nesses dois casos, suponho que o desenho experimental pode não ter sido eficiente para capturar um padrão fraco e/ou, provavelmente não linear em relação à distância. Estes resultados podem indicar também que a influência da distância pode ser sentida apenas em ambientes marginais, não havendo um padrão contínuo (linear) de modificações na riqueza e na abundância. Este padrão é reforçado pela maior riqueza e abundância encontradas em pontos de capoeiras junto a mata primária. Esses resultados foram diferentes dos encontrados por Mesquita *et al.* (2001) estudando o processo de sucessão de plantas lenhosas nas mesmas áreas onde realizei este estudo. A diferença entre os estudos também pode ser devida a diferenças entre os universos amostrais. Enquanto Mesquita *et al.* (2001) estudaram todas as plantas lenhosas típicas de florestas maduras (300 espécies), este estudo teve como foco um pequeno grupo de plantas, sendo que nem todas são lenhosas e de mesmo porte. A ausência de diferenças entre os dois tipos sucessionais pode indicar que outros fatores estejam afetando este grupo em particular quando

comparado com a comunidade geral. Os resultados sugerem que a dispersão de sementes de mirmeecófitas pode não ter um papel predominante na recolonização de ambientes em regeneração, mas sim sua presença no banco de sementes, formado anteriormente à derrubada, e mais provavelmente, ao potencial de rebrota (Uhl *et al.* 1988; Guariguata & Osterag 2001).

Quando foi analisada a composição de plantas, não foram observadas diferenças entre áreas de mata e capoeiras apenas com dados qualitativos (presença ou ausência de espécies). Isto demonstra que as plantas mais comuns encontradas na mata também estiveram presentes nas capoeiras. Este resultado parece contraditório em relação à maior riqueza relativa (espécies/transecto) nestes ambientes, mas claramente demonstra que o que muda nestes casos é a presença de espécies localmente mais raras. Como a composição se baseia em uma matriz de poucas espécies, a ausência de uma ou duas promove modificações grandes na similaridade. Dessa forma, a composição em capoeiras deve variar fortemente, não se comportando como uma categoria uniforme, como observado (FIG 1.4b). *Maieta guianensis*, por exemplo, foi a única espécie presente em quase todos os transectos realizados na mata, mas ausente nas capoeiras. Por outro lado, *Hirtella myrmecophila*, *Cordia nodosa*, e *Hirtella physophora* foram encontradas na maioria dos transectos em todos os ambientes. Estas mesmas espécies também foram as mais abundantes no estudo de Bruna *et al.* (2005). As outras cinco espécies, mais raras, não apresentaram um padrão de ocorrência, podendo sua presença estar condicionada a fatores não avaliados neste trabalho, ou mesmo estocasticamente. Isto pôde ser observado graficamente mesmo quando utilizei a ordenação em dois eixos, (que captura menos variação que a ordenação utilizada para as análises estatísticas, FIG. 1.4b), pois enquanto os pontos realizados em mata contínua se apresentam com uma certa uniformidade, os pontos em capoeiras apresentam uma enorme variabilidade em sua composição, não se comportando como categorias bem definidas. Essa variabilidade não se mostrou associada com nenhum dos fatores avaliados neste estudo.

A forte diferença apontada quando analisamos os dados quantitativos demonstra que as proporções relativas que estas plantas ocorrem nas matas diferem de florestas secundárias. Em capoeiras de *Cecropia* predomina *H.*

myrmecophila, que também é a planta mais comum em florestas primárias (Bruna *et al.* 2005), enquanto em capoeiras de *Vismia* predomina *C. nodosa*. Isto pode estar relacionado à capacidade de rebrota destas espécies. Como já mencionado, a capacidade de rebrota é um dos fatores mais importantes para regeneração de florestas depois de distúrbios leves (Uhl *et al.* 1988). *H. myrmecophilla* possui uma alta capacidade de rebrotamento (obs. pess). Logo, em um ambiente submetido apenas ao corte (capoeiras de *Cecropia*) ela tende a predominar devido a sua maior abundância natural, podendo gerar capoeiras com composição mais similar à mata contínua, como observado. Em capoeiras de *Vismia*, que foram historicamente submetidas a queimadas seqüenciais, a capacidade de regeneração por rebrota, assim como o banco de sementes, podem ter sido total ou parcialmente eliminados. Dessa forma a regeneração deste habitat pode depender da entrada de sementes de outros ambientes, mesmo que este aporte seja independente da distância em relação à mata. Esta hipótese pode ser parcialmente corroborada para neste estudo pelas tendências diferenciais entre a modificação na composição para os dois tipos de capoeiras: enquanto a composição em capoeiras de *Cecropia* muda com a idade pós-abandono, em capoeiras de *Vismia* a composição não muda com a idade, mas sim com o número de queimadas a que a área foi submetida. Quanto mais incêndios, maior o efeito degenerativo sobre o potencial de rebrota e sobre o banco de sementes do ambientes (Uhl *et al.* 1988; Nesptad 1990; Guariguata & Osterag 2001).

Um outro efeito que pode influenciar a recolonização de capoeiras tem seu efeito observado pela diferença nas curvas de distribuição de tamanhos na população para as duas espécies mais abundantes (FIG. 1.3). Dada a existência de plantas em fase reprodutiva em todos os ambientes, o que limitaria o recrutamento de suas próprias sementes gerando plântulas em capoeiras? Três hipóteses não excludentes podem ser levantadas para explicar esta diferença: 1) maior taxa de predação de sementes e herbivoria em plântulas, 2) modificações abióticas e 3) menor aptidão de plantas de capoeira.

A predação de sementes pode ser um fator importante limitando o estabelecimento de plantas arbóreas em áreas degradadas (Archer & Pyke 1991). Em um estudo no nordeste da Amazônia, Nepstad *et al.* (1996) determinaram que 80% das sementes arbóreas presentes em áreas de

pastagens abandonadas são removidas, principalmente por formigas do gênero *Atta*, *Pheidole* e *Solenopsis*, além de roedores em menor escala. As formigas destes gêneros podem não consumir as sementes, porém as depositam em um local onde a germinação é inviável (Nepstad *et al.* 1996; Miriti 1998). Na área onde conduzi este estudo, estes mesmos gêneros de formigas também se apresentam em maior abundância em áreas de capoeira do que em áreas de mata contínua não perturbada (Vasconcelos & Cherrett 1995,1997; Vasconcelos 1999). Logo a predação de sementes de mirmecófitas pode promover a ausência de plântulas em capoeiras. Adicionalmente, caso haja a germinação, uma possível maior pressão de herbivoria em plântulas podem também limitar o estabelecimento de plântulas mirmecófitas nestes ambientes (Archer & Pyke 1991; Nepstad *et al.* 1990).

Fatores abióticos podem também agir sobre o recrutamento de plântulas em florestas em regeneração. Em capoeiras a luminosidade incidente ao solo é muito maior que em áreas de mata contínua, dada a diferença na estrutura da vegetação (p. ex. Murase *et al.* 2003). Conseqüentemente, existe uma maior temperatura e menor umidade que potencialmente podem acarretar em alta mortalidade de plântulas por dissecação. Estas modificações abióticas podem também limitar a capacidade de germinação de sementes que precisam de ambientes ótimos para se estabelecer. Porém, esta maior incidência de luz pode também ter um fator benéfico. Caso a semente germine, dada a menor competição por luz, esta possivelmente passaria muito pouco tempo em um banco de plântulas, atingindo a idade reprodutiva com mais rapidez. Isto, em parte, explicaria a semelhança no formato das curvas de tamanhos de população. Porém, dada a estrutura da vegetação, em capoeiras maduras dominadas por *Cecropia*, onde já há um subosque bem estabelecido (Mesquita *et al.* 2001), a incidência de luz a 1m do chão é muito menor que em capoeiras dominadas por *Vismia*, sendo similar à luminosidade em áreas de mata contínua (R. C. Mesquita, dados não publicados). Dessa forma se esperaria uma diferença, não observada neste estudo, entre os dois tipos de capoeiras. Um fator que pode regular a sobrevivência de plântulas em capoeiras de *Cecropia* seria a mortalidade destas por queda de serrapilheira e ramos. A taxa de troca de folhas é muito maior em florestas em regeneração (Coley & Barone 1996). Como folhas de *Cecropia sciadophilla*, a espécie dominante nestas

capoeiras, são grandes e pesadas, a queda constante destas folhas pode causar a morte de plântulas.

Adicionalmente, partindo do pressuposto teórico que a maioria das plantas mirmecófitas é extremamente dependente de formigas para sua sobrevivência e sucesso reprodutivo (Benson 1985; Davidson & Mckey 1993), caso haja uma menor taxa de colonização ou colonização por formigas oportunistas, ou mesmo uma menor efetividade das formigas em capoeiras como parceiras mutualistas, isto poderá acarretar em maior perda de nutrientes para herbívoros e diminuição de área fotossinteticamente ativa (p. ex. Mckey 1984; Vasconcelos 1991; Izzo & Vasconcelos 2002), além de uma menor absorção de nutrientes disponibilizados por formigas à planta (Treseder *et al.* 1995; Solano & Dejean 2004). Esses fatores podem gerar plantas com menor sucesso reprodutivo, por uma menor produção de sementes e/ou sementes de menor viabilidade que plantas de mata contínua. De fato, o peso fresco de sementes de *C. nodosa* produzidas em plantas de capoeiras é cerca de 20,5% menor que em sementes produzidas em mata contínua ($t=-3,513$, $gl=81$, $p>0,001$; T. J. Izzo dados não publicados). Isto implicaria que mesmo capoeiras maduras, com populações de plantas estabelecidas, ainda seriam dependentes de sementes oriundas da mata contínua para sua persistência ao longo do tempo. Dessa forma, e em conjunto com as hipóteses anteriores, uma menor proporção local de plântulas deveria ser encontrada, gerando uma distribuição de tamanhos similar à encontrada em mata. A soma de todos esses processos indica que as plantas podem estar presentes em florestas em regeneração, mas suas populações podem ser instáveis e não prevalecentes. Experimentos de introdução de sementes de espécies mirmecófitas são necessários para se avaliar a influência de cada um desses três fatores.

Relação formiga-planta

As composições de plantas mirmecófitas e a composição de formigas se mostraram altamente correlacionadas em todos os ambientes estudados. Isto demonstra que a alta especificidade, típica de sistemas mirmecófita-formiga (Fonseca & Ganade 1996), não muda com a composição, ao menos dentro de cada ambiente estudado, e que os fatores que limitam o estabelecimento de

plantas mirmecófitas em uma área, agem também limitando indiretamente a entrada de rainhas. Porém, mesmo com esta alta correlação, as plantas encontradas em capoeiras de *Vismia* se apresentaram proporcionalmente menos ocupadas que em matas primárias. Ao menos para as duas espécies dominantes, uma diferença ontogenética (Fonseca 2003), ou na idade de colonização, não explicaria esta diferença, dada a similaridade na estrutura de tamanhos das populações das plantas mais comuns (FIG. 1.3). A menor densidade destas plantas em capoeiras poderia sugerir uma menor probabilidade de colonização por rainhas (Yu *et al.* 2001), dada a ausência da fonte de rainhas colonizadoras. Porém não houve diferenças nas taxas de ocupação por espécie entre matas e capoeira de *Cecropia*, além de uma tendência a uma maior taxa de ocupação nestas capoeiras quando comparadas às de *Vismia*. Logo, como não houve diferença nas densidades de plantas mirmecófitas entre os dois tipos de capoeiras, a hipótese de colonização dependendo apenas da densidade não pode ser corroborada.

Esta avaliação leva em conta apenas plantas ocupadas, sem considerar a espécie de colonizador. Uma hipótese alternativa seria uma maior entrada de espécies oportunistas em capoeiras de *Cecropia* do que em capoeiras de *Vismia*, havendo assim um maior índice bruto de ocupação. Esta hipótese também é refutada por meus resultados, pois um padrão similar ao observado acima também é encontrado quando avaliei a porcentagem de ocupação pela espécie de formiga colonizadora específica. Mesmo havendo muita variação nos valores em ambas os ambientes, em média, plantas em capoeiras de *Cecropia* e em matas contínuas não apresentam diferenças na porcentagem de ocupação pelo principal colonizador. Porém, todas as espécies de plantas de capoeiras de *Vismia*, com exceção apenas de *Duroia saccifera*, apresentam uma menor probabilidade de ser colonizada pelo principal parceiro que plantas de mata. Desta forma, plantas localizadas em capoeiras de *Vismia* apresentam um duplo problema para sua sobrevivência. Além de apresentar uma menor taxa de ocupação por formigas, quando ocupadas podem estar associadas a formigas não-mutualistas. Este fato reforça os indícios que a menor densidade de plantas em capoeiras não é, ou ao menos não é o único problema a ser enfrentado por rainhas colonizadoras. Isto sugere que o tipo de ambiente pode agir como um “filtro” para rainhas advindas de matas primárias.

Adicionalmente, capoeiras de *Vismia* podem também apresentar características ambientais mais hostis, limitando a sobrevivência de rainhas colonizadoras.

Dada a interdependência entre os dois parceiros neste tipo de associação, a menor taxa de ocupação, somada à maior taxa de entrada de parceiros não específicos sugere que existe uma maior barreira para o estabelecimento desses sistemas em florestas secundárias submetidas a alterações antrópicas mais intensas. Essas diferenças devem ser explicadas pelas diferenças microclimáticas entre os ambientes, ou uma maior incidência de predadores ou entomopatógenos, impedindo o estabelecimento das formigas. A maior incidência de luz nos estratos inferiores, ou diretamente sobre a domácea, pode causar o não desenvolvimento dos ovos ou a mortalidade da colônia. Mesmo não influenciando a colonização do ambiente por plantas, a diferença na penetração de luz entre as copas das duas plantas dominantes (Williamson *et al.* 1998; R. C. Mesquita, dados não publicados) pode estar propiciando esta diferença. De fato, em capoeiras dominadas por *Vismia* encontrei por diversas vezes rainhas mortas no interior de domáceas (obs. pess.). O padrão de procura de plantas desocupadas por rainhas recém fecundadas é pouco conhecido (porém ver Vasconcelos 1993; Yu & Pierce 1998; Solano *et al.* 2003). Mesmo que cada espécie de formiga tenha capacidades de dispersão diferentes (Hölldobler & Wilson 1990), e que cada espécie de planta apresente diferenças em sua propensão natural (atratividade) em ser colonizada por formigas oportunistas (FIG. 1.6b), o stress ambiental, somado ao esforço de encontro de plantas desocupadas pode causar uma maior mortalidade em capoeiras de *Vismia*, gerando a diminuição na taxa de ocupação em todas as espécies de plantas.

A menor proporção de plantas colonizadas pode gerar também um ciclo vicioso: por estar em um ambiente sub-ótimo e em menor densidade, plantas de capoeira pode ser menos detectáveis por rainhas recém fecundadas, em busca de plantas desocupadas. Assim, o tempo em que estas permanecem desocupadas tende a ser maior. Logo, a ocupação ao acaso por formigas oportunistas, que geralmente utilizam ramos ocos, ou arbóreas generalistas, pertencentes ao gênero *Azteca*, pode acontecer. Uma vez ocupadas, as formigas residentes tendem a eliminar qualquer outra rainha que tente nidificar na planta (Davidson & Mckey 1993; Davidson & Fisher 1991), podendo ser esta

uma importante barreira para a entrada de formigas especialistas (Davidson & Mckey 1993). Se a mortalidade de rainhas em capoeiras de *Vismia* for maior, como minhas observações sugerem, isto poderia explicar parcialmente a diferença nos padrões de ocupação e especificidade entre capoeiras. Somado a isto, uma possível influência microclimática sobre a mortalidade de operárias, produção ou viabilidade de ovos em capoeiras de *Vismia* poderia também deixar a colônia mais fraca, com menos formigas por domácea ou com domáceas vazias. Estas plantas seriam mais propensas a serem invadidas por formigas oportunistas (Stanton *et al.* 1999; Suarez *et al.* 1998). De fato, ao menos para as seis espécies de plantas avaliadas, observei uma menor porcentagem de plantas por espécie onde a colônia apresentou forrageio fora das domáceas. Colônias “fracas” ou incipientes podem não agir como mutualistas por não apresentarem operárias suficientes para serem eficientes como agentes anti-herbivoria (Rocha & Bergallo, 1992, Izzo & Vasconcelos, no prelo). Esta falha no recrutamento devido aos estímulos físicos promovidos pelo pesquisador pode indicar que estas também não recrutam quando submetidas a estímulos proporcionados por herbívoros, havendo uma quebra no sistema mutualístico entre os dois parceiros.

Ao contrário da planta, a modificação de habitat não altera o padrão de especificidade da formiga, mesmo alterando a dinâmica da associação. Formigas especialistas em mirmecófitas não se associam a espécies hospedeiras alternativas (oportunistas), ou aumentam o número de espécies de plantas a serem utilizadas entre ambientes. Este fato corrobora o padrão demonstrado no estudo pioneiro de Fonseca & Ganade (1996), além de demonstrar que o parceiro móvel (formiga) pode escolher o parceiro de forma mais direta que o parceiro passivo (planta). A procura ativa pelo parceiro específico pode estar associada a compostos químicos liberados pela planta (Agrawal & Rutter 1998; Brouat *et al.* 2001). Dessa forma, uma espécie mirmecófita pode não ser encontrada por rainhas de formigas especializadas em outras espécies de planta, por ser praticamente “invisível quimicamente”, ou melhor, não detectável simplesmente por não possuir compostos químicos específicos. Consequentemente a ocupação de ambientes por formigas é condicional a existência local da planta específica. Logo formigas especialistas em mirmecófitas são mais sensíveis à perturbação de habitats que as suas

plantas hospedeiras, pois plantas mirmecófitas podem se desenvolver sem estarem associadas a formigas, ao menos temporariamente e em detrimento de seu sucesso reprodutivo.

Particularmente as mirmecófitas lenhosas, como *Tachigalia* spp. e *H. myrmecophila*, podem ter diversas associações, ou gerações de colônias ao longo de sua vida (Fonseca 1993; T. J. Izzo, obs. pess.). Associações não específicas podem ocupar apenas um breve período durante o desenvolvimento da planta. Isto sugere que mirmecófitas devem apresentar uma certa tolerância a quebras de especificidade na relação, visto que estas quebras podem ser apenas temporárias. Este período pode ter um efeito negativo sobre a reprodução das plantas e sua sobrevivência pode estar associada ao tempo de ocorrência desta associação, além de variáveis externas como a pressão de herbivoria e disponibilidade de nutrientes. Mesmo associadas a parceiros não específicos, a relação ainda pode não ser negativa para as plantas, visto que diversas espécies de formigas apresentam um comportamento de defesa de áreas próximas ao ninho (Hölldobler & Wilson 1990) e, conseqüentemente, podem proteger a planta contra herbívoros. A literatura existente sobre o tema possui diversos exemplos de que associações oportunísticas são prejudiciais para plantas hospedeiras (revisado por Bronstein 1998), mas, para a planta, estar associada com uma formiga não especialista pode ser uma alternativa melhor que não abrigar colônias (Lapola *et al.* 2003; Bruna *et al.* 2004).

Os dados que apresentamos aqui são uma “fotografia” de um período temporal em três habitats distintos, não retratando o dinamismo do processo de colonização-recolonização ou variações na pressão de herbivoria e na efetividade das colônias como mutualistas. Estes processos merecem um estudo mais detalhado em futuras pesquisas e serão abordados nos capítulos 2 e 3.

Capítulo 2: Mirmecófitas e formigas em matas não perturbadas e capoeiras: a dependência da associação com a formiga pode ser condicional a ambiente?

Introdução

Plantas mirmecófitas, ou plantas que possuem estruturas ocas (domáceas) para abrigar formigas, são muito abundantes em ambientes tropicais (Benson 1985, Davidson & McKey 1993). Em troca de abrigo ou, em alguns casos também alimento, as formigas especializadas em nidificar nestas plantas geralmente são excepcionais defensoras, minimizando a perda de nutrientes (ou área foliar) para herbívoros (p. ex., Mckey 1984; Benson 1985; Heil & McKey 2003). Além de abundantes, estas plantas podem pertencer a uma grande diversidade de *taxa* (Benson 1985; Fonseca & Ganade 1996). Logo, uma grande variedade de estratégias de ocupação de habitat pode ser encontrada (Benson 1985). Algumas espécies de mirmecófitas são especialistas em ocupar ambientes perturbados (p. ex. a maioria das plantas do gênero *Cecropia*). Contudo, a maioria dos táxons em florestas neotropicais é encontrada em florestas primárias (Beattie 1985; Benson 1985).

Maieta guianensis é uma planta mirmecófita comum em áreas de mata contínua não perturbada, encontrada especialmente próxima aos corpos d'água (Vasconcelos 1991, 1993). Em matas primárias, esta espécie de mirmecófita foi a segunda mais abundante (Capítulo 1). A principal espécie de formiga habitante de *M. guianensis* é *Pheidole minutula* (Vasconcelos 1991, 1993; Vasconcelos & Davidson 2000; Lapola *et al.* 2003). Ao contrário de sua colonizadora secundária, *Crematogaster laevis*, esta espécie defende eficientemente a planta contra herbívoros (Vasconcelos & Davidson 2000; Lapola *et al.* 2003). Em troca de defesa, a formiga recebe abrigo e comida via corpúsculos alimentícios (corpúsculos perolares ou pearl bodies) produzidos pela planta e excreção açucarada produzida por coccídeos (honeydew) no interior da domácea (Vasconcelos & Davidson 2000).

Esta espécie de mirmecófita, porém, ocorre em densidades extremamente baixas em fragmentos florestais (Bruna *et al.* 2004) e áreas em regeneração (Capítulo 1). A baixa densidade observada pode ser devida a uma ausência de sementes sendo dispersas para estas áreas. Outra possibilidade é uma maior taxa de mortalidade de plântulas. Esta mortalidade poderia ser causada por diferenças microclimáticas entre áreas de mata e capoeiras e também por uma menor taxa de colonização por formigas, ou maior mortalidade de colônias (Murase *et al.* 2003), acarretando em uma maior taxa de herbivoria. Adicionalmente, Nery & Vasconcelos (2003) demonstraram que a alta taxa de herbivoria é responsável por uma alta mortalidade de plântulas.

O objetivo deste estudo foi determinar fatores em potencial que podem contribuir para o baixo sucesso do sistema *M. guianensis* - *P. minutula* em se estabelecer em florestas em regeneração, e estudar a dinâmica deste sistema nestes ambientes, com particular atenção para a interação entre a formiga e a planta. Os objetivos específicos foram: 1) comparar as taxas de sobrevivência e herbivoria de plântulas desocupadas entre mata primária e capoeiras com diferentes históricos de uso (capoeiras de *Vismia* e *Cecropia* descritas no Capítulo 1); 2) determinar o efeito do tipo de ambiente e distância em relação à mata contínua sobre as taxas de colonização e sobre a espécie de formiga colonizadora e; 3) Determinar o efeito do habitat sobre a mortalidade e número de formigas em colônias adultas de *P. minutula*.

Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em duas fazendas, Porto Alegre e Esteio (detalhes no Capítulo 1) e em uma reserva de mata primária (reserva 1501 - Km 41). A reserva de mata primária, também localizada no distrito agropecuário da Suframa, compreende uma área de 1000 ha de floresta de terra firme não perturbada, inserida em uma área muito maior de mata contínua. Esta reserva está localizada na mesma faixa latitudinal das fazendas descritas no capítulo 1, variando apenas a longitude (FIG 1.1). O solo é Latossolo Amarelo variando entre arenoso e argiloso. A temperatura média é de 26,7° C (Lovejoy & Bierregaard, 1990). A reserva abriga um sistema de trilhas, organizada na forma de grades, com intercruzamentos a cada 100m. Esta reserva, assim como as reservas inseridas nas fazendas, também é administrada pelo PDBFF.

Nas fazendas Porto Alegre e Esteio foram previamente selecionadas apenas capoeiras abandonadas entre 15 e 20 anos (1983-1987) antes do início do estudo, com o intuito de minimizar a influência da idade e, conseqüentemente, das modificações estruturais correlacionadas, sobre o experimento.

Desenho experimental

Herbivoria, sobrevivência de plântulas e colonização.

Entre agosto e setembro de 2003, coletei plântulas de *Maieta guianensis* de áreas próximas a igarapés em áreas de floresta. Como esta espécie se reproduz também assexuadamente, formando estolões, diversas plântulas são encontradas próximas a uma planta adulta. Para evitar super exploração e maximizar a variação na amostragem, no máximo duas plantas foram obtidas a

partir de cada planta adulta. Cada muda foi transplantada para recipientes plásticos de 300 ml, contendo solo do local. Caso a planta se encontrasse colonizada, a rainha era retirada manualmente ou morta pela injeção de solução de inseticida (organofosforado - Malathioin Indol do Brasil) em concentração de 0,03%, sendo esta 10 vezes menor que a recomendada pelo fabricante (0,3%). Após o plantio, as plântulas foram mantidas em pousio por um mês em casas de vegetação construídas próximas a um igarapé. Esse período foi necessário para evitar o uso de plantas que porventura tivessem sido danificadas durante a obtenção, transporte e/ou transplante destas mudas, garantindo que apenas mudas saudáveis fossem empregadas no experimento.

Após este período, as plantas foram transplantadas para os pontos experimentais. Os pontos nas capoeiras selecionadas foram sorteados. Os resultados foram divididos em duas categorias de distância em relação à mata contínua: perto, distando no máximo 10m da mata, e longe, distando entre 100 e 150m em relação à borda da mata. Esses pontos experimentais também foram realizados em capoeiras dominadas por *Vismia* ou por *Cecropia*. A espécie da planta pioneira dominante é fortemente relacionada ao histórico de uso (Uhl 1988; Mesquita *et al.* 2001 - detalhes no Capítulo1). O controle, estabelecido em áreas de mata, foi localizado na reserva do Km 41, não havendo nenhuma categoria de distância. Mas assim como nas capoeiras, todos os pontos sorteados nesta reserva foram instalados em áreas de platô e distando no mínimo 1 km entre si e 100 metros em relação a capoeiras. Em todos os casos, pontos sorteados que não atendessem estas premissas eram descartados e substituídos por outros pontos em um sorteio posterior.

Em cada ponto experimental foi transplantado um conjunto de 15 plântulas, tomadas aleatoriamente do grupo total de mudas coletadas. Foram estabelecidos sete pontos como controle em áreas de mata contínua. Em capoeiras foram estabelecidos 18 pontos sendo oito em capoeiras de *Cecropia* (quatro localizados longe da borda de uma floresta não perturbada e quatro próximos), e 10 em capoeiras de *Vismia*, sendo quatro em áreas próximas a seis distantes a borda da mata. O recipiente plástico contendo as mudas não foi retirado para facilitar o seu recolhimento ao término do experimento. Este, porém, teve sua parte inferior cortada para facilitar o enraizamento da plântula

no solo. Em cada ponto, as 15 mudas foram plantadas distando cerca de 1,5m entre si.

O experimento de colonização teve início em novembro de 2003 e término em abril de 2004, totalizando seis meses que as plantas experimentais estiveram disponível para a colonização por formigas. Todas as áreas experimentais foram visitadas mensalmente para verificar se as mudas estavam colonizadas, o número de plantas mortas por ponto e o número de folhas disponíveis para colonização em cada planta. Adicionalmente, em todas as plantas experimentais, a porcentagem de herbivoria para todas as folhas surgidas após o início do experimento foi estimada mensalmente utilizando o mesmo método descrito por Nery & Vasconcelos (2003). Todas as domáceas presentes nas plantas sobreviventes foram retiradas e abertas utilizando um estilete. O número e a espécie das rainhas, quando presentes foram determinados. Este método destrutivo foi utilizado também para se estimar o tamanho (número de operárias) das colônias incipientes que porventura estivessem se desenvolvendo na planta, porém com exceção de uma, apenas rainhas e ovos foram encontrados.

Durante o experimento, houve uma grande taxa de mortalidade de plântulas ocasionadas por veados (reconhecidos por pegadas) em capoeiras de *Vismia* distantes de áreas de mata contínua. Devido a isso, alguns pontos tiveram que receber mais plantas para o experimento de colonização, visto que nenhuma planta ainda tinha sido colonizada (ver resultados). Para a comparação entre as taxas de mortalidade, a mortalidade destas novas plantas (quando houve) foi desconsiderada, utilizando apenas as plantas incluídas no início do experimento a fim de se ter uma estimativa comparável entre áreas. Um ano após o término deste experimento (março de 2005) todos os pontos foram visitados e o número de plantas sobreviventes foi registrado novamente.

Sobrevivência e aptidão de colônias

Setenta e três plantas de *M. guianensis*, mas desta vez plantas adultas e necessariamente colonizadas por *P. minutula*, foram coletadas em áreas próximas a igarapés. Estas plantas também foram transplantadas para recipientes plásticos. As plantas foram mantidas em pousio por dois meses a fim de se ter certeza que a colônia de formigas permaneceu viva. Do grupo inicial, foram selecionadas plantas que apresentavam colônias aparentemente saudáveis, com visível atividade externa às domáceas, para o experimento. Destas, 35 foram plantadas em áreas de capoeira de *Vismia*, 20 em capoeiras dominadas por *Cecropia* e 18 como controle em matas contínuas. Depois de quatro meses o número de plantas sobreviventes foi determinado. As plantas foram recolhidas e levadas ao laboratório, onde todas as domáceas presentes foram abertas para contagem do número de formigas e coccídeos presentes em seu interior.

Análises estatísticas

A mortalidade de plântulas de *M. guianensis* (número de plantas mortas) foi comparada entre os tipos de ambiente, seis e 18 meses após a instalação do experimento de colonização. Para isso foi utilizada uma ANOVA com medidas repetidas na qual o ambiente foi o fator fixo e o tempo (seis e 18 meses) foi o fator de repetição. Como foi encontrada uma forte interação entre o tempo e ambiente, duas ANOVAS *a posteriori* foram utilizadas para se saber como a mortalidade variou entre ambientes, sendo uma para cada período. Para a ANOVA comparando a mortalidade entre ambientes após seis meses, em cada ponto calculei a porcentagem de plantas mortas a partir do número inicial de plântulas (15 plântulas). Para a comparação da mortalidade um ano após o término do experimento (18 meses após seu início), em cada ponto calculei a porcentagem de plantas sobreviventes a partir do número de plântulas disponíveis após seis meses de experimento.

Foi obtida a média da porcentagem de herbivoria em todas as folhas surgidas após o início do experimento. Posteriormente foi obtida uma média da herbivoria por ponto amostral. A porcentagem média de herbivoria foi comparada entre ambientes utilizando uma ANOVA, seguida de um teste de Fisher's LSD (Least Significant Difference) para se determinar em quais tipos de ambiente existe uma maior pressão de herbivoria.

A proporção de plantas colonizadas por *Pheidole minutula* e por *Crematogaster laevis* foi comparada entre si e entre os tipos de capoeiras utilizando uma ANOVA com medidas repetidas. Cada ponto amostral foi considerada uma réplica. Nessa análise, distância e ambiente foram considerados como fatores fixos e as espécies de formigas como fator de repetição. *A priori*, os valores obtidos para a proporção de colonização independente da identidade do colonizador foram comparados entre as duas capoeiras (*Vismia* e *Cecropia*), entre distâncias (perto ou longe na mata) e a interação entre estes dois fatores (between subjects). A diferença entre as proporções das duas espécies foi utilizada como fator de repetição e sua interação com o tipo de capoeira e a distância da mata também foram analisados (within subjects). Quando houve diferença entre os fatores fixos (tipo de capoeira e distância), cada um deles foi testado contra os valores obtidos para mata não perturbada em testes separados, tanto para a proporção de colonização absoluta, quanto para a proporção dependente da espécie do colonizador. Em todos os casos as probabilidades foram devidamente corrigidas pelo procedimento de *Bonferroni* para múltiplas comparações (Benjamini & Hochberg 1995). Como não houve diferença na identidade do colonizador entre os tipos de capoeira e entre distâncias a partir da mata contínua, esta diferença foi testada entre matas e capoeiras também utilizando uma ANOVA com medidas repetidas, mas excluindo o fator distância e somando os dois tipos de capoeiras em apenas uma categoria. Todas as proporções foram transformadas pelo arco seno da raiz quadrada (Sokal & Rohlf 1995).

Dado que as colônias foram coletadas na natureza, houve variação, mesmo que pequena, no tamanho das plantas experimentais. Esta variação pode influenciar a capacidade de sobrevivência da colônia. Desta forma, a

priori, esta hipótese foi testada utilizando regressões logísticas. Como não foi encontrada nenhuma relação entre o tamanho das plantas e a probabilidade de sobrevivência das colônias para nenhum dos ambientes ($p > 0,1$ para todos os casos), todas as plantas puderam ser consideradas como réplicas.

A proporção de plantas sobreviventes, assim como de colônias sobreviventes nestas, foi comparada com um teste de Qui-quadrado. Dentre as plantas sobreviventes que apresentaram domácea, o número de formigas encontrado foi dividido pelo número de domáceas presentes. Durante este período de quatro meses muitas plantas perderam domáceas que não foram repostas, particularmente nas capoeiras. Desta forma, um possível aumento no número de formigas por domácea poderia ser devido a um adensamento por migração de formigas para as domáceas sobreviventes. Portanto, *a priori*, calculei o crescimento (C.R.) por planta utilizando a fórmula: $C.R. = (N^{\circ} \text{ de domáceas final} - N^{\circ} \text{ inicial}) / N^{\circ} \text{ inicial}$.

Dividi os resultados em dois grupos: plantas que tiveram crescimento positivo (A) e plantas que tiveram crescimento negativo (B). Testei, utilizando um teste t, se plantas que tiveram decréscimo no número de domáceas (B) apresentaram mais formigas por domácea que plantas que permaneceram com o mesmo número de domáceas ou obtiveram crescimento positivo (A). Como esta hipótese foi rejeitada ($t=1.077$; $gl=33$; $p=0,145$; teste unicaudal), o número de formigas por domácea foi comparado entre ambientes utilizando uma ANOVA unicaudal. O número de coccídeos presentes também foi dividido pelo número de domáceas e comparados entre ambientes. A proporção de colônias sobreviventes que estavam produzindo alados foi comparada utilizando teste de Qui-quadrado. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Systat 8.0 (Wilkinson 1996)

Resultados

Sobrevivência de plântulas

Das 390 plântulas de *Maieta guianensis*, 77 (19,74%) morreram seis meses após o transplante. Este número aumentou para 126 (32,31%) um ano após o término do experimento (ANOVA com medidas repetidas; $F_{1,16}=57,6$; $p<0,001$). Em média, a sobrevivência de plântulas não foi diferente entre ambientes ($F_{2,16}=0,84$; $p=0,45$). Porém, os padrões de sobrevivência entre ambientes mudaram ao longo do tempo ($F_{2,16}=6,45$; $p=0,009$). Após seis meses de experimento, houve uma tendência de menor sobrevivência (ANOVA $F=3,15$; $gl=2,23$; $p=0,06$), em capoeiras de *Vismia* (70,7 %) que na floresta primária (91,4%) (Fisher LSD test, $p=0,038$). Entre florestas primárias e capoeiras de *Cecropia* não houve diferença significativa (Fisher LSD test, $p=0,666$) (FIG 2.1). Nas capoeiras de *Vismia* foram observadas pegadas de veados próximas às plantas mortas. Somado a isso, ocasionalmente os recipientes plásticos foram encontrados sem a planta, com marcas de mastigação por veados.

Um ano após o transplante, observou-se forte diferença na mortalidade das plântulas entre os ambientes (ANOVA $F=5,78$; $p=0,01$). Porém, as tendências se inverteram, com uma menor sobrevivência de plântulas na mata (62%) que em capoeiras de *Cecropia* (85%) (Fisher LSD test; $p=0,009$) e capoeiras de *Vismia* (80%) (Fisher LSD test; $p=0,01$) (FIG. 2.1).

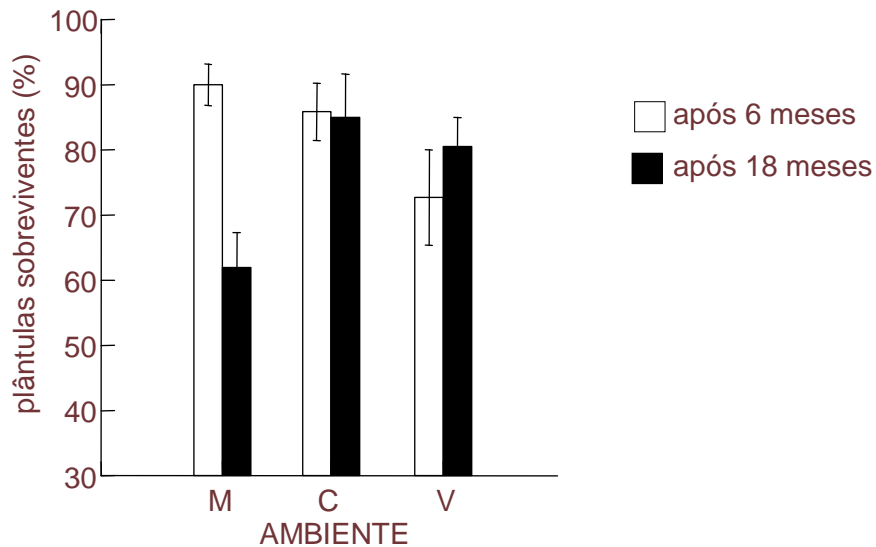


Figura 2.1: Comparação da porcentagem média de plântulas de *Maieta guianensis* sobreviventes (+ erro padrão) entre os ambientes estudados após seis meses de experimento (em branco) e destas, um ano após o término do experimento de colonização (em preto), (ou 18 meses após seu início); C = Capoeiras de *Cecropia*; M = Matas primárias e V = Capoeiras de *Vismia*. A porcentagem de plântulas sobreviventes um ano e meio após o início do experimento foi calculada a partir do número de plântulas disponível após seis meses.

Herbivoria em plântulas

As taxas de herbivoria foram diferentes entre ambientes (ANOVA $F=5,16$; $gl=2,23$; $p=0,014$). Porém, ao contrário do esperado, as taxas de herbivoria foram maiores em áreas de mata que em capoeiras (FIG. 2.2). A herbivoria em matas foi maior que em capoeiras de *Vismia* (Fisher's LSD $p=0,005$), havendo também uma tendência a serem maiores que em capoeiras de *Cecropia* (Fisher's LSD $p=0,08$). Não foi observada diferença nas taxas de herbivoria entre os dois tipos de capoeiras (Fisher's LSD $p=0,185$). Não houve relação entre a porcentagem de herbivoria e a distância em relação à mata contínua ($t\text{-test}=-0,610$; $gl=18$; Bonferroni $p>0,5$).

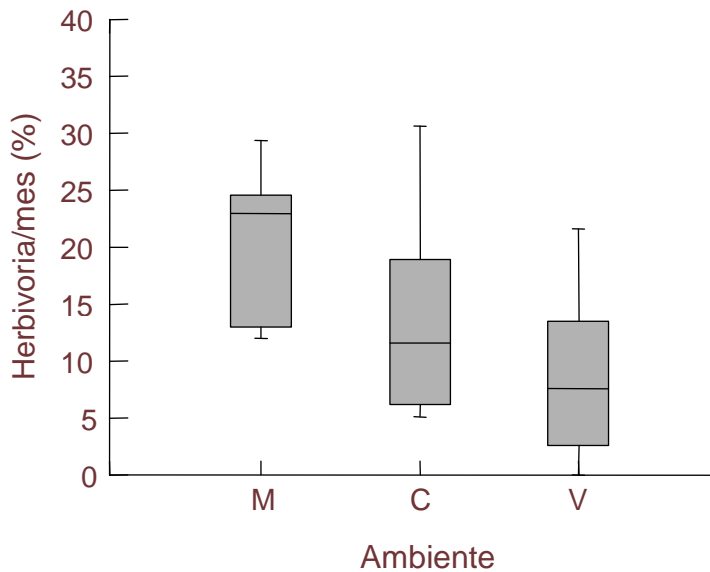


Figura 2.2: Box-plot mostrando a mediana, quartis e amplitude das taxas de herbivoria (% da área foliar danificada por mês em cada ponto amostral) de plântulas transplantadas em áreas de mata não perturbada (M); capoeiras de *Cecropia* (C) e capoeiras de *Vismia* (V).

Colonização por formigas

Na quase totalidade dos casos, apenas *Crematogaster laevis* e *Pheidole minutula* colonizaram as plântulas experimentais. Em apenas um caso, uma colônia incipiente de *Solenopsis* sp. foi encontrada nidificando em domáceas de uma planta em uma capoeira de *Cecropia* distante da mata. Essa mesma espécie já foi coletada em trabalhos anteriores nidificando em ramos ociosos na serrapilheira (J. M. Vilhena com. pess.).

Analisando a taxa de colonização bruta, i.e. porcentagem total de plantas colonizadas independentemente da espécie de formiga, não foi observada diferença entre as áreas de capoeira. Tampouco foi observado um padrão diferencial nas taxas de colonização, entre capoeiras de *Vismia* e *Cecropia*, em relação a distância da mata primária (TAB 2.1; FIG 2.3). Em ambos os tipos de capoeira foram observadas taxas de colonização muito maiores nas parcelas localizadas próximo a mata (TAB 2.1). Não houve

diferenças significativas em uma comparação entre as parcelas realizadas na mata e próximos à mata, independente do tipo de capoeira ($t=0,809$; $gl=12$; Bonferroni $p>0,5$) (FIG 2.3).

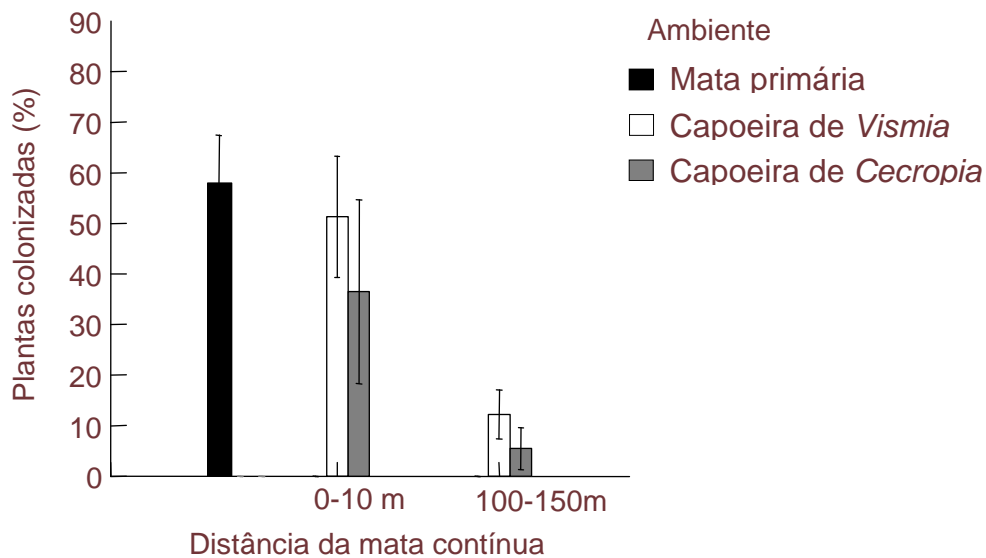


Figura 2.3: Porcentagem média de plantas de *Maieta guianensis* colonizadas em seis meses de experimento (\pm erro padrão) em relação ao tipo de cobertura vegetal (mata contínua, capoeira de *Vismia* e *Cecropia*) e a distância da mata contínua (no caso apenas para as capoeiras).

Comparando as proporções de colonização de *P. minutula* e de *C. laevis* em diferentes capoeiras, pode ser observado que a primeira foi muito mais abundante. Porém, esta maior representatividade ocorreu independentemente da distância em relação à mata contínua e do tipo de capoeira (TAB 2.1; FIG. 2.4). Comparando as taxas de colonização entre mata contínua e capoeiras, independentemente da distância ou do tipo de capoeira, pode ser observado que as plantas em parcelas nas matas primárias foram colonizadas preferencialmente por *P. minutula*, havendo também uma grande variação na proporção de plantas colonizadas por esta espécie em capoeiras (TAB. 2.1, FIG. 2.4).

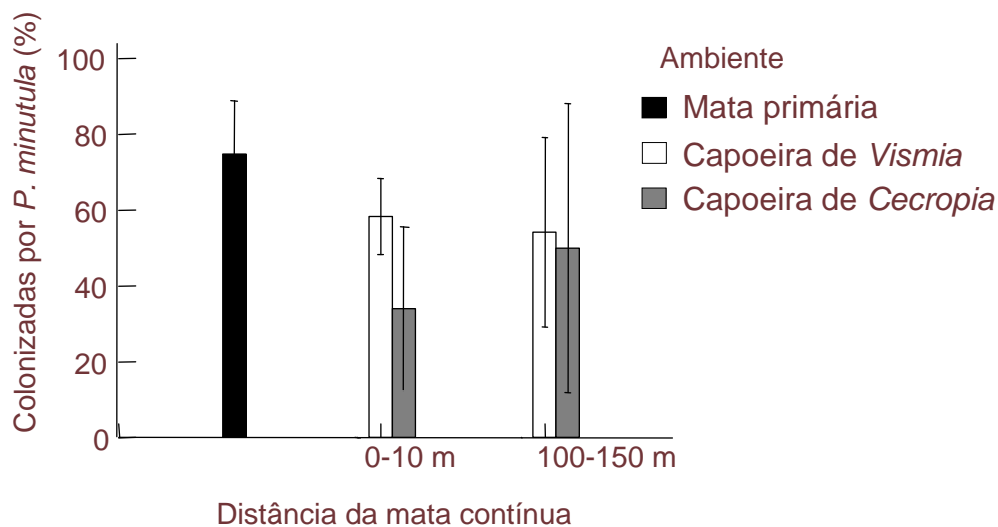


Figura 2.4: Porcentagem média das plantas de *Maieta guianensis* colonizadas em seis meses de experimento por *P. minutula* (\pm erro padrão) em relação ao tipo de ambiente (mata contínua, capoeira de *Vismia* e *Cecropia*) e à distância da mata contínua (no caso apenas para as capoeiras).

Foram registrados também eventos de colonização mal-sucedidos, nos quais rainhas de *P. minutula* conseguiram encontrar a planta, mas morreram em seu interior antes de estabelecerem colônias. Esses eventos ocorreram em 7,3% das plantas disponíveis para colonização em capoeiras, sendo três plantas em capoeiras de *Cecropia* (20% das plantas colonizadas) e 14 plantas (29%) em capoeiras de *Vismia*. Não foram observados casos de colonização mal-sucedida em áreas de mata.

Tabela 2.1: Resultados da ANOVA com medidas repetidas examinando a proporção de formigas colonizando as plantas experimentais de *Maieta guianensis* da (a) comparação da proporção de plantas colonizadas em relação à distância, tipo de capoeiras (*Vismia* ou *Cecropia*) e interação seguido da influência dos mesmos fatores sobre a identidade da formiga colonizadora (*P. minutula* ou *C. laevis*). (b) Comparação entre as taxas de colonização total (independentemente da espécie) entre ambientes de mata e capoeiras somadas (*Vismia* + *Cecropia*) seguida do efeito do ambiente sobre a identidade da formiga colonizadora. A espécie de formiga foi considerada o fator de repetição.

Fonte de variação	gl	mq	F	p
a) Comparação entre capoeiras				
Distância em relação à mata	1	0,864	19,273	<0,001
Tipo de capoeira	1	0,121	2,688	0,121
Distância*capoeira	1	0,017	0,384	0,544
Erro	16	0,045		
Formiga	1	0,179	4,984	0,040
Formiga*distância	1	0,091	2,531	0,131
Formiga*capoeira	1	0,078	2,163	0,161
Formiga*capoeira*distância	1	0,046	1,288	0,273
Erro	16	0,036		
b) Comparação entre a mata e capoeiras somadas				
Ambiente	1	0,428	5,200	0,032
Erro	24	0,082		
Espécie de formiga	1	0,750	10,909	0,003
Ambiente*Formiga	1	0,311	4,522	0,044
Erro	24	0,069		

Sobrevivência e aptidão de colônias

Foi observada diferença entre as taxas de mortalidade de colônias transplantadas para capoeiras de *Vismia* (n=17 mortas; correção de Yates $\chi^2=6,178$; gl=1; p=0,013), mas não entre e capoeiras de *Cecropia* (n=7 mortas; Yates $\chi^2=2,75$, gl=1; p=0,095) com a mata (n=1). Essa diferença, contudo, se deu porque muitas destas plantas perderam as folhas, embora nenhuma planta tenha de fato morrido. Excluindo as plantas que perderam as domáceas, os

números caem para quatro colônias mortas em capoeiras de *Cecropia* e seis em capoeiras de *Vismia*, sendo que nenhuma planta perdeu a colônia em matas contínuas. Após esta exclusão não existem diferenças entre capoeiras e mata primária (Yates $\chi^2 < 2,4$; gl=1; $p > 0,1$ para as duas comparações).

Dentre as colônias sobreviventes, foi observada diferença no número de formigas por domácea para os diferentes ambientes (ANOVA $F=3,92$; gl=2,53; $p=0,026$). Essa diferença foi causada por um número muito maior de formigas em plantas transplantadas para capoeiras de *Vismia* (FIG. 2.5) que em plantas transplantadas para mata contínua (Fisher's LSD $p=0,008$). O número de formigas por domácea em capoeiras de *Cecropia* não diferiu de plantas transplantadas para mata contínua ou para capoeiras de *Vismia* (Fisher's LSD $p=0,345$ e $p=0,085$ respectivamente). O número de coccídeos encontrados nas plantas por domáceas não variou entre os ambientes estudados (ANOVA; $F=1,01$; gl =2,44; $p=0,372$) (FIG. 2.5).

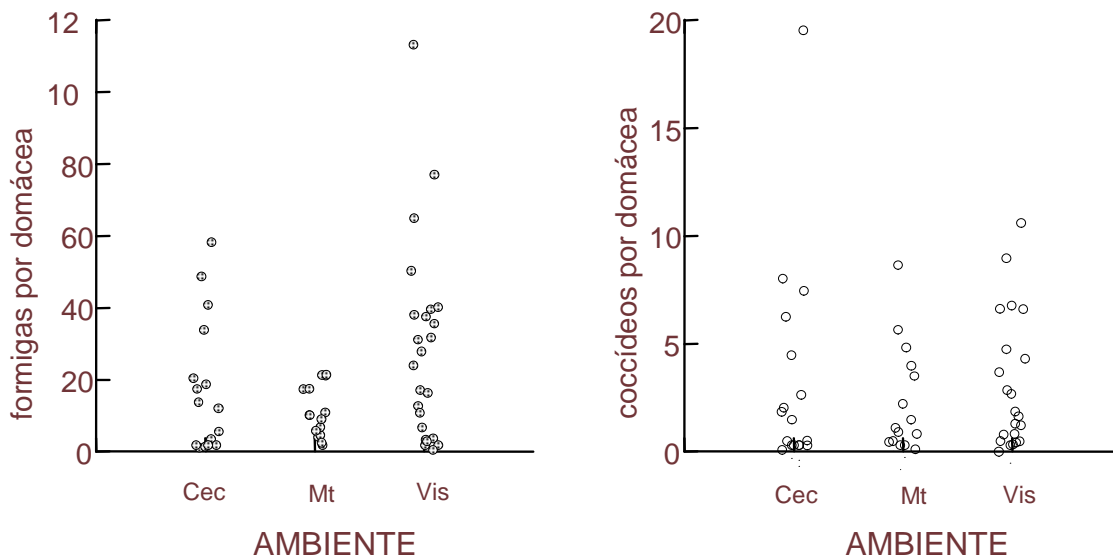


Figura 2.5: Diferenças no número de formigas (à esquerda) e no número de coccídeos (à direita) por domácea entre plantas de *Maieta guianensis* transplantadas para capoeiras de *Cecropia* (Cec), matas primárias (Mt) e capoeiras de *Vismia* (Vis).

Algumas colônias de formigas em plantas experimentais produziram indivíduos reprodutivos (alados) durante a época reprodutiva. Mesmo não havendo diferença estatística ($\chi^2 < 2,4$; $p > 0,1$ para todas as comparações), 40% das plantas (n=8) com colônias sobreviventes em capoeiras de *Vismia* produziram alados. Em capoeiras de *Cecropia* (23,1%; n=3) e em matas contínuas (13,3%; n=2) as proporções foram bem menores. O número de alados também foi diferente. As colônias que produziram alados em capoeiras de *Vismia* apresentaram 5,38 alados em média, tendo sido encontrados até 21 alados em uma planta com apenas quatro domáceas. Em colônias em capoeiras de *Cecropia* e em matas contínuas os números médios de alados encontrados não ultrapassaram dois e três, respectivamente.

Discussão

Herbivoria e sobrevivência de plântulas

Em um curto prazo (seis meses) existe, aparentemente, uma maior mortalidade de plântulas em capoeiras, particularmente as dominadas por *Vismia*. Porém, em um intervalo maior (18 meses), a mortalidade destas plântulas é maior em matas não perturbadas. O ataque por veados ocorreu apenas em capoeiras de *Vismia* e apenas nos primeiros meses, o que pode ter forçado esta tendência. Este maior ataque em capoeiras sugere que a densidade ou o deslocamento destes animais é maior nestas capoeiras (porém ver Timo 2003) ou o subbosque destes ambientes, por ser menos denso (Mesquita *et al.* 2001), pode estar facilitando o encontro visual por estes animais. A mortalidade, porém, pode ter sido induzida pelo método. A presença dos recipientes plásticos pode ter sido o atrativo e não a planta. Excluindo os casos de ataque por veados, não há diferença nas taxas de mortalidade de plântulas entre ambientes. Passado este primeiro período, uma maior taxa de mortalidade foi observada em matas primárias, enquanto em capoeiras poucas plantas morreram. Esta mortalidade pode estar relacionada com a alta taxa mensal de herbivoria encontrada neste ambiente. Esta maior taxa de herbivoria mensal sugere duas hipóteses não auto-excludentes: 1) os herbívoros especialistas de *Maieta guianensis*, como por exemplo, lagartas dos lepidópteros *Acrospila gastralis* (Pyrilidae) e *Stenoma charitarca* (Oecophoridae) (Vasconcelos 1991) e besouros crisomelídeos (Nery 2002) podem apresentar uma limitada capacidade de dispersão, ou serem especialistas por habitat. Como consequência existe uma menor pressão de herbivoria nestes ambientes (Benitez-Malvido 1995). Estes insetos, visual ou quimicamente orientados, podem se restringir a locais onde a planta hospedeira é freqüente e abundante (hipótese da concentração de recursos – Root 1973), não conseguindo localizar agrupamentos pequenos e isolados pela distância até outras populações (Strong *et al.* 1984; Bernays & Chapman 1994). 2) Adicionalmente, dada a maior incidência de luz, as plantas podem modificar o padrão de alocação de defesas, estando mais aptas a produzir compostos secundários como defesas contra herbívoros em detrimento das

defesas bióticas (Mckey 1984; Coley *et al.* 1985; Davidson & Fisher 1991; Nichols-Orians 1991). As defesas químicas em *Maracanga bancana* parecem ser mais efetivas em plantas encontradas em florestas secundárias em virtude da maior disponibilidade de luz (Murase *et al.* 2003). Este pode ser o caso também aqui, onde a herbivoria em plântulas sem formigas foi significativamente menor em florestas secundárias. Desta forma, existe uma menor necessidade que plântulas sejam colonizadas por formigas em capoeiras que em florestas primárias.

Colonização por formigas

Com a exceção de uma planta, não houve a colonização por espécies de formigas oportunistas nas plantas localizadas em capoeiras. Um aumento na proporção de formigas oportunistas, como ocorre em quase todas as plantas mirmecófitas na área de estudo, era esperado em florestas secundárias, particularmente em capoeiras dominadas por *Vismia* (Capítulo 1). Isto demonstra uma alta especificidade e a possível presença de um filtro para espécies oportunistas - como, por exemplo, a alta densidade de tricomas (Davidson *et al.* 1989) - em *M. guianensis*.

Não observei diferenças significativas entre os dois tipos de capoeiras em relação à proporção de plantas colonizadas ou a espécie colonizadora. Apesar da diferença estrutural, onde capoeiras dominadas por *Cecropia* possuem uma maior complexidade, abundância e riqueza de plantas de sub-bosque (Mesquita *et al.* 2001), as plantas experimentais nos dois tipos de capoeiras demonstraram o mesmo padrão de colonização. Houve uma alta taxa de colonização em áreas próximas a borda de florestas primárias, a qual decai bruscamente em áreas distantes a borda. Isto demonstra que, dada a diferença entre estes ambientes, não existe um possível impedimento físico ou microclimático no encontro de plantas em capoeiras por rainhas de formigas (Capítulo 1), sendo a distância o principal fator limitante à colonização (Vasconcelos 1993). Em todos os casos *Pheidole minutula* ocorreu em mais plantas que *Crematogaster laevis*, um padrão também observado em mata primária em diferentes distâncias de igarapés (Vasconcelos 1993). Mas esta última apresentou um pico de maior proporção e abundância em plantas em

capoeiras próximas a mata. Em pontos distantes em relação à mata, a proporção de plântulas colonizadas por esta espécie volta a cair. Este padrão foi contrário ao esperado, visto que *M. guianensis* está virtualmente ausente em florestas em regeneração, enquanto *Tococa bullifera*, um hospedeiro alternativo para *C. laevis*, pode ser encontrado também nestes ambientes (Capítulo 1). Somado a isto, por *C. laevis* ter uma maior massa muscular alar que *P. minutula*, em virtude do seu maior tamanho (Vasconcelos 1993) existe a hipótese de uma maior capacidade de dispersão favorecer o encontro de plântulas mais distantes por esta espécie (Davidson *et al.* 1989). Yu *et al.* (2001) propõem que uma demanda conflitante (trade off) entre fecundidade e dispersão pode estar explicando a coexistência entre espécies competidoras, onde *P. minutula* seria mais fecunda, enquanto *C. laevis* investiria mais em dispersão. Desta forma, *C. laevis* poderia substituir *P. minutula* em proporção e em abundância em capoeiras, o que não aconteceu. Isto demonstra que, *P. minutula* tem uma maior capacidade de encontro da planta independentemente da distância de uma fonte de propágulos e que *C. laevis* aparenta ser especialista em ambientes de borda, mas mesmo esta espécie também é limitada pela distância.

Solano *et al.* (2002) sugeriram que a alta especificidade e baixa sobreposição no uso de espécies mirmecófitas por espécies de formigas é decorrente da especificidade das plantas por habitats. Desta forma a rainha, no caso *P. minutula*, procuraria por plântulas próximas de igarapés em decorrência de sua principal hospedeira (*M. guianensis*) ocorrer preferencialmente nestes ambientes (Solano *et al.* 2002). Ao menos na área de estudo (Amazônia Central), não pudemos corroborar esta hipótese, visto que *P. minutula* foi a principal colonizadora de *M. guianensis* em platôs de matas primárias, bem como em florestas em regeneração. Estes ambientes possuem uma composição florística e estrutura vegetacional muito distintas de áreas de florestas próximas a igarapés. No caso, o maior número absoluto e frequência de plantas colonizadas por *P. minutula* próximas a igarapés pode ser um efeito dependente da densidade (Yu *et al.* 2001), como seria esperado se esta espécie procurasse aleatoriamente por plantas desocupadas. No entanto, a possível preferência de ambiente de procura por plantas disponíveis, como clareiras (Vasconcelos & Davidson 2000; Nery & Vasconcelos 2003), justificaria

a maior freqüência e número de plantas colonizadas por *C. laevis* na borda de florestas primárias, dada a similaridade estrutural.

Sobrevivência e aptidão de colônias

Houve uma grande mortalidade de colônias em capoeiras de *Vismia* e *Cecropia*, porém, esta grande mortalidade inicialmente se mostrou associada à queda de folhas. É impossível saber se este efeito foi devido a uma possível perda da colônia, ou a planta perdeu as folhas independentemente do efeito ambiental sobre a colônia. A queda das domáceas também ocorreu em algumas das plântulas no experimento de colonização e pode ser devido à dessecação no transporte e manuseio, acentuado pela alta temperatura do ambiente. Excluindo estas plantas da análise, ainda são registrados eventos de mortes de colônias sem a perda de domáceas em capoeiras, em detrimento da ausência destes eventos em plantas transplantadas à mata, porém, não foram observadas diferenças significativas.

Passado este primeiro estágio, e dado não haver uma concentração de formigas oriundas de domáceas que caíram nas domáceas sobreviventes, as colônias de plantas transplantadas para capoeiras parecem se desenvolver melhor que em mata contínua. Aparentemente, a alteração microclimática afeta positivamente o desenvolvimento da colônia, sendo que esta possui mais formigas por domácea que plantas transplantadas às matas primárias. Como todas as plantas dependiam apenas dos nutrientes contidos nos recipientes onde foram plantadas, uma possível explicação é justamente a influência da luminosidade. *P. minutula* se alimenta de corpúsculos alimentícios (food bodies) produzidos no interior das domáceas (Vasconcelos & Davidson 2000; Solano e Dejean 2004) e de substâncias açucaradas produzidas por coccídeos (honeydew) (Vasconcelos & Davidson 2000). Com o aumento da intensidade de luz em capoeiras, maior a taxa fotossintética da planta e, geralmente a produção destes corpúsculos tende a ser maior (Davidson e Fisher 1991; Nery 2001), assim como tende a beneficiar também os coccídeos (Fonseca 1993). A quantidade (Heil *et al.* 2001) e a qualidade de alimento parece influenciar fortemente o número de formigas e o sucesso reprodutivo da colônia (Gaume

et al. 1998; Gaume e Mckey 2002). Sendo que, em uma colônia, o número de formigas e o sucesso reprodutivo estão geralmente associados (Oster e Wilson 1976; Gaume *et al.* 1998; Gaume e Mckey 2002). Embora poucas colônias produzindo alados, a maior parte delas, assim como as mais produtivas, foram encontradas em capoeiras de *Vismia*, justamente o ambiente com maior número de formigas por domácea.

Nery e Vasconcelos (2003) observaram que houve uma menor mortalidade e melhor desenvolvimento de colônias incipientes em ambientes iluminados próximos a igarapés. Estas colônias podem ou não possuir coccídeos, pois a obtenção destes é aparentemente independente da colonização por formigas. Nos experimentos de colonização, foram encontradas poucas plantas colonizadas que também possuíam coccídeos, porém, em alguns casos, encontrei coccídeos em plantas não colonizadas. De qualquer modo, Nery e Vasconcelos (2003) propuseram que o ambiente não influencia o desenvolvimento de colônias em fase inicial. Como observado neste estudo, a modificação do ambiente pode ser extremamente importante (*via* obtenção de alimentos) em fases subseqüentes (Nery & Vasconcelos 2003).

As taxas de herbivoria mensal não foram medidas para plantas com colônias, porém a herbivoria foliar ao término dos experimentos foi praticamente inexistente, não havendo diferença observável entre ambientes estudados. Resultados similares foram encontrados por Murase *et al.* (2003). Estudos prévios demonstraram que *P. minutula* defende eficazmente a planta hospedeira contra o ataque de herbívoros em florestas primárias (Vasconcelos 1991; Vasconcelos & Davidson 2000; Lapola *et al.* 2003). E que a herbivoria foliar em *M. guianensis* neste ambiente (Vasconcelos 1991), assim como em outras espécies mirmecófitas (Rocha & Bergalo 1992; Heil & Mckey 2003; Gaume *et al.* 1998; Heil & Mckey 2004) parece estar relacionada com o número de formigas forrageando nas folhas. Havendo uma menor pressão de herbivoria, ou compensação por produção de defesas químicas pelas plantas, a maior densidade de formigas por domácea em capoeiras parece não ter efeito benéfico mensurável para a planta. Ao contrário, enquanto *P. minutula* é beneficiada em se estabelecer em plantas em capoeiras, apresentando colônias mais numerosas, *M. guianensis* aparenta ser menos dependente da

associação. Caso haja um custo extra para a planta em abrigar colônias mais numerosas, esta associação desigual e dependente do ambiente pode gerar um conflito entre os dois parceiros, podendo ser *P. minutula* um parasita de *M. guianensis*. Porém, como não foram observadas diferenças no número de coccídeos por domácea, e assumindo que a planta pode controlar os recursos destinados à colônia (Fonseca 1999), esta hipótese foi rejeitada.

Considerações sobre a conservação do sistema Maieta-Pheidole

Em detrimento de uma alta taxa de mortalidade inicial, as plantas e colônias sobreviventes podem potencialmente se estabelecer em capoeiras, sendo a colonização por rainhas dependente de sua disponibilidade e não da qualidade do ambiente (capoeiras de *Vismia* ou *Cecropia*). Uma menor taxa de herbivoria pode, possivelmente, aumentar o tempo de sobrevivência de plântulas até o encontro por rainhas. E, uma vez colonizadas, as colônias tendem a se desenvolver rapidamente.

Mesmo sofrendo menos herbivoria, a ausência de uma colônia associada pode, também, ter outra conseqüência para *M. guianensis*: A planta pode ter seu crescimento diminuído por limitação da entrada de nutrientes. Em alguns gêneros de mirmecófitas, a colônia de formigas fornece nutrientes à planta (p. ex. Janzen 1974; Solano & Dejean 2004). Isto ocorre devido ao fato de algumas espécies depositarem fezes e restos de insetos nas domáceas, cujos nutrientes são absorvidos pela planta. Em ambientes onde nutrientes são limitantes, como na Amazônia Central, esta característica pode ser extremamente importante para o desenvolvimento e fecundidade de plantas. De fato, *P. minutula* deposita matéria orgânica no interior das domáceas e parece contribuir para a nutrição de *M. guianensis* (Solano & Dejean 2004). A ausência de colonizadores em florestas secundárias pode limitar o crescimento e o sucesso reprodutivo de plantas mirmecófitas, afetando a persistência destas em médio prazo (uma geração), por um menor número de frutos, ou menor viabilidade de sementes produzidas por plantas não colonizadas.

Um outro fator a ser levantado em termos de conservação seria a manutenção do equilíbrio deste sistema em longo prazo. O aumento da

proporção relativa de *C. laevis* em florestas secundárias, que compete com *P. minutula* por plantas, pode ter conseqüências populacionais futuras para estas espécies. Mesmo que a pressão de herbivoria seja menor (Benitez-Malvido 1995), *C. laevis*, uma espécie com limitada capacidade em defender a planta hospedeira (Vasconcelos & Davidson 2000; Lapola *et al.* 2003), pode ter um efeito deletério sobre a persistência da planta, visto que o número de coccídeos cultivados por esta espécie no interior das domáceas é muito maior que *P. minutula* (Lapola *et al.* no prelo). Este trabalho apresenta limitações no seu poder de inferência neste sentido por mostrar uma diferença nas proporções de colonizadores em relação à fontes de rainhas, mas não gerar dados que permitam modelar suas conseqüências ao longo do tempo. Futuros trabalhos visando o entendimento do equilíbrio competitivo entre as duas espécies colonizadoras em relação às variáveis físicas, biológicas e temporais são necessários.

A ausência deste sistema em florestas secundárias parece ser devida à ausência de outro parceiro mutualista não estudado aqui: o dispersor, trazendo sementes para estes ambientes. Mesmo que o tipo ou a complexidade do ambiente não funcione como um filtro para rainhas de *P. minutula* ou *C. laevis*, este pode estar impedindo o deslocamento de pássaros, os prováveis dispersores de frutos pequenos, carnosos, de coloração escura (Galleti *et al.* 2003), como são os de *M. guianensis*. Capoeiras, pequenas estradas, e mesmo pequenas clareiras podem influenciar negativamente ou mesmo impedir o deslocamento de algumas espécies de pequenos pássaros frugívoros de sub-bosque (Fonseca 2001; Laurence 2001; Banks-Leite 2004) sendo que algumas espécies são extremamente especialistas por microhabitats (Cody 1985). A restrição ou especificidade de habitat não foi encontrada neste estudo para formigas colonizadoras, porém os dispersores de sementes de *M. guianensis* podem ser altamente restritos a mata primária (Cody 1985). Alternativamente ou adicionalmente, a germinação de sementes de *M. guianensis* em capoeiras pode também ser dificultada por diferenças microclimáticas e físicas (Benitez-Malvido 1995; Guariguata & Osterag 2001). Futuros estudos visando a compreensão da biologia e conservação de sistemas mutualísticos necessitam atender toda a gama de possíveis

interações biológicas que os dois parceiros podem estar envolvidos, bem como restrições biológicas específicas de cada um destes.

Capítulo 3: Efeito do habitat sobre a aptidão da colônia de formigas e conseqüências para a planta mirmecófita hospedeira. Teste com dois sistemas formiga-plantas

Introdução

Florestas em regeneração, formadas pelo abandono de áreas após a derrubada da floresta original, apresentam uma estrutura, diversidade e dinâmica biológica bem diferente de florestas primárias (Guariguata & Osterag 2001). Para diversos *taxa* típicos de matas primárias, a diferença estrutural e, conseqüentemente, microclimática em capoeiras pode, por exemplo, limitar seu estabelecimento (p. ex. Nepstad *et al.* 1996; Primack & Rodrigues 2000; Guariguata & Osterrag 2001), modificar o padrão de deslocamento ou dispersão (p. ex. Andresen 1999; Vulinec 2000; Chapman *et al.* 2003; Hooper *et al.* 2004), ou influenciar a dinâmica biológica individual por uma diferença na quantidade ou qualidade de recursos em relação à mata primária (McKey 1984; Coley *et al.* 1985; Guariguata & Osterag 2001).

Em mutualismos entre formigas e plantas, particularmente mirmecófitas típicas de matas primárias, modificações na estrutura do ambiente podem afetar de formas diferentes os parceiros da relação. Em algumas espécies de plantas, um indivíduo possui plasticidade fenotípica para adequar sua fisiologia ao microclima, como a abertura de uma clareira, produzindo folhas fisiologicamente diferentes, mais aptas a receber sol diretamente e mais resistentes à dessecação (Raven *et al.* 2001), ou mesmo quimicamente diferentes e com diferentes estratégias de defesa contra o ataque de herbívoros (McKey 1984; Coley *et al.* 1985). Em contrapartida, com exceção de espécies de gêneros de mirmecófitas típicos de ambientes sucessionais, como por exemplo, *Cecropia* (Davidson & Fisher 1993) e algumas espécies de *Macaranga* (Murase *et al.* 2003), não se sabe como estes fatores ambientais podem afetar colônias de formigas associadas a plantas mirmecófitas.

Em colônias de formigas não associadas a mirmecófitas, mudanças estruturais da vegetação e/ou topografia causam modificações locais na riqueza, abundância e composição (Vasconcelos 1999; Vasconcelos *et al.* 2003). Em plantas mirmecófitas, a colônia aparenta estar extremamente exposta aos fatores ambientais, visto que as domáceas de folhas e ramos são provavelmente pouco isolantes contra variações climáticas, ou ao menos não tão isolantes quanto câmaras profundas no solo típicas de outras espécies de formigas. Estas diferenças ambientais entre matas não perturbadas e capoeiras, principalmente o aumento na temperatura e diminuição na umidade, possivelmente podem ser danosas ao desenvolvimento de ovos e larvas (Kipyatkov & Lopatina, 1990).

Além de fatores ambientais, outros fatores podem afetar o desenvolvimento de colônias nestas áreas, como diferenças na obtenção de recursos (*via* obtenção de presas, na produção de corpúsculos alimentares ou substâncias açucaradas excretadas por hemípteros), no ataque por entomopatógenos ou na predação de rainhas ou colônias (Capítulo 4). A soma desses fatores, abióticos e bióticos, pode causar diferenças no estabelecimento (Capítulo 1) e/ou no número de formigas em colônias de plantas em florestas em regeneração e, conseqüentemente, na densidade de formigas forrageando na planta. Como a aptidão (*fitness*) de colônias de formigas (definido para este estudo como o número de alados que uma colônia pode produzir) geralmente está associada ao número de formigas da colônia (p. ex. Lewis 1975; Oster & Wilson 1978; Gaume & McKey 2002), uma modificação na qualidade do habitat pode resultar em uma diminuição do sucesso reprodutivo de colônias em florestas secundárias.

Uma diminuição na aptidão da colônia de formigas pode afetar indiretamente a aptidão da planta hospedeira, dada a intrincada relação entre os parceiros destes mutualismos. Como a capacidade de defender a planta hospedeira varia com o número de formigas forrageando na planta (Rocha & Bergalo 1992; Bronstein 1998; Heil & McKey 2003, Izzo & Vasconcelos, no prelo), um efeito ambiental negativo sobre o número de formiga pode causar uma falência no mutualismo formiga/planta. Quando a eficiência de defesas contra herbívoros é comparada entre ambientes, a maior parte dos estudos

assume que não existe uma diferença na pressão de herbivoria (p. ex. Bryant *et al.* 1983; Mckey *et al.* 1984). Quando as formigas encontram uma presa (no caso um herbívoro), elas geralmente recrutam mais operárias e a subjugam por vantagem numérica (p. ex. Holdobler & Wilson 1990; Dejean *et al.* 2001; Romero & Izzo 2004). Logo, se presume que a capacidade de uma colônia defender a planta hospedeira pode também ser limitada pela pressão de herbivoria. A partir de um determinado nível de pressão (um grande número de herbívoros, por exemplo), as formigas não seriam eficientes na defesa da planta hospedeira. Neste caso, hipoteticamente, com um aumento da pressão de herbivoria, e/ou havendo um fator externo (ambiental) que cause uma diminuição no número de indivíduos da colônia, a capacidade de defesa da planta também diminuiria.

O objetivo deste capítulo foi determinar se existe diferença na dinâmica de dois sistemas formiga-planta entre matas primárias e florestas secundárias sujeitos a diferentes históricos de formação. Para isto, determinei se existe efeito do ambiente sobre a colônia, sobre o número de coccídeos (quando presentes) e, suas conseqüências sobre a herbivoria na planta hospedeira em duas espécies de mirmecófitas.

Métodos

Espécies estudadas

Estudei colônias das formigas *Allomerus octoarticulatus* e de uma espécie não identificada de *Azteca* (morfoespécie 2 do 1º Capítulo), ambas as principais colonizadoras regionais de *Hirtella myrmecophila* e *Cordia nodosa*, respectivamente. Estas plantas e formigas se mostraram as mais abundantes e freqüentes nos ambientes estudados (Capítulo 1), e apresentam algumas diferenças em sua história natural. Uma diferença fundamental entre estes dois sistemas é que, enquanto *A. octoarticulatus* parece restringir sua dieta a insetos capturados na planta hospedeira (Izzo & Vasconcelos 2002), *Azteca* sp. 2 ordenha hemípteros no interior das domáceas. Além disso, enquanto *A. octoarticulatus* nidifica e forrageia apenas na planta hospedeira, *Azteca* sp.2. pode forragear no solo, além de freqüentemente usar ramos ociosos próximos à base da planta hospedeira como ninhos acessórios (obs. pess.). Uma outra informação relevante é que *A. octoarticulatus* é extremamente eficiente na defesa da planta hospedeira em ambientes de mata primária (Izzo & Vasconcelos 2002). Por outro lado, o papel de *Azteca* sp. 2 na defesa da planta hospedeira ainda não foi demonstrado.

Área de estudo

O estudo foi realizado entre março de 2002 e abril de 2005. Foram utilizadas áreas de capoeiras e mata primária nas Fazendas Porto Alegre, Dimona e Esteio. Para detalhes, veja descrição no capítulo 1. Nestas fazendas foram realizados experimentos apenas em capoeiras entre 15 a 20 anos para minimizar o efeito da idade da capoeira (e fatores associados).

Aptidão da colônia associada e herbivoria instantânea

Para determinar se o tamanho da colônia de *Allomerus* e *Azteca*, nidificando em *H. myrmecophila* e *C. nodosa*, respectivamente, foi influenciado

pelo ambiente, coletei todos os ramos de 26 indivíduos de *H. myrmecophila*, sendo oito indivíduos em capoeiras de *Vismia*, 11 em capoeiras de *Cecropia* e sete em mata primária. Da mesma forma, coletei também 25 indivíduos de *C. nodosa*, sendo 10 em capoeiras de *Vismia*, sete em capoeiras de *Cecropia* e 8 em matas contínuas. Foram amostradas todas as plantas encontradas que se encontravam colonizadas pelo colonizador principal (capítulo 1), não havendo outro critério de escolha da planta. Após a coleta de uma planta, foi estabelecido um intervalo mínimo de 300 m de distância para a coleta do próximo espécime a fim de capturar a heterogeneidade ambiental.

Todos os ramos presentes nas plantas foram coletados e acondicionados em sacos plásticos, deixando apenas ramos velhos sem domáceas e o tronco principal para o rebrotamento da planta. Os ramos contendo toda a colônia foram levados ao laboratório onde todas as domáceas foram abertas e número de operárias foi determinado. Em *C. nodosa*, determinei também o número de coccídeos no interior das domáceas, que foi considerado como um índice de disponibilidade de alimento para a colônia. Em cada um dos três ambientes coletei plantas de vários tamanhos, apenas excluindo indivíduos de *H. myrmecophila* maiores que 2 m e *C. nodosa* com mais de 40 domáceas a fim de minimizar perdas de formigas durante coleta em campo. O espaço disponível para cada colônia foi considerado o número de domáceas disponíveis em cada planta.

Para cada planta coletada, a porcentagem de área consumida por herbívoros nas folhas mais jovens foi obtida. Este valor foi considerado como uma medição da “herbivoria instantânea”, por desconsiderar o tempo que esta folha permaneceu disponível para o consumo por herbívoros. Este método é empregado com frequência para comparação da herbivoria entre ambientes (Dirzo & Dominguez 1995). Para isto retirei todas as folhas apicais presentes na planta, e as coloquei sobre um grid de pontos em um plástico transparente, com precisão de 0,25 cm² para contagem do número de pontos que estavam sobre a área consumida por herbívoros. O número de pontos contabilizado para cada folha foi multiplicado por 0,25, fornecendo desta forma a área consumida em cm². A área total das folhas foi estimada para *H. myrmecophila* utilizando a fórmula $\text{ÁREA (mm}^2) = -394,22 + 0,83 \cdot (L \cdot C)$, onde L é a largura

máxima e C é o comprimento máximo de cada folha em milímetros ($R^2 = 0,987$; $n = 36$; $p < 0,001$) (Izzo & Vasconcelos 2002). Para este estudo uma fórmula similar foi determinada para *Cordia nodosa* seguindo o mesmo método descrito por Izzo (2002). A fórmula para estimativa da área foliar em *C. nodosa* é: $\text{ÁREA (mm}^2\text{)} = 74,72 + 0,63 \cdot (L \cdot C)$ ($R = 0,96$; $n = 29$; $p < 0,001$). A área total obtida para cada folha nas duas espécies de mirmecófitas foi transformada em cm^2 e a proporção de folha consumida foi obtida dividindo a área consumida pela área total (incluindo a área consumida). A proporção média de herbivoria por planta foi transformada em arcoseno da raiz quadrada, a fim de se cumprir as premissas de testes paramétricos (Sokal & Rohlf 1996), e comparada entre ambientes utilizando ANOVA, seguida de um teste de comparação de pares de Fisher LSD (Least Squared Differences).

Adicionalmente à coleta das plantas, foram realizadas 16 medidas de abertura de dossel em cada ambiente estudado (48 no total) a fim de se descrever a luminosidade ambiental. A luminosidade foi tomada nos mesmos pontos onde foram coletadas as plantas. Em cada ponto, utilizando um densiômetro esférico côncavo, foram realizadas quatro medidas a 1,5 m do chão, cada um voltado para um ponto cardinal e sua média foi calculada. A porcentagem de abertura de dossel foi calculada para cada ponto e comparada utilizando uma ANOVA, seguida de um teste de comparação de pares de Fisher LSD.

A priori, o número total de coccídeos encontrados de *C. nodosa* foi correlacionado com o número de domáceas por planta para os três ambientes. Foi observada forte correlação em mata ($r = 0,813$; $p = 0,013$), mas não nos dois tipos de capoeiras ($r < 0,13$; $p > 0,3$ para as duas capoeiras). Como o uso de fatores independentes correlacionados pode gerar resultados espúrios (Zar 1996; McNally 2002) o número de coccídeos não entrou no modelo geral. Os dados sobre o tamanho da colônia foram analisados utilizando modelos de ANCOVA (um para cada espécie de planta), tendo como co-variável o tamanho da planta (número de domáceas) e como fator o tipo de ambiente onde esta planta se encontrou. Para se determinar se o tamanho da colônia influencia a ação de herbívoros, os dados sobre a porcentagem de herbivoria foram analisados em modelos de ANCOVA, mas com ambientes como fator e o

número de formigas dividido pelo número de domáceas como covariável. Nas duas comparações, quando não houve interação significativa, esta foi excluída do modelo, e quando houve interação entre a variável independente e a covariável, regressões lineares simples foram realizadas para cada ambiente. No caso de *C. nodosa*, o número de coccídeos, como fonte de alimento, foi incorporado aos modelos de regressão linear de ambientes de capoeiras de *Vismia* e de *Cecropia*. Em matas contínuas o tamanho da planta não pode ser dissociado da disponibilidade de alimento (número de coccídeos) e foi discutida conjuntamente.

Taxas de herbivoria mensal e influência da colônia

Para determinar se a interação entre as plantas e as formigas associadas pode estar sujeita a algum efeito do ambiente, causando uma alteração na capacidade da colônia em defender a planta, entre os meses de fevereiro de 2004 e fevereiro de 2005, marquei 15 plantas de cada espécie em áreas de mata e nos dois tipos de capoeiras. Para determinar se a pressão de herbivoria varia com o ambiente estudado, em cada uma das plantas experimentais sorteiei um ou dois ramos (dependendo do tamanho da planta). Em cada domácea presente nestes ramos, as formigas foram eliminadas e a reinfestação destes ramos foi prevenida utilizando a resina Tanglefoot® (The Tanglefoot Company, Michigan). A taxa de herbivoria em ramos sem formigas foi considerada como uma estimativa da pressão de herbívoros sobre a planta naquele momento, independente da ação da formiga. Todos os ramos da planta tiveram as folhas apicais marcadas com arames coloridos e a cada visita um novo arame foi adicionado à medida que as folhas surgiram. Os danos causados por herbívoros nas folhas destes ramos foram medidos mensalmente em ramos sem formigas e, do mesmo modo, em folhas surgidas em ramos onde a colônia manteve seu acesso. A herbivoria foi medida da mesma forma descrita para herbivoria instantânea. Calculei a porcentagem de herbivoria mensal para cada folha deste experimento e obtendo assim a média para cada

planta em ramos com e sem formigas. Testei se a efetividade das formigas como defesas contra herbívoros varia entre ambientes e se esta efetividade está relacionada com a pressão de herbívoros utilizando modelos de ANCOVA. Nestes modelos o tipo de ambiente foi incluído como fator, a herbivoria em ramos sem formigas como covariável, e também a interação entre estes dois fatores. Quando não houve interação, esta foi excluída e o modelo foi testado novamente. Porém, quando não houve diferença mesmo após a exclusão da interação, foi apresentado o modelo completo.

Nas plantas de *C. nodosa* destinadas a este experimento em capoeiras de *Cecropia*, apenas duas plantas produziram folhas em ramos com e sem formigas concomitantemente, sendo impossível sua inclusão no modelo. Neste caso, foi comparada apenas a herbivoria em plantas em capoeiras de *Vismia* e matas primárias. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Systat 8.0 (Wilkinson 1996).

Resultados

Abertura de dossel

Embora a abertura de dossel em capoeiras de *Cecropia* tenha sido ligeiramente menor ($19,63 \pm 1,79\%$; média \pm E.P.) que nas capoeiras de *Vismia* ($21,02 \pm 1,16\%$), não houve diferença na abertura de dossel (Fisher LSD $p = 0,445$). Porém, ambas diferiram de matas primárias (Fisher LSD $p < 0,001$) que apresentaram quase a metade da porcentagem de abertura média que as capoeiras ($10,85 \pm 0,57\%$).

Aptidão da colônia associada

As duas espécies de plantas estudadas apresentaram resultados contrastantes. Em *Hirtella myrmecophila* o número de formigas se apresentou relacionado com o número de domáceas (TAB. 3.1). Embora o número de formigas não tenha sido diferente entre os ambientes estudados, houve interação entre o fator e a covariável, demonstrando que a relação entre o tamanho da planta (número de domáceas) e número de formigas foi diferente entre os ambientes estudados (FIG. 3.1a). O número de domáceas determina a quantidade de formigas encontradas por planta em florestas primárias, mas não em capoeiras de *Vismia* ou capoeiras de *Cecropia* (TAB. 3.2). Em todos os casos, com exceção de uma planta coletada em capoeiras de *Cecropia*, o número de formigas encontradas por domácea, foi menor nas capoeiras que nas plantas coletadas na mata (FIG. 3.1a - ponto acima da linha de tendência). Em apenas dois casos o número de formigas por domácea foi similar entre plantas coletadas em capoeiras e na mata contínua (FIG. 3.1a - pontos dentro do intervalo de confiança da regressão).

Em *Cordia nodosa*, o número de domáceas, assim como o tipo de ambiente, influenciou o número de formigas na planta. A relação entre o número de domáceas também difere entre ambientes (TAB. 3.1). Regressões *a posteriori* demonstraram que em todos os ambientes estudados a relação entre

o tamanho da planta e o número de formigas é positiva (TAB 3.2). Não houve influência do número de coccídeos sobre o tamanho da colônia em capoeiras (TAB 3.2). Por análise gráfica (FIG 3.1b), assim como pelos coeficientes da regressão (TAB 3.2), podemos ver que as colônias de *Azteca* sp2 em capoeiras apresentam um incremento mais acentuado de indivíduos com o aumento do número de domáceas que colônias em matas contínuas.

Tabela 3.1: ANCOVA, examinando o efeito do tipo de ambiente e do tamanho da planta sobre o tamanho das colônias (número de operárias) de formigas em *Hirtella myrmecophila* e *Cordia nodosa*.

	Variável	M. Q.	G.L.	F	P
<i>H. myrmecophila</i>	Ambiente	597179,8	2	1,56	0,235
	Tamanho	2309705,2	1	6,025	0,023
	A*T	1097924,6	2	2,99	0,071
	Erro	383373,2	20		
<i>C. nodosa</i>	Ambiente	473299,6	2	4,716	0,023
	Tamanho	4342726,8	1	43,271	<0,001
	A*T	369556,4	2	3,682	0,043
	Erro	100360,2	18		

Tabela 3.2: Regressões lineares entre o número de formigas e o número de domáceas por planta de *Hirtella myrmecophila* e de *Cordia nodosa* (em ambiente de mata). Para *C. nodosa* coletadas em capoeiras, o número de coccídeos encontrados nas domáceas foi incorporado no modelo regressão (regressão múltipla).

	Ambiente	R²	n	Variável	Coefficiente	T	p
<i>H. myrmecophila</i>	Mata	0,834	7	constante	-439,711	-1,26	0,265
				nº domáceas	74,195	5,01	0,004
	<i>Cecropia</i>	0,002	11	constante	-	1,64	0,135
				nº domáceas	-	-0,12	0,905
	<i>Vismia</i>	0,139	8	constante	-	0,71	0,506
				nº domáceas	-	0,98	0,363
<i>C. nodosa</i>	Mata	0,75	8	constante	54,196	0,47	0,658
				nº domáceas	58,679	4,25	0,005
	<i>Cecropia</i>	0,901	7	constante	-1427,699	-3,02	0,039
				nº domáceas	180,214	5,49	0,005
				nº coccídeos	1,075	0,65	0,549
	<i>Vismia</i>	0,681	9	constante	-430,555	-1,15	0,295
nº domáceas				157,853	3,46	0,013	
nº coccídeos				-0,147	-0,1	0,921	

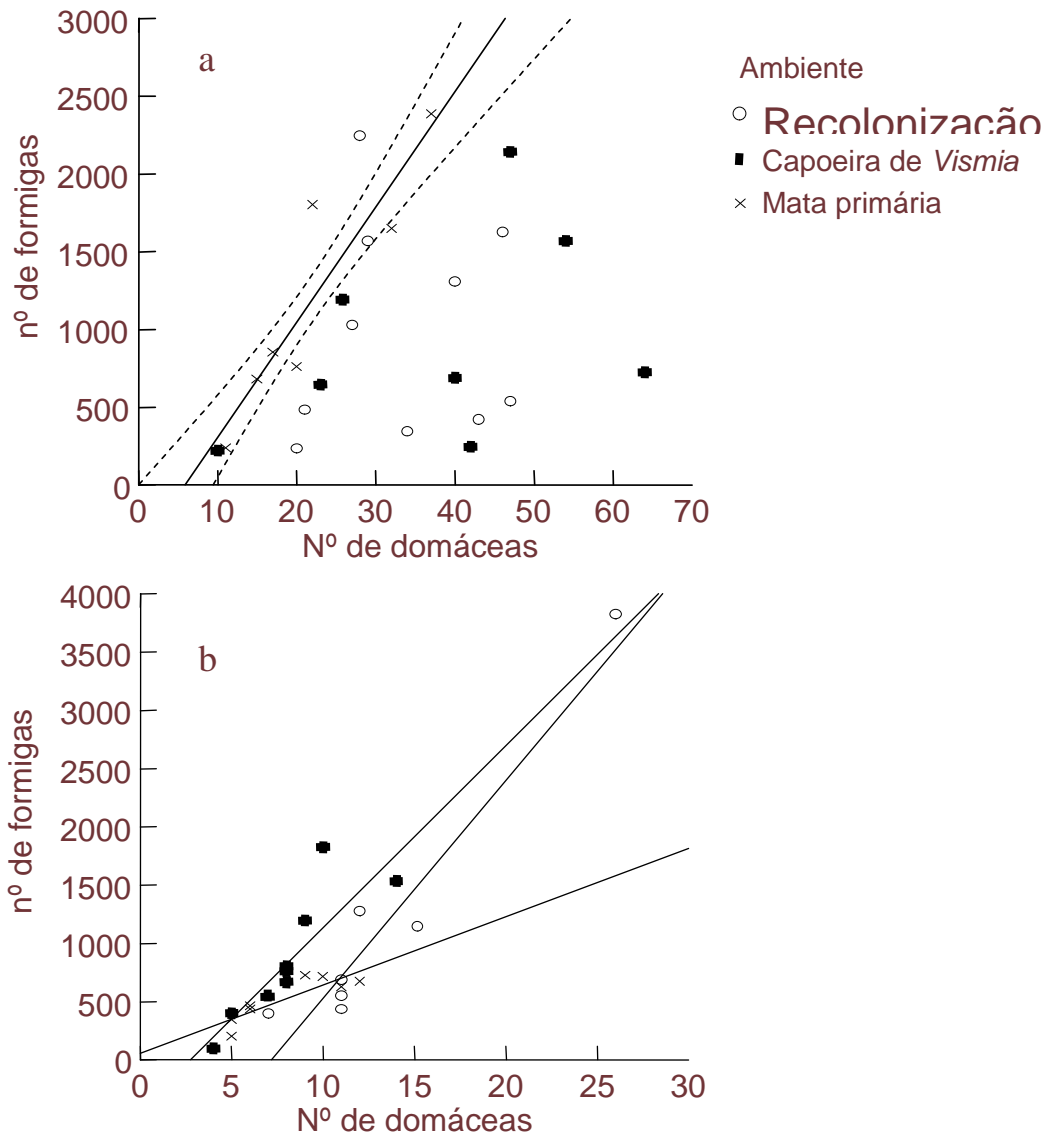


Figura 3.1: Comparação da relação entre o número de formigas e o número de domáceas por planta entre os três ambientes estudados para (a) *Hirtella myrmecophila* e (b) *Cordia nodosa*. As linhas de tendência foram incluídas apenas para as relações significativas. No gráfico “a” as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança da regressão (95%). O intervalo da regressão não foi incluído no gráfico “b” para facilitar a visualização.

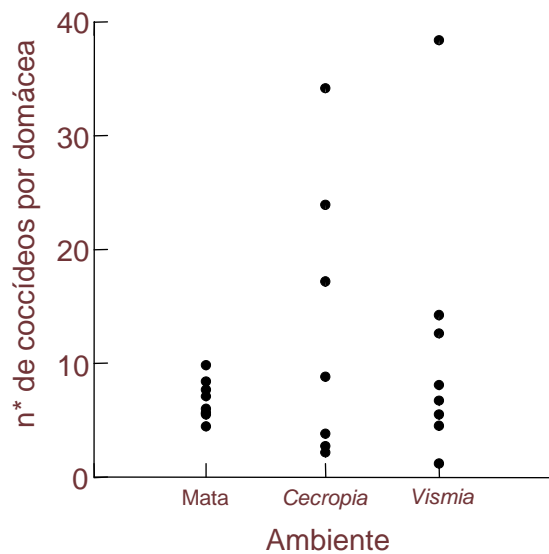


Figura 3.2: Número de coccídeos encontrados em *Cordia nodosa* dividido pelo número de domáceas, para mata primária, capoeiras dominadas por *Cecropia* e capoeiras dominadas por *Vismia*.

Não houve diferença significativa (ANOVA $F_{2,22} = 0,887$; $p = 0,428$) entre o número médio de coccídeos por domácea de matas e capoeiras nos espécimes de *C. nodosa*. Embora em capoeiras de *Cecropia* ($13,25 \pm 4,65$) e em capoeiras de *Vismia* ($11,4 \pm 4,13$) a media tenha sido quase duas vezes maior aquela encontrada em matas primárias ($6,83 \pm 0,62$). A variação em torno da média em capoeiras foi relativamente grande quando comparada à da mata primária (FIG. 3.2).

Herbivoria instatânea

A área consumida por herbívoros em *Hirtella myrmecophila* no momento da coleta (herbivoria aparente) foi relativamente baixa e não diferiu entre ambientes. A herbivoria média na mata foi de 1,9% ($\pm 0,38\%$ E.P.), enquanto nas capoeiras de *Vismia* foi de 2,97% ($\pm 0,94\%$) e de *Cecropia* de 2,07% ($\pm 0,51\%$) (FIG. 3.3). A área foliar consumida também parece não estar relacionada com o tamanho da colônia e não há interação entre os dois fatores, demonstrando que a relação não é diferente entre ambientes (TAB. 3.3).

O resultado foi similar para *Cordia nodosa*, porém, a área consumida foi maior que em *Hirtella myrmecophila*. A herbivoria média em ambientes de mata foi de 3,36% ($\pm 2,01$ E.P.), enquanto nas capoeiras de *Vismia* foi de 5,7% ($\pm 3,26\%$) e de *Cecropia* de 5,54% ($\pm 1,52\%$) (FIG. 3.3). De modo similar à *H. myrmecophila*, a área foliar consumida também parece não estar relacionada com o tamanho da colônia e não há interação entre os dois fatores.

Tabela 3.3: Modelo de ANCOVA relacionando a área consumida por herbívoros em plantas de *Hirtella myrmecophila* e *Cordia nodosa* ao número de formigas encontradas na planta, os ambientes estudados e interação entre os dois fatores. Não houve diferença significativa mesmo quando a interação é retirada.

	N	variável	M.Q	F	P
<i>H. myrmecophila</i>	26	nº de formigas	0,001	0,201	0,659
		Ambiente	0,002	0,249	0,782
		Formigas*ambiente	0,003	0,568	0,575
		Erro	0,006		
<i>C. nodosa</i>	25	nº de formigas	0,005	0,277	0,761
		Ambiente	0,052	3,012	0,099
		Formigas*ambiente	0,036	1,521	0,244
		Erro		0,017	

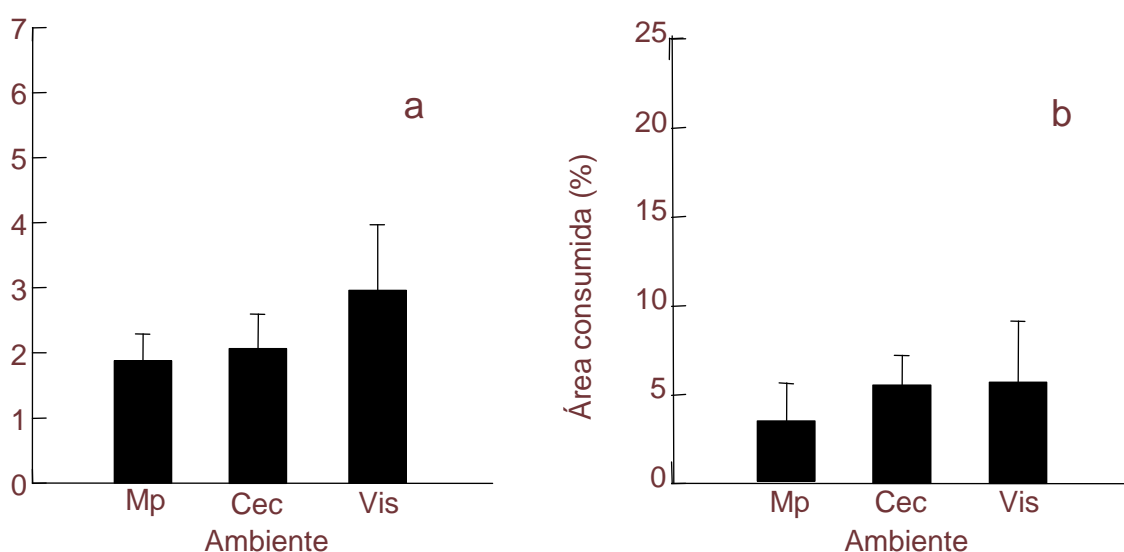


Figura 3.3: Porcentagem média (+erro padrão) de área foliar consumida por herbívoros em plantas de: *Hirtella myrmecophila* (a) e *Cordia nodosa* (b) em mata primária, capoeiras de *Cecropia* (Cec) e capoeiras de *Vismia* (Vis).

Taxas de herbivoria mensal e influência da colônia

Para as duas espécies de plantas estudadas não houve relação entre as taxas de herbivoria em ramos com e sem formigas, e não houve também interação entre a herbivoria e os ambientes (TAB. 3.4). Quando a interação foi retirada do modelo, pode-se notar uma forte diferença entre as taxas de herbivoria em ramos com formigas entre ambientes (TAB. 3.4) para *H. myrmecophila*, mas não para *C. nodosa*. Em ambientes de mata, as taxas observadas em ramos com formigas para *H. myrmecophila* foram similares à herbivoria instantânea nos ramos apicais da mesma planta no experimento anterior ($1,71 \pm 1,17\%$). Porém, em capoeiras, a taxa de herbivoria mensal em ramos com formigas foi muito maior que a encontrada no experimento anterior, sendo de $21,12 (\pm 7,96\%)$ em capoeiras de *Vismia* e $19,97\% (\pm 7,8\%)$ em capoeiras de *Cecropia* (FIG. 3.4). Para *C. nodosa* as taxas de herbivoria mensal foram similares às encontradas nas medições de herbivoria instantânea ($0,76 \pm 0,3\%$ para matas primárias e $1,27 \pm 0,48\%$ para capoeiras de *Vismia*).

Tabela 3.4: Resultados estatísticos do modelo de ANCOVA, comparando a relação entre a taxa mensal de herbivoria em *H. myrmecophila* e *C. nodosa* de ramos com formigas e sem formigas nos três ambientes estudados. A interação não foi significativa e foi retirada do modelo. (HEXP =taxa de herbivoria em ramos onde a colônia foi experimentalmente removida).

	n	Variável	M.Q	F	P
<i>H. myrmecophila</i>	31	HEXP	0,071	1,034	0,319
		Ambiente	0,01	0,14	0,87
		HEXP*ambiente	0,025	0,357	0,703
		Erro	0,069		
<i>H. myrmecophila</i>	31	HEXP	0,179	2,729	0,11
		Ambiente	0,459	7,016	0,004
		Erro			
<i>C. nodosa</i>	25	HEXP	0,002	0,4	0,537
		Ambiente	0,005	1,067	0,319
		HEXP*ambiente	0,006	1,242	0,284
		Erro	0,005		
<i>C. nodosa</i>		HEXP	0,902	0,584	0,457
		Ambiente	0,114	0,074	0,789
		Erro	1,544		

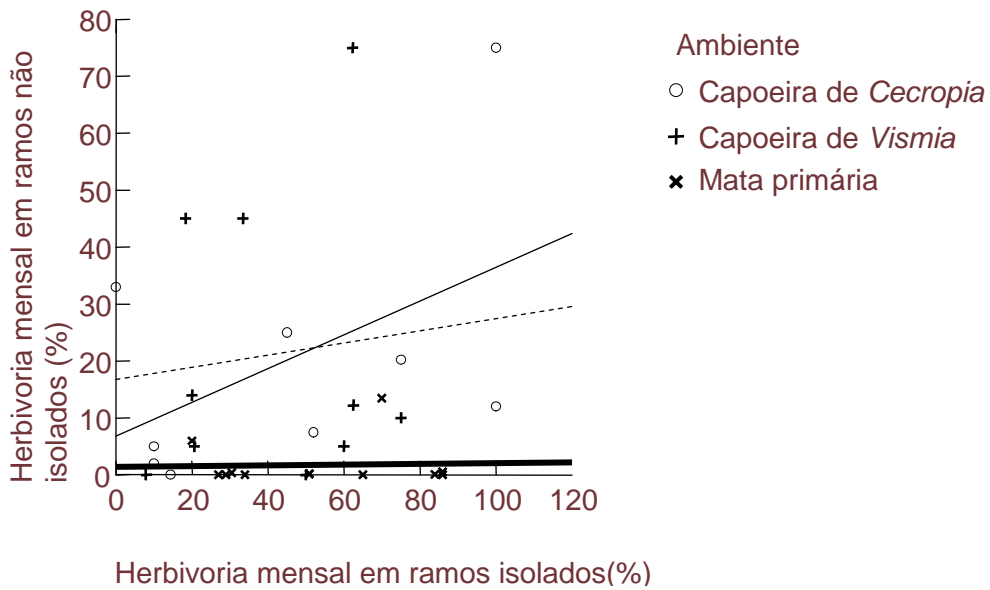


Figura 3.4: Relação entre a taxa de herbivoria mensal em ramos com formigas e sem formigas em plantas de *Hirtella myrmecophila* nos três ambientes estudados. Não houve relação significativa entre as taxas mensais de herbivoria nos diferentes ramos, mas as linhas de tendência foram mantidas para a comparação visual entre a herbivoria em ramos sem formigas entre ambientes. A linha sólida (em preto) corresponde à relação em capoeiras de *Cecropia* e a linha tracejada a capoeiras de *Vismia*. A linha sólida em negro corresponde à mata primária.

Discussão

Aptidão da colônia associada

As duas espécies de formigas estudadas aqui diferem na sua capacidade em se estabelecer em florestas em regeneração. Enquanto *Allomerus octoarticulatus* não se desenvolveu tão bem em capoeiras, *Azteca* sp.2 aparentemente se beneficiou. Parte desta variação pode ser explicada por diferenças na história evolutiva das duas espécies de formigas. O gênero *Azteca* é bem diverso (> 150 spp.) e tem representantes em vários ambientes (Longino 1991). Este gênero possui algumas espécies terrestres, mas a grande maioria é arborícola. Muitas destas espécies arborícolas desenvolveram associações obrigatórias com mirmecófitas, mas espécies deste gênero possuem associações desde plantas típicas de ambientes perturbados (p. ex. *Cecropia*), plantas associadas a clareiras (p. ex. *Cecropia* e *Tachigalia*) ou plantas típicas de matas primárias (p. ex. *Tococa* e *Cordia*). Grande parte das espécies arborícolas apresenta associações com hemípteros (Heil & Mckey 2003). Dada esta grande variação na ocupação de habitats, é presumível que algumas espécies podem apresentar plasticidade fenotípica suficiente para se adaptarem a ambientes perturbados. *Azteca* sp.2, a principal colonizadora de *C. nodosa*, pertence ao grupo muelleri, um dos grupos mais basais deste gênero associados a plantas mirmecófitas (Ayala *et al.* 1996). Yu & Davidson (1996) demonstraram que espécies de *Azteca* pertencentes aos grupos alfari/ovaticeps, os ramos mais derivados do gênero (Ayala *et al.* 1996), apresentaram uma certa especificidade por habitat, ao contrário de *Azteca australis*, pertencente ao grupo muelleri, que se mostrou generalista no uso de habitats.

Ao contrário de *Azteca*, *Allomerus* é um gênero com poucas espécies (<10 spp.), sendo todas estritamente relacionadas com plantas mirmecófitas (Kempf, 1972). Todas as espécies de *Allomerus* parecem estar associadas a plantas mirmecófitas típicas de matas primárias (Yu & Pierce 1998; Izzo & Vasconcelos 2002), sugerindo que isto pode ser uma característica ancestral. Em matas de galeria no Cerrado brasileiro, formigas do gênero *Allomerus* são as principais colonizadoras de *Tococa formicaria*. Nas bordas destas matas,

formigas do gênero *Azteca* substituem *Allomerus* como a principal colonizadora (Heraldo L. Vasconcelos, com. pess.). Uma outra espécie do gênero, *A. demerae*, é sujeita a uma alta taxa de mortalidade por predação quando associada a plantas de *C. nodosa* em clareiras, sendo substituídas por formigas do gênero *Azteca*, mas são as principais colonizadoras desta espécie em matas primárias no Peru (Yu & Pierce 1998). Não foram observados eventos de predação de colônias neste estudo, mas uma alta taxa de mortalidade de indivíduos ou colônias de *Allomerus* devido a uma maior amplitude térmica e menor umidade relativa, por exemplo, poderia explicar a diferença na relação com a planta hospedeira entre áreas de mata primária e florestas secundárias.

Algumas características, como o uso de coccídeos como fonte de alimento, parecem ter um papel importante na adaptação e melhor desenvolvimento de *Azteca* sp. 2 em florestas secundárias. Isto confronta a teoria de que o espaço disponível para nidificação é o principal fator limitante para o desenvolvimento de colônias em mirmecófitas (Fonseca 1993, 1999) e reforça a teoria que nutrientes são extremamente limitantes ao desenvolvimento de colônias associadas a estas plantas (Heil 2001). O número de operárias de *A. octoarticulatus* habitando plantas em mata contínua se apresentou fortemente relacionado ao número de domáceas presentes na planta. Porém, em ambos os tipos de capoeira os resultados foram similares entre si, mas extremamente diferentes do observado para colônias em matas. Apenas uma de 19 colônias avaliadas em capoeiras possuía uma densidade de operárias de *A. octoarticulatus* maior que plantas de matas primárias e apenas duas possuíam densidades similares. A grande maioria apresentava menos formigas por domácea que em plantas de mata contínua, sendo negativamente afetada pelo habitat. Isto demonstra uma certa variação na capacidade de colônias de *A. octoarticulatus* se desenvolverem em capoeiras ou uma grande sensibilidade a variações microambientais. Como conseqüência não observei um padrão definido na ocupação da planta hospedeira em capoeiras, sendo que a produção de alados, ao longo do tempo, deve seguir o mesmo padrão.

Azteca sp.2, ao contrário, apresenta colônias maiores e parece se desenvolver muito bem e de modo similar nos dois tipos de capoeiras. Quando comparamos capoeiras e mata primária, colônias desta espécie apresentam o

mesmo número de formigas por domácea em plantas pequenas, mas à medida que a planta cresce, a diferença entre as densidades das colônias aumenta. Surpreendentemente, o número de coccídeos por domácea não é diferente entre ambientes, porém uma enorme variação pode ser encontrada em suas densidades para plantas de capoeiras (FIG. 3.2). Somado a isto, não existe relação no número de coccídeos e formigas em capoeiras, sugerindo que a disponibilidade de alimento não é um fator limitante ao tamanho de colônias de *Azteca* sp. 2.

Porém, por que existem diferenças na relação entre o tamanho da colônia de *Azteca* sp.2 e o número de domáceas por planta entre ambientes? Uma explicação possível seria que o número de coccídeos não é uma estimativa confiável da quantidade de alimento provido por estes para a colônia. Visto que existe uma grande gradação de estádios de desenvolvimento (ninfas) em coccídeos dentro de uma mesma domácea, uma estimativa de biomassa de coccídeos pode representar melhor a quantidade de alimento provido. Uma outra hipótese é que a quantidade de coccídeos não representa a quantidade e/ou qualidade do recurso, por este estar na verdade mais fortemente relacionado à qualidade da planta hospedeira (Stadler 2004). A secreção de substâncias açucaradas (honeydew) por coccídeos pode estar relacionada à qualidade da planta hospedeira (Cushman & Addicott 1991; Stadler 2004), temperatura do ambiente (Kindlmann *et al.* 2001) e/ou a taxa fotossintética realizada pela planta (Fonseca 1993). Caso os últimos dois casos se apliquem para este estudo, seria esperada uma maior produção, ou melhor qualidade, deste composto em capoeiras, dada a maior luminosidade. Adicionalmente, *Azteca* sp.2 forrageia fora da planta hospedeira e demais coccídeos podem ser alocados para planta adjacentes.

Além de fonte de açúcares, *Azteca* sp.2 pode utilizar os coccídeos como uma fonte constante de proteína animal (Beattie 1985; Buckley 1987). Como *Allomerus* não apresenta nenhuma relação com hemípteros e possui uma dieta aparentemente baseada em presas capturadas na planta (Izzo & Vasconcelos 2002), uma fonte protéica constante pode ser extremamente valiosa na ocupação de ambientes extremos, ou cuja disponibilidade de alimento seja imprevisível. A identidade dos herbívoros varia muito entre florestas primárias e florestas em regeneração (Ernest 1989; Benitez-Malvido 1995) e *Allomerus*

pode estar tendo um sucesso menor de captura devido a esta mudança. Como consequência, a associação com hemípteros estaria mediando o sucesso de formigas que habitam plantas em capoeiras.

Herbivoria instantânea e taxas mensais

Os dois métodos de medição de herbivoria utilizados apresentaram resultados similares para *C. nodosa*, mas contrastantes para *H. myrmecophila*. Nesta última, a comparação de herbivoria instantânea apresentou uma baixa área média consumida e não foi diferente entre ambientes. Porém, as taxas mensais se apresentaram quase uma ordem de magnitude maiores em capoeiras, enquanto o mesmo não ocorreu em matas primárias. Essa diferença entre os métodos parece contraditória, mas o acompanhamento mensal das plantas experimentais demonstrou que, em alguns casos, as plantas promovem a abscisão de folhas quando submetidas à alta herbivoria. Este fenômeno pôde ser observado tanto para *C. nodosa* quanto para *H. myrmecophila* e parece ser comum em várias espécies vegetais (e. g. Espírito-Santo & Fernandes 2002). Desta forma, folhas submetidas a altas taxas de herbivoria poderiam não estar presentes na planta hospedeira em uma medida instantânea. Este fato comprometeria a interpretação dos dados, caso as conclusões se baseassem apenas em medidas instantâneas de herbivoria. Isto acarreta em uma pior estimativa da herbivoria quando o tempo não é considerado (Lowman 1984; Coley & Barone 1996).

Em nenhuma das duas espécies de mirmecófitas, as taxas de herbivoria em ramos com formigas se apresentou relacionada com a de ramos sem formigas. Assumindo que a herbivoria em ramos sem formigas possa ser considerada como um índice da pressão de herbívoros sobre a planta, isto demonstraria que formigas podem não ter sua capacidade de defender a planta limitada pela pressão de herbivoria em nenhum dos ambientes estudados, ou que o gradiente foi muito curto para se notar alguma diferença. Contudo, o método pode ter sido relativamente impreciso, visto que houve uma certa variação na produção de folhas entre indivíduos e, em alguns casos, a pressão de herbivoria foi estimada pelos resultados em uma única folha.

Dadas as restrições no poder de inferência do método, obtive sucesso em demonstrar que a herbivoria em ramos sem formigas apresentou bastante variação, sendo aparentemente igual entre ambientes para as duas espécies de plantas. Também a qualidade da defesa provida por *Azteca* sp.2 não variou entre capoeiras de *Vismia* e matas não perturbadas. Esta espécie de formiga foi igualmente eficiente em ambos os ambientes estudados. Para *H. myrmecophila*, a intrincada relação entre o tamanho da colônia e da planta hospedeira na mata contínua proporciona uma defesa extremamente eficiente (Izzo & Vasconcelos 2002). Porém, ao contrário dos resultados obtidos para *Azteca* sp.2, mesmo que haja uma ação benéfica da formiga em ambos os tipos de capoeira estudados, esta é significativamente menor que em matas primárias. Isto sugere que a produção de folhas novas em *H. myrmecophila* é extremamente dependente de formigas (Izzo & Vasconcelos 2002) e que não pôde ser observado uma substituição efetiva entre defesas bióticas e abióticas em ambientes sujeitos a uma maior incidência de luz (Coley *et al.* 1985). Dada a limitação por luz, a produção e o tempo de expansão de folhas é geralmente positivamente afetado por ambientes mais abertos. Geralmente as maiores taxas de herbivoria ocorrem em folhas em expansão (Coley *et al.* 1985; Moles & Westoby 2000; Izzo & Vasconcelos 2002). Como a mediação foi mensal e não diária, plantas de capoeiras podem ter se expandido e lignificado em menos tempo que em matas primárias. Desta forma, plantas em capoeiras estariam sujeitas à pressão de herbívoros por menos tempo (Moles & Westoby 2000, Murase *et al.* 2004). Porém, como a herbivoria em ramos sem formigas foi aparentemente a mesma entre os ambientes, esta hipótese não pôde ser corroborada.

Como a capacidade de defender a planta não está relacionada com a estimativa de pressão de herbivoria, duas hipóteses complementares podem ser levantadas: uma já sugerida modificação na composição de herbívoros em florestas secundárias (Ernest 1989, Benitez-Malvido 1995) e a uma incapacidade de *A. octoarticulatus* em excluí-los. Porém, é mais provável que, mesmo que haja esta diferença na composição, a incapacidade de *Allomerus* em defender a planta hospedeira em capoeiras deve ser apenas uma consequência do efeito negativo do ambiente sobre o número de formigas. Esta afirmação é corroborada pelos resultados no sistema *Cordia-Azteca*, onde

a formiga foi beneficiada pela modificação de habitat, mas a herbivoria foi igualmente baixa em todos os ambientes. Mesmo que medida de forma categórica, posso afirmar que a herbivoria em *H. myrmecophila* está relacionada ao número de formigas associadas à planta (Rocha & Bergallo 1992; Heil & Mckey 2004; Izzo & Vasconcelos, no prelo).

Conservação de sistemas formiga-planta

Os dois sistemas formiga-planta estudados aqui apresentaram respostas diferentes à modificação de habitat. Esta diferença pode estar relacionada à história evolutiva da formiga e/ou a diferenças de história natural, como a utilização de secreção produzida por coccídeos na dieta das formigas. Como consequência, a herbivoria em *H. myrmecophila* é maior em capoeiras que matas primárias e isto poderia influenciar seu sucesso reprodutivo e estabelecimento nestes ambientes. *C. nodosa*, ao contrário, apresenta herbivoria similar entre os ambientes. *H. myrmecophila* é a espécie mais abundante em ambientes de mata contínua (Capítulo 1). Caso a herbivoria afete o sucesso reprodutivo de *H. myrmecophila* (Vasconcelos 1991; Izzo & Vasconcelos 2002), esta menor capacidade de defesa poderia causar uma menor capacidade de estabelecimento e persistência de *H. myrmecophila* em capoeiras. Com o passar do tempo, *H. myrmecophila* pode apresentar uma diminuição local em sua população em capoeiras. Conjuntamente com o aumento na densidade de *C. nodosa*, haverá uma modificação na estrutura da comunidade de mirmecófitas (Capítulo 1) em algumas poucas gerações.

Um dos principais fatores limitando o estabelecimento se sistemas formiga-planta em florestas secundárias é a colonização do ambiente pela planta (Capítulo 1) e a colonização desta por formigas (porém ver Capítulo 2). Dada a diferença na aptidão da colônia entre ambientes, *Azteca* sp2 pode colonizar estes ambientes e suas populações podem persistir, gerando rainhas e sendo limitada pela densidade da plantas hospedeiras ou sua capacidade de encontrá-las. Com o passar do tempo de regeneração é esperado que *Azteca* sp2 utilize o habitat (florestas em regeneração) como um todo. Para este sistema mutualístico, capoeiras permitem sua instalação, manutenção e estabilidade ao longo do tempo.

H. myrmecophila, ao contrário, depende fortemente de rainhas de *A. octoarticulatus* vindas de mata primária, visto que a produção de rainhas em capoeiras deve ser extremamente baixa. Dessa forma, *A. octoarticulatus*, sendo mais fortemente limitada pela densidade e, principalmente, pela distância em relação à mata, ocuparia apenas ambientes marginais em capoeiras. Colônias de *A. octoarticulatus*, sujeitas a altas taxas de mortalidade em capoeiras sem gerarem descendentes, poderiam ser vistas como um sumidouro genético para esta espécie. Conseqüentemente, florestas em regeneração não poderiam ser consideradas ambientes aptos para manter o sistema *Allomerus-Hirtella* ao longo do tempo.

Capítulo 4: Mirmecofagia por macacos-prego (*Cebus apella*) em colônias de *Azteca* habitando *Cordia nodosa*: fatores locais e estrutura da floresta influenciando o grau de ataque

Introdução

Plantas mirmecófitas apresentam estruturas ocas que têm como única função conhecida abrigar colônias de formigas (Beattie 1985; Benson 1985). Particularmente nos trópicos, mirmecófitas são altamente diversificadas (Benson 1985), sendo ocupadas também por um grande número de espécies de formigas (Fonseca & Ganade 1996; Bruna *et al.* 2005). Formigas que habitam mirmecófitas podem diferir em sua agressividade contra invasores. Espécies do gênero *Pseudomyrmex*, por exemplo, apresentam ferrão efetivo mesmo contra mamíferos (Janzen 1966,1969; Stapley 1998). Porém, espécies menos agressivas, como as do gênero *Petalomyrmex* (McKey 1984; Gaume *et al.* 1997) ou *Pheidole* (Letourneau 1983, Vasconcelos 1991), não possuem ferrão, mas são efetivas contra insetos herbívoros (Leatourneau 1983; Vasconcelos 1991). Geralmente, as espécies de formigas especializadas em ocupar mirmecófitas, não nidificam em nenhum outro lugar a não ser uma ou poucas espécies de plantas. Dessa forma, o desenvolvimento da colônia está fortemente associado ao tamanho da planta (Fonseca 1999), estando todas as domáceas ocupadas por larvas, ovos e adultos.

As partes da planta que podem formar domáceas diferem entre os táxons, podendo ser desde partes do limbo foliar (ex: *Hirtella myrmecophila*), pecíolos (*Tachigalia* spp.), ramos (*Cordia nodosa*), ou troncos ocos (*Cecropia* spp.; *Macaranga* spp.). Dada essas modificações estruturais, espécies mirmecófitas são relativamente conspícuas, além de bastante abundantes em florestas na Amazônia Central (Benson 1985). Somado ao fato de que muitas espécies de formigas especializadas em habitar mirmecófitas não possuem ferrão, pressupõe-se que colônias de formigas que habitam mirmecófitas são particularmente vulneráveis à mirmecofagia. De fato, diversas espécies de mamíferos e aves parecem se alimentar de formigas que habitam plantas

mirmecófitas (Federle *et al.* 1999). Por apresentar todas as câmaras externas bem definidas, toda a colônia é facilmente acessível. Mamíferos e outros vertebrados podem romper as paredes das domáceas com facilidade e consumir toda a colônia (Federle *et al.* 1999).

A mirmecofagia por primatas é um hábito alimentar bem descrito na literatura, particularmente para chimpanzés, gorilas e macacos-prego (p. ex. Rose 1997; Gannas & Robbins 2004). Este hábito parece variar muito entre grupos co-específicos devido à tradição e aprendizado (Chapman & Fedigan 1990; McGrew 1998) e também ser mais expressivo em grupos que forrageiam em florestas em regeneração (Gannas & Robbins 2004). Se isto é verdade também em primatas que atacam mirmecófitas, uma alta incidência de predação sobre colônias pode dificultar o estabelecimento de plantas e formigas em florestas em regeneração ao longo do processo de sucessão ecológica.

A utilização de formigas em mirmecófitas por roedores e aves parece ser um evento comum, particularmente na Ásia (Federle *et al.* 1999). Porém, existem apenas dois registros de mirmecofagia por primatas em mirmecófitas. Na América Central, macacos-prego (*Cebus capuchinus*) predam colônias de *Pseudomyrmex belti* que nidificam em espinhos ocos de *Acacia cornigera* (Freeze 1976). Embora seja um evento mais raro, esta mesma espécie de primata pode também utilizar formigas do gênero *Azteca* em árvores de *Cordia alliodora* (Freeze 1976). Na África existe um registro de ataque de macacos *Cercocebus albigena* a colônias de formigas do gênero *Tetraponera* que ocupam plantas de *Barteria fistulosa* (Davidson & McKey 1993; Federle 1999). Em ambos os casos a predação de colônias nestas plantas parece impor um alto custo à planta hospedeira pela quebra de diversos ramos (Freeze 1976; Federle *et al.* 1999).

O objetivo deste estudo foi descrever a predação de colônias de formigas do gênero *Azteca* que habitam pecíolos ocos de *Cordia nodosa* por macacos-prego (*Cebus apella*) na Amazônia Central. Adicionalmente, pretendo demonstrar que a ocorrência e a intensidade da predação varia entre localidades geográficas, bem como dentro da mesma localidade, entre ambientes estruturalmente diferentes (matas primárias e florestas em regeneração).

Métodos

Espécies estudadas

Cordia nodosa é uma planta mirmecófita relativamente comum no sub-bosque na Amazônia Central. No levantamento realizado por Bruna *et al.* (2004) foi a segunda planta mirmecófita mais comum, com densidade média aproximada em matas primárias de 39 plantas/ha. Ao contrário da variedade encontrada no Peru (Yu & Pierce 1998), as plantas estudadas aqui são de porte arbustivo. A variedade arbórea também é encontrada na área de estudo, porém em densidades muito baixas. Uma revisão taxonômica é necessária para determinar a validade dessas duas variedades como apenas uma espécie. Esta planta é geralmente ocupada por formigas do gênero *Azteca* (70% das plantas encontradas; Capítulo 1), com quem tem uma relação mutualística (Yu & Pierce 1998). Esta espécie de formiga não apresenta ferrão, defendendo-se contra predadores com jatos de ácido fórmico (Hölldobler & Wilson 1990).

Cebus apella, também conhecido como macaco-prego, é uma espécie de primata muito comum em florestas primárias e secundárias na Amazônia Central (Gilbert & Setz 2001), sendo provavelmente uma das espécies mais bem estudadas. Esta espécie possui uma alta capacidade cognitiva, comparável a de grandes macacos do velho mundo, como chimpanzés e gorilas (Rose 1997). Pode formar grandes grupos e utilizam territórios de cerca de 900 ha (Spironello 1991). Esta espécie é onívora e ocasionalmente desce ao solo (Gilbert & Setz 2001) para capturar insetos que são parte importante de sua dieta (Rose 1997). A utilização de proteína animal em sua dieta, ao menos em florestas primárias, parece ser maior no final da estação chuvosa e no início da estação seca (Spironello 2001).

Área de estudo

Este estudo foi realizado entre novembro de 2002 e junho de 2003; em três fazendas, e em uma reserva biológica de mata primária (Km 41). As três fazendas: Dimona (Di), Porto Alegre (PA) e Esteio (Es), apresentam áreas de

floresta em regeneração e áreas de mata não perturbada, além de reservas de fragmentos florestais e pastagens em uso pelos fazendeiros (não estudados aqui). As reservas biológicas são administradas pelo convênio INPA-Smithsonian Institution (PDBFF). Detalhes no Capítulo 1 e 2.

Observações de campo

Não posso inferir que outras espécies de primatas comuns em capoeiras, como o *Saguinus midas*, também não possam se alimentar destas formigas. Porém, todas as marcas encontradas nas plantas atacadas são muito parecidas e o tamanho da marca do dente (0,3-0,4 cm, medidos no comprimento maior da marca ovóide), a dureza da domácea e o tipo de dano sugere fortemente que os principais predadores são macacos-prego (*Cebus apella*). Adicionalmente, em todas as fazendas e com auxílio de dois auxiliares de campo, despendi mais de 600 hs procurando estabelecer a identidade e o comportamento dos macacos se alimentando de *Azteca* sp.2 em *C. nodosa*. Estes censos foram realizados das 8:00 às 17:00 h durante uma semana por mês, entre os anos de 2002 e 2003. Nestes censos não utilizei o método do animal focal, seguindo bandos de macacos. Ao invés disso, esperei junto a ambientes com alta densidade de *C. nodosa*.

Para determinar a proporção de plantas atacadas por macacos, foram realizados transectos de janeiro de 2002 a junho de 2003 em todas as fazendas e em áreas de mata contínua e capoeiras. Estabeleci transectos de 500 m de comprimento e 6 de largura. Os transectos foram dispostos de modo que a distância mínima até o transecto mais próximo foi de 500 m. Em todas as localidades estudadas realizei transectos em mata contínua (Dimona, n= 3; Porto Alegre, n=3; Esteio, n=3; Km 41, n=3) e nas três fazendas também em capoeiras (Di, n= 6; PA, n=6; Es, n=8). Para cada planta encontrada, contei o número total de domáceas e inspecionei se a planta havia sido atacada ou não por macacos. Para a análise dos dados, todas as proporções foram transformadas em arco seno da raiz quadrada (Sokal & Rohlf 1996). Para se determinar se a porcentagem de plantas atacadas varia entre locais, utilizei uma análise de variância (ANOVA) com as localidades (três fazendas e a reserva de mata primária) como fatores. Posteriormente, utilizando apenas

fazendas onde foram encontrados ataques, uma segunda ANOVA foi realizada comparando a porcentagem de plantas atacadas entre matas primárias e florestas secundárias. Para determinar se macacos atacam preferencialmente plantas maiores, e se este padrão de utilização é dependente da estrutura do ambiente, realizei duas regressões logísticas, uma para cada ambiente (mata primária e floresta secundária). Para estas duas regressões, todas as plantas de fazendas onde ocorreram ataques foram consideradas como réplicas, sendo a presença ou não de ataques como variável dependente e o tamanho da planta como variável independente. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa Systat 8.0 (Wilkinson 1996).

Resultados

Bandos de *Cebus apella* foram observados em todas as localidades estudadas. Porém, só obtive uma observação direta da predação de colônias de *Azteca* por *C. apella* em julho de 2004. Nesta ocasião, pude observar que os macacos mordem a domácea com a parte lateral da boca utilizando os caninos para causar sua quebra. Em seguida, podem usar as mãos para puxar a folha localizada na parte apical da domácea, abrindo-a longitudinalmente, aproveitando o sentido de orientação das fibras do pecíolo. Alternativamente, podem abrir a domáceas segurando as folhas com as mãos, mas puxando a parte mordida com a boca (FIG. 4.1). Uma descrição detalhada deste comportamento não pôde ser feita, pois como o grupo não é habituado com a presença humana, estes rapidamente notaram nossa presença e abandonaram a planta. Os danos nas domáceas atacadas por este bando foram idênticos aos encontrados em todas as outras plantas danificadas na área.

Em todos os transectos realizados na fazenda Dimona, com exceção de uma área de capoeira localizada próxima (6 m) de uma floresta primária, havia plantas com domáceas danificadas. Além desta fazenda, danos por macacos foram observados somente em duas plantas localizadas em uma capoeira na Fazenda Esteio. Desta forma, mesmo sendo observados indivíduos de *C. apella* em todas as fazendas, a ocorrência de ataques foi quase exclusivamente restrita à fazenda Dimona. (ANOVA $F_{3,25}=13,66$; $p<0,001$) (FIG. 4.2). Além da enorme variação regional na intensidade de ataques, utilizando apenas os dados coletados na fazenda Dimona, também foi observada uma forte tendência a uma variação local no uso de formigas como alimento por primatas. Mesmo havendo apenas três pontos realizados em matas primárias da fazenda Dimona, houve uma forte tendência que os ataques ocorressem em maior frequência em capoeiras que em matas primárias (ANOVA $F_{1,8}=5,18$; $p=0,052$) (FIG. 4.2).



Figura 4.1: Domácea de *Cordia nodosa* atacada por *Cebus apella* demonstrando o padrão típico de dano. A seta branca na foto “A” indica a marca da inserção do dente para a quebra da domácea. A foto “B” mostra a parte quebrada, puxada pelo macaco para acessar o interior da domácea.

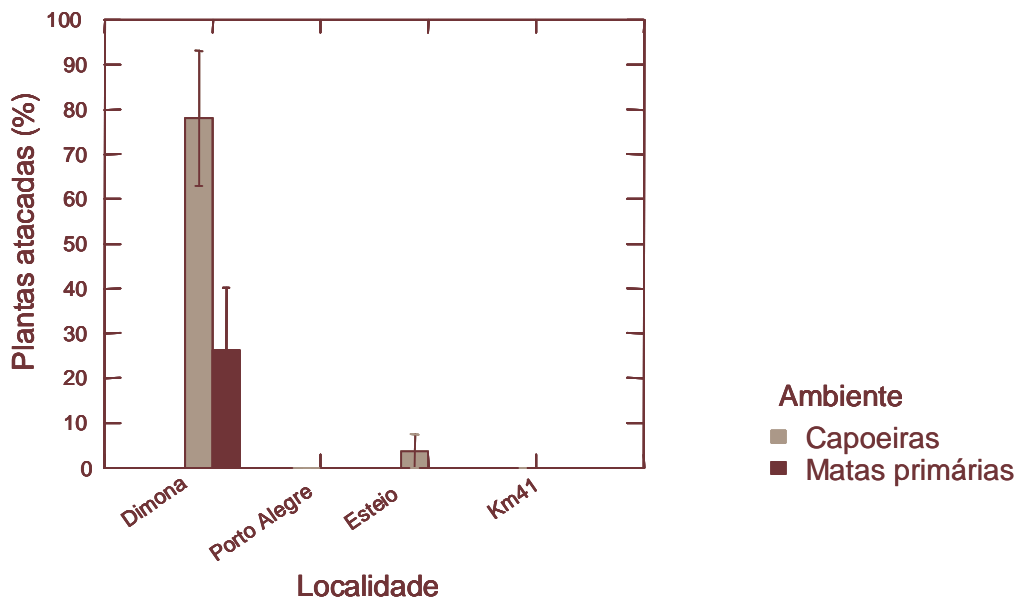


Figura 4.2: Porcentagem média (+erro padrão) de plantas de *Cordia nodosa* atacadas nas três fazendas estudadas e em uma reserva de mata primária (Km 41), diferenciando entre transectos realizados em florestas primárias e secundárias. As localidades foram ordenadas da maior para a menor longitude (oeste-leste).

O tamanho da planta (número de domáceas) foi um fator determinante no ataque em áreas de mata primária (TAB. 4.1, FIG. 4.3), mas não em capoeiras. Em matas a probabilidade de uma planta ser atacada aumentou com o tamanho da planta (FIG. 4.3, TAB. 4.1). Ao contrário, em plantas de florestas secundárias até mesmo plantas com apenas duas domáceas (aproximadamente 30 cm de altura) foram atacadas, não sendo observada uma preferência por tamanho (TAB. 4.1).

Tabela 4.1: Valores do modelo de regressão logística para predição da probabilidade do ataque de *Cebus appela* em relação ao tamanho das plantas (medidos pelo número de domáceas) de *Cordia nodosa* nos dois ambientes estudados na fazenda Dimona. G= Razão de chi-quadrado do log da verossimilhança; N(p/n) = Número de plantas (respostas positivas/negativas).

Ambiente	constante	parâmetro	G	N(p/n)	Razão de P ímpares
Mata	-3,155	0,451	14,22	49(12/37)	1,569 0,004
Capoeira	0,039	0,089	1,35	35(22/13)	1,093 0,293

Embora não medido, o padrão de utilização de cada planta em matas também foi nitidamente diferente entre estes dois ambientes. Enquanto em áreas de mata primária os danos se restringiam a três ou quatro domáceas por planta (nunca excedendo este número), as plantas de capoeiras eram quase totalmente utilizadas, mesmo em plantas grandes, com mais de 10 domáceas. Em alguns poucos casos, os macacos não utilizaram as domáceas mais basais e mais espessas, onde geralmente se encontra a rainha (obs. pess.). Nenhuma das plantas morreu logo após os ataques. Contudo, cinco das plantas que tiveram todas as domáceas atacadas em setembro de 2001 morreram três anos depois. Nenhuma das plantas estudadas em matas, atacadas ou não, morreu neste período. Plantas em capoeiras que não foram atacadas também não morreram neste período.

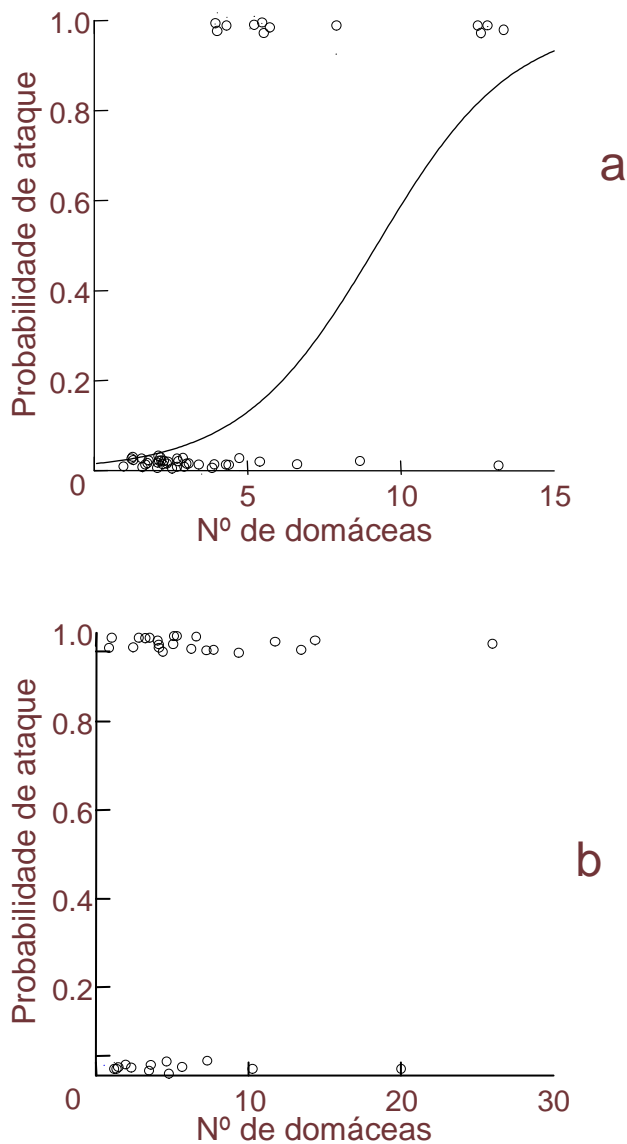


Figura 4.3: Regressão logística mostrando a probabilidade de ataque de plantas de *Cordia nodosa* por *Cebus apella* aumentando em função do tamanho da planta (medido pelo número de domáceas) em (a) florestas primárias e (b) capoeiras na fazenda Dimona. A linha de tendência foi inserida apenas para a relação em floresta, uma vez que não houve relação nas capoeiras. Os pontos representam cada planta amostrada e seu respectivo tamanho.

Discussão

Diferenças geográficas na frequência de ataque

O uso de formigas que nidificam em mirmecófitas como alimento por vertebrados, como o reportado aqui, não é um registro novo. Particularmente na Ásia, muitas espécies de aves e roedores parecem utilizar formigas que habitam mirmecófitas como fonte de alimento (revisado por Federle 1999). Eventos similares envolvendo primatas são mais raros e apenas dois foram descritos: um para a América Central (Freeze 1976) e outro para a África (Davidson & McKey 1993; Federle *et al.* 1999). Como os primatas não utilizam apenas operárias adultas, mas também ovos, pupas e larvas encontradas no interior das domáceas, propiciando a morte de todos os indivíduos, estes podem ser considerados como predadores de colônias. O uso de formigas de *C. nodosa* como alimento pode ser importante para a dieta de *C. appella*, visto que em apenas uma domácea de *C. nodosa* pode se encontrar até 246 mg de larvas e pupas (peso fresco: média = $60,9 \pm 51,5$ mg D.P., n=13) e em uma planta pequena, com cerca de cinco domáceas a colônia pode conter cerca de 800 formigas (Capítulo 3).

Porém, a mirmecofagia por macacos-prego foi um evento fortemente localizado, ocorrendo praticamente apenas na fazenda Dimona. Eventos em outros ambientes são muito mais raros, porém não posso afirmar que não ocorram. Este padrão pode ser devido a uma modificação na disponibilidade de recursos entre locais. De fato, *Cebus appella* tende a modificar sua dieta em função da disponibilidade de recursos alimentares locais (Spironelo 1991). A disponibilidade de frutos e invertebrados não foi estimada neste estudo. Porém, como a fazenda Dimona é localizada em uma bacia hidrográfica (Cuieira) diferente das outras reservas (Urubú) e, conseqüentemente, com outra formação pedológica, e por apresentar uma flora relativamente diferente (F. Costa com. pess), não posso descartar esta hipótese.

Uma outra hipótese seria que o comportamento foi “desenvolvido” e difundido em grupos de uma região e, dada à presença de barreiras, não se difundiu para outros grupos. A diferença entre hábitos alimentares ou tradições no uso de alimento é extremamente comum mesmo entre grupos vizinhos de

Cebus apella (Chapman & Fedigan 1990; Ottoni & Mannu 2001). Geralmente em primatas, a troca de informações entre grupos se dá quando um membro abandona um grupo para se integrar a outro (Bekoff 2004). Este indivíduo leva consigo todo um repertório comportamental típico do grupo onde nasceu, podendo ser considerado como cultura, que pode ser aprendida, por imitação, pelos jovens do grupo que o acolheu (Zenthal 1996; Bekoff 2004). Esta troca de indivíduos pode ter sido mais freqüente entre indivíduos da mesma bacia hidrográfica do que entre bacias diferentes (possíveis barreiras naturais). Também a presença de uma rodovia (BR 174) que separa a fazenda Dimona (barreira antrópica) das demais áreas de estudo, pode dificultar ou impedir a troca de indivíduos. Porém, caso estas barreiras não possuam efeito e permitam o fluxo de indivíduos em níveis similares entre todas as fazendas, a densidade de plantas nos transectos na Dimona, independentemente do ambiente, é duas vezes maior (36,7 ind/ha) que na fazenda Porto Alegre (13,4 ind/ha) ou na fazenda Esteio (16,7 ind/ha). Isto implicaria que, mesmo que as barreiras não interrompessem ou diminuíssem o fluxo de indivíduos, a menor taxa de encontro de plantas pode desfavorecer a passagem de informação para os jovens pelo menor encontro e uso dos indivíduos que conhecem o comportamento. Logo, como a passagem da informação é tipicamente baseada em imitação (Zenthal 1996; Bekoff 2004), este menor uso por parte dos novos membros do grupo, pode não ser suficiente para que o comportamento seja difundido.

Efeitos locais

A intensidade do ataque parece estar fortemente relacionada com a estrutura do ambiente. Poucas plantas em áreas de mata foram atacadas. Destas, foram utilizadas apenas as domáceas apicais de plantas maiores. Este uso diferencial pode estar relacionado ao fato que áreas de capoeiras, ao menos sazonalmente, podem ser mais pobres em recursos disponíveis para *C. apella*. A baixa diversidade de plantas arbóreas nestes ambientes pode restringir a disponibilidade de alimento em algumas épocas do ano. A abundância de insetos pode seguir o mesmo padrão, ao menos na época seca (Benitez-Malvido 1995). Isto forçaria os mamíferos a procurarem fontes

alternativas de alimento. Mirmecófitas de sub-bosque são elementos extremamente conspícuos na vegetação (Benson 1985) e colônias de formigas podem ser fontes de proteína e energia previsíveis.

Uma outra hipótese seria a maior visibilidade e facilidade de acesso à plantas no sub-bosque de capoeiras, dada a menor altura do dossel (cerca de 15m) quando comparada com as matas primárias (40 m). Somado a isto, existe também uma menor densidade de plantas no sub-bosque em capoeiras (Mesquita *et al.* 2001) e, conseqüentemente, uma maior entrada de luz (Capítulo 3, Mesquita *et al.* 2001). Estes fatores podem facilitar o encontro de plantas arbustivas no sub-bosque por organismos que se movem prioritariamente no dossel, justamente por aumentar a amplitude de visão próxima ao solo (visualização vertical) e, conseqüentemente, facilitar o encontro. Conjuntamente e igualmente importante, dada a diferença na estrutura entre florestas primárias e capoeiras, a maior amplitude de visão também facilitaria a visualização de possíveis predadores terrestres em uma distância maior que em matas contínuas (visualização horizontal). Este fato pode facilitar a fuga em uma distância segura frente a um possível predador. Dada a grande capacidade cognitiva de macacos do gênero *Cebus*, uma menor densidade de predadores em capoeiras (Timo 2003) e a maior amplitude de visão podem facilitar o desenvolvimento de hábitos mais escansoriais em capoeiras que em matas contínuas. Isto explicaria a maior freqüência de ataque e de intensidade de uso de colônias de *Azteca* sp.2, associadas a *C. nodosa*.

Conseqüências para o sistema formiga-planta

A alta freqüência de predação de colônias por macacos em florestas em regeneração parece ser um fator extremamente importante, limitando a colonização destes ambientes por *C. nodosa* e por formigas. Enquanto em *Acacia colinssi* na qual, geralmente, a destruição das domáceas por *C. capucinus* leva a planta à morte (Freeze 1976), em *C. nodosa* a mortalidade da planta foi observada em apenas alguns casos e apenas depois de três anos. A mortalidade da planta neste sistema também pode ser um efeito indireto da herbivoria em plantas nas quais a colônia foi predada, somada a menor

produção de folhas por plantas danificadas. Entretanto, vale a pena destacar que a maior parte das plantas produziu domáceas novas e foi recolonizada dentro de um ano.

Por ser um evento localizado, as conseqüências para os sistemas formiga planta podem não ser generalizadas para a conservação do sistema em florestas secundárias. Ao menos na fazenda Dimona, a predação parece ter um efeito forte em curto prazo, causando a mortalidade de todas as colônias da área. Porém, essa predação causa a mortalidade de uma proporção relativamente baixa de plantas, podendo ser compensada ao longo do tempo por rebrotamento e recolonização dessas plantas por formigas. Caso a predação por *Cebus* seja dependente da densidade, este efeito pode ocorrer em localidades onde a densidade de *C.nodosa* seja similar ou superior à encontrada na Dimona. Isto aumentaria a relevância da predação sobre o re-estabelecimento de plantas e formigas em áreas em regeneração. Somado a isto, *C. nodosa* parece se beneficiar quando se estabelece em capoeiras (Capítulo 3) e, caso haja um aumento em sua densidade nestas áreas, com o passar do tempo a predação poderá ser observada também nestes ambientes. Porém, estudos futuros precisam ser realizados para se a testar essas hipóteses.

Conclusões gerais

Fatores envolvidos no processo de regeneração são determinantes no re-estabelecimento de mirmecófitas. A riqueza e a abundância de plantas diferem fortemente entre áreas de mata primária e de capoeiras, mas não entre diferentes capoeiras. O tipo de uso que a área foi submetida antes do abandono é determinante na composição de plantas mirmecófitas que se estabeleceram. Entre capoeiras submetidas a diferentes tipos de uso, a composição também muda diferencialmente: com o aumento da idade (em capoeiras dominadas por *Cecropia*), ou com o número de queimadas a que área foi submetida (em capoeiras de *Vismia*). Porém, refutando a hipótese inicial, o re-estabelecimento parece não ser limitado pela disponibilidade de sementes, visto que não está relacionada à distância da borda da floresta.

A composição de formigas que habitam mirmecófitas está fortemente associada à composição de mirmecófitas em matas e capoeiras. Isto demonstra a forte especificidade entre os parceiros. Além disso, formigas também são limitadas em se re-estabelecerem em áreas degradadas pela inexistência de suas plantas hospedeiras específicas. Mesmo com esta forte relação, e independentemente da espécie de planta, capoeiras dominadas por *Vismia* abrigam menos plantas colonizadas e também menos plantas associadas a seu parceiro específico que capoeiras de *Cecropia* ou matas primárias. Isto demonstra que ambientes sujeitos a uma forte perturbação, como queimas subseqüentes ou uso para pastagens antes do abandono, exercem um efeito negativo sobre a colonização de plantas mirmecófitas por seus parceiros, promovendo a quebra da especificidade. Esta quebra da especificidade, contudo, não foi observada quando mudas de *Maieta guianensis* foram experimentalmente introduzidas nos dois tipos de capoeiras. Tanto em capoeiras de *Vismia* quanto em capoeiras de *Cecropia* houve uma menor colonização em plantas dispostas longe da borda de matas contínuas do que plantas dispostas próximas. Não houve colonização por formigas oportunistas em nenhum ambiente, apenas um aumento proporcional na colonização por *Crematogaster laevis* em capoeiras, em detrimento do principal colonizador, *Pheidole minutula*. Porém, não houve substituição entre estas

espécies nos ambientes e o padrão foi o mesmo para as duas capoeiras. As plântulas não colonizadas em capoeiras sofreram menos herbivoria e colônias maduras de *P. minutula* também se desenvolveram melhor do que em mata contínua. Isto sugere, que ao menos para o sistema *M. guianensis* - *P. minutula* e, ao contrário do proposto no 1º Capítulo, que uma vez colonizadas, o ambiente (dentro da gama amostrada) não é limitante para o desenvolvimento de colônias e plantas.

Testando esta hipótese com os dois sistemas formiga-planta mais comuns nas amostragens realizadas, cheguei à conclusões conflitantes. *Allomerus octoarticulatus*, a principal colonizadora de *Hirtella myrmecophila*, ocorre em menor densidade em capoeiras (formigas/domácea) que em mata contínua. Em contraste, *Azteca* sp.2, colonizadora de *C. nodosa*, se apresenta em uma maior densidade, havendo indícios de uma maior produção de alados por colônias em capoeiras. Para estes dois gêneros não existe diferença entre os tipos de capoeiras. Como consequência para as plantas, *H. myrmecophila* sofre uma maior herbivoria em capoeiras enquanto para *C. nodosa* não houve diferenças entre ambientes. Logo, o estabelecimento em capoeiras é desvantajoso para *H. myrmecophila*, mas não para *C. nodosa*. Além das diferenças taxonômicas, existem outros registros demonstrando ser *Azteca* um gênero mais comum em ambientes perturbados. Somado a isto, sugiro que a diferença na capacidade de se estabelecer em capoeiras possa, em parte, ser explicada pela fonte primária de alimentação destes dois gêneros: *Azteca* sp.2 atende coccídeos no interior das domáceas, sendo o exudato açucarado produzidos por estes a principal fonte de alimento. *Allomerus*, em contrapartida, se alimenta principalmente de insetos capturados na planta hospedeira, uma fonte imprevisível e possivelmente mais inconstante em capoeiras.

Mesmo apresentando vantagens em se estabelecer em capoeiras, o sistema *C. nodosa* - *Azteca* sp.2 tem um empecilho a mais à ser enfrentado em se estabelecer em capoeiras que é uma alta taxa de predação por macacos-prego (*Cebus appela*). Esta predação é maior em capoeiras do que em mata primária. Entretanto este evento foi localizado, apenas em uma fazenda que abriga prioritariamente capoeiras de *Vismia*. As explicações para estas diferenças estão relacionadas à estrutura da vegetação (capoeiras tem um sub-bosque menos estruturado e um dossel mais baixo, facilitando o encontro de

plantas) e a existência de barreiras (rodovia BR 174), dificultando a disseminação do hábito a outros grupos nas outras fazendas. A localidade onde houve os ataques também é aquela com maior densidade de *C. nodosa*. Logo, o hábito desenvolvido pelos macacos, assim como a passagem da informação, pode ser dependente da densidade da planta. Embora haja predação de colônias, em raros casos a planta hospedeira morreu, e, quando houve a morte destas plantas, isto ocorreu apenas três anos após os ataques. A maioria das plantas atacadas, no entanto, produziu novas domáceas e foi recolonizada. Logo, a predação em colônias de *Azteca* sp.2 não deve ser um fator que limita o estabelecimento deste sistema específico em capoeiras.

Tabela 5.1: Sumário dos principais resultados desta tese.

Assunto / Questão	Resultados principais	Conclusões e conseqüências
Composição de plantas mirmecófitas	Composição de mirmecófitas é diferente entre diferentes capoeiras. A composição esta associada à intensidade de uso (<i>Vismia</i>) ou à idade de abandono (<i>Cecropia</i>). Não existe efeito da distância da mata contínua.	A capacidade de rebroto associada ao banco de sementes parecem determinar a composição de mirmecófitas em capoeiras.
Associação com formigas	As composições de mirmecofitas e de formigas são fortemente relacionadas, independentemente do ambiente. Capoeiras de <i>Vismia</i> apresentam proporcionalmente mais plantas não colonizadas ou não associadas ao parceiro específico.	O estabelecimento de espécies de formiga é dependente do estabelecimento de sua planta hospedeira específica. A colonização por rainhas ou sobrevivência de colônias é menor em capoeiras de <i>Vismia</i> .
Herbivoria e mortalidade de plântulas	Herbivoria maior em florestas primárias do que em capoeira. Mortalidade de plantas não colonizadas maior em matas primárias, em longo prazo. Nenhuma diferença entre diferentes capoeiras;	Maior densidade de herbívoros específicos em florestas primárias. Modificação de compostos químicos. Menor necessidade de colonização por formigas para estabelecimento da planta em capoeiras.
Colonização de <i>Maieta guianensis</i> em capoeiras	Colonização diminui com a distância da mata. Aumento proporcional do segundo colonizador específico, mas não substituição. Não houve entrada de formigas oportunistas. Nenhuma diferença entre diferentes capoeiras.	Colonização dependente da distância da fonte de propágulos para as duas espécies de formigas colonizadoras. Tipo de capoeira não limita a colonização.
Sobrevivência de colônias <i>Pheidole minutula</i> em capoeiras	Mortalidade após o transplante. Número de formigas por domácea maior que em ambientes de mata. Nenhuma diferença entre diferentes capoeiras.	Sobrevivência não dependente do ambiente. Após colonização, a planta e a formiga se desenvolvem bem qualquer ambiente.

Tabela 5.1 (continuação): Sumário dos principais resultados desta tese.

Assunto Questão	Resultados principais	Conclusões conseqüências	e
Aptidão de colônias habitando mirmecófitas em capoeiras	Efeito negativo em <i>Allomerus octoarticulatus</i> e positivo em <i>Azteca</i> sp.2. Nenhuma diferença entre diferentes capoeiras.	Diferenças filogenéticas. Presença de uma fonte previsível de alimento (coccídeos) importante para o estabelecimento da colônia.	
Herbivoria em plantas abrigando formigas com diferentes capacidades de estabelecimento em capoeiras.	A capacidade de defender a planta não é limitada pela pressão de herbivoria. A planta que abriga a colônia negativamente afetada pelo ambiente sofre mais herbivoria. Nenhuma diferença entre diferentes capoeiras.	A capacidade de se estabelecer em capoeiras pode ser limitada pela influência do habitat sobre a colônia.	
Predação de colônias por macacos	Predação maior em capoeiras que em mata. Evento restrito à fazenda mais a oeste e com maior densidade da planta hospedeira.	Possível barreira à transmissão do hábito para outros grupos de macacos. Predação dependente da densidade.	
Conseqüências da predação para o sistema planta-formiga	Baixa taxa de mortalidade de plantas atacadas. Recolonização das plantas atacadas por formigas.	Efeito fraco sobre as populações da planta e da formiga. Não impede a recolonização do ambiente.	

Literatura Citada

- Agrawal, A.A. & Rutter, T.R. 1998. Dynamic anti-herbivore defence in ant-plant: the role of induced responses. *Oikos*, 83: 227-236.
- Aizen, M.A. & Feisinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest. *Ecology*, 72: 330-351.
- Anderson, A.B. 1992. *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*. University Presses of California, Columbia and Princeton. 281 pp.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest *Biotropica*, 31: 145-158.
- Archer, S. & Pyke, D.A. 1991. Plant-plant interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management*, 44 (6): 558-565.
- Ayala, F.J.; Wetterer, J.K.; Longino, J.T. & Hartl, D.L. 1996. Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 423-428.
- Banks-Leite, C.C. 2004. *Influência dos componentes estruturais de clareiras na comunidade de aves na Amazônia Central*. Dissertação de mestrado em Ecologia. INPA.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press., Cambridge. 173 pp.
- Bekoff, M. 2004. *Encyclopedia of Animal Behavior*. Greenwood Press. Westport, Connecticut. 1424 pp.
- Belbin, L. 1992. *PATN: Pattern analyses package reference manual*. Canberra, CSIRO Division of Wildlife and Ecology. Program and Technical Reference, Australia. 226 pp.
- Benitez-Malvido, J. 1995. *The ecology of seedlings in Central Amazonian forest fragments*. PhD. thesis. University of Cambridge.

- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society (Biological Series)*, 57: 289-300.
- Benson, W.W. 1985. Amazon ant-plants. In: Prance, G. T. & T.E.Lovejoy (Eds). *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, p. 239-266.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman and Hall, New York. 312pp.
- Bierregaard, R.O.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. & Mesquita R. (eds). 2002. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven.
- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, 30:150-161.
- Brouat, C.; McKey, D.; Bessiere, J.M.; Pascal, L. & Hossaert-McKey, M. 2000. Leaf volatile compounds and the distribution of ant patrolling in an ant-plant protection mutualism: preliminary results on *Leonardoxa* (Fabaceae : Caesalpinioideae) and *Petalomyrmex* (Formicidae : Formicinae). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 21: 349-357.
- Brown, S. & Lugo, A. 1990b. Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6:1-32.
- Brown, S. & Lugo, A.E. 1990a. Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen-content of soils in Puerto-Rico and US Virgin Islands. *Plant and Soil*, 124: 53-64.
- Bruna, E. M.; Vasconcelos, H. L. & Heredia, S. 2005. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: a test with Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation*, 124: 209-216.
- Bruna, E.M; Lapola, D.M. & Vasconcelos, H.L. 2004 Interspecific variation in the defensive reponses of obligate plant-ants: Experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia*, 138: 558-565.
- Bryant, J.P.; Chapin, F.S. & Klein, D.R. 1983. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.
- Buckley, R.C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 111-135.

- Chapman, C. A.; Chapman, L. J.; Vulinec, K.; Zanne, A. & Lawes, M.J. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica*, 35(3): 382-393.
- Chapman, C.A. & Fedigan, L.M. 1990. Dietary differences between neighboring *Cebus capucinus* groups: local traditions, food availability or responses to food profitability? *Folia Primatologica*, 54:177-186.
- Cody, M. L. 1985. *Habitat selection by birds*. Academic press, New York.
- Coley, P. D. & Barone J. A.1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P. & Chapin, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230:895-899.
- Cunningham, S.A. 2000a. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267:1149-1152.
- Cunningham, S.A. 2000b. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee woodland. *Conservation Biology*, 14:3: 758-768.
- Cushman, J.H.; Addicott, J.F. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualism. In: R. Huxley & D. F. Cutler (eds.), *Ant-Plant Interactions*, pp. 92-103. Oxford University Press, Oxford.
- Davidson, D.W. & Fisher, B.L. 1991. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime. In: R. Huxley & D. F. Cutler (eds.). *Ant-Plant interactions*, Oxford University Press, Oxford, p. 289-309.
- Davidson, D.W. & Mckey, D. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research*, 2: 13-83.
- Davidson, D.W.; Snelling, R.R. & Longino, J.T. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica*, 21: 64-73.

- Davidson, D.W.; Snelling, R.R. & Longino, J.T. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica*, 21(1): 64-73.
- Dejean, A.; Solano, P.S.; Belin-Depoux, M.; Cerdan, P. & Corbara, B. 2001. Predatory behaviour of patrolling *Allomerus decem-articulatus* workers (Formicidae; Myrmicinae) on their host plant. *Sociobiology*, 37: 571-578.
- Dias, R.L. 2005. Comunidata. Programa gráfico para ordenações diretas de comunidades. Versão 1.0. Manaus.
- Dirzo, R. & Dominguez, C. 1995. Plant-animal interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Bullock, E., Medina, E. & Money, M. (Eds.). *Seasonally Dry Forests*. Cambridge university Press. Cambridge. p.304 – 325.
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica*, 21: 194-199.
- Espírito-Santo, M.M. & Fernandes, G.W. 2002 Host plant effects on the development and survivorship of the galling insect *Neopelma baccharidis* (Homoptera: Psyllidae). *Austral Ecology*, 27: 249-257.
- Faith, D.P.; Minchin, P.R. & Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69:57-68.
- Federle, W.; Leo, A.; Moog, J.; Azarae, H. I. & Maschwitz, U. 1999. Myrmecophagy undermines ant-plant mutualisms: ant-eating *Callosciurus* squirrels (Rodentia: Sciuridae) damage ant-plants in Southeast Asia. *Ecotropica*, 5: 35-43.
- Federle, W.; Maschwitz, U. & Fiala, B. 1998. The two-partner system of *Camponotus* (*Colobopsis*) sp.1 and *Maracanga puncticulata* (Euphorbiaceae): natural history of the exceptional ant partner. *Insectes Sociaux*, 45, 1-16.
- Ferreira, A.M. 1997. Transformações de dados em medidas de semelhança e suas interpretações ecológicas. *Revista Brasileira de Ecologia*, 1:111-114.
- Fonseca, C.R. & Benson, W.W. 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. *Oikos*, 102: 407-412.

- Fonseca, C.R. & Ganade, G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65: 339-347.
- Fonseca, C.R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos*, 67:473-482.
- Fonseca, C.R. 1994. Herbivory and the long-lived leave of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology*, 82:833-842.
- Fonseca, C.R. 1999. Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 15:807-825.
- Fonseca, M. A., 2001. *Influência da matriz inter-habitat na ocorrência de Aves insetívoras de sub-bosque em fragmentos florestais na Amazônia*. Tese de mestrado. Instituto de Biologia da USP. São Paulo.
- Freese, C. 1976. Predation on swollen-thorn Acacia ants by white-faced monkeys, *Cebus capucinus*. *Biotropica*, 8:278-281.
- Galetti, M.; Alves-Costa, C.P. & Cazetta, E. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation*, 111: 269-273.
- Ganas, J. & Robbins, M. M. 2004. Intrapopulation differences in ant eating in the mountain gorillas of Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Primates* 45:275–278.
- Gauch, H. G. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 298pp.
- Gaume, L. & Mckey, D. 1999. An ant-plant mutualism and its host-specific parasite: activity rhythms, young leaf patrolling, and effects on herbivore of two specialist plant-ants inhabiting the same myrmecophyte. *Oikos*, 83:130-140.
- Gaume, L. & McKey, D. 2002. How identity of the homopteran trophobiont affects sex allocation in a symbiotic plant-ant: the proximate role of food. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 197-205.

- Gaume, L.; Mckey, D. & Anstett, M.C. 1997. Benefits conferred by "timid" ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia*, 112:209-216.
- Gilbert, K. A. & Setz, E.Z.F. 2001. Primates in a fragmented landscape. In: R.O. Berregaard, Jr.; C.Gascon; T.E. Lovejoy; R. Mesquita. (Org.). *The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest: Lessons from Amazonia*. New Haven and London, p: 264-269.
- Guariguata, M.R. & Osterag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148:185-206.
- Guariguata, M.R.; Chazdon, R.L.; Denslow, J.S.; Dupuy, J.M. & Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132: 107-120
- Heil, M. & Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 425-553.
- Heil, M. 2001. Nutrient availability and indirect (biotic) defense in a Malaysian ant-plant. *Oecologia*, 126: 404-408.
- Herrera, B. & Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. *Plant and Soil*, 191: 259-267.
- Hoeksema, J. D. and E. M. Bruna. 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia*, 125: 321-330.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.732p.
- Holway, D.A.; Lach, L.; Suarez, A.V.; Tsutsui, N.D. & Case, T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 181-233.
- Hooper, E.R.; Legendre, P. & Condit, R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, 85:3313–3326

- INPE 2005. *Estimativa dos desmatamentos para a Amazônia brasileira (1999-2003)*.
- Izzo, T. J. & Vasconcelos, H.L. 2005. Ants and plant size shape the structure of the arthropod community of *Hirtella myrmecophila*, an Amazonian ant-plant. *Ecological Entomology*, 30:650-656.
- Izzo, T.J. & Vasconcelos, H.L. 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia*, 133: 200-205.
- Izzo, T.J. 2002. *Influência de Allomerus octoarticulatus (Formicidae; Myrmicinae) sobre a herbivoria e reprodução de Hirtella myrmecophila (Chrysobalanaceae)*. Tese de mestrado, INPA-UA, Manaus.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50:147-153.
- Janzen, D.H. 1974. Epiphitic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica*, 6:237-259.
- Janzen, D.H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of mutualism. *Science*, 188:936-937.
- Kempf, W.W. 1972. Catalogo abreviado das formigas da região Neotropical. (Hymenoptera; Formicidae). *Studia Entomologica* 15: 3-344.
- Kenkel, N.C. & Örloci, L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology*, 67: 919-928.
- Kindlmann, P., Dixon, A.F.G. & Dostalkova, I. 2001. Role of aging and temperature in shaping reaction norms and fecundity functions in insects. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 835–840.
- Kipyatkov, V.E. & Lopatina, E.B. 1990. Quantitative study of the behavior of the ant *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae), relative to photoperiodic regulation of larval development. *Entomological Review* 69: 31-41.

- Lapola, D.M., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. 2003. Contrasting induced responses by ants inhabiting *Maieta guianensis* (Melastomataceae). *Biotropica*, 35: 295-300.
- Lapola, D.M.; Bruna, E.M.; Willink, C. G. & Vasconcelos, H.L. 2005. Ant-tended hemiptera in Amazonian myrmecophytes: patterns of abundance and implications for mutualism function. *Sociobiology*. 46: 433-442.
- Laurance, S.G.W. 2001. *The effects of roads and their edges on the movement patterns and community composition of understory rainforest birds in Central Amazonia, Brazil*. Ph.D. thesis, New England University, Austrália
- Laurence, W.F.; Cochrane, M.A.; Berger, S.; Fearnside, P.M.; Delamônica, P.; Barber, C.; D'angelo, S. & Fernandes, T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science*, 291:438-439.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier. Amsterdam. 851pp.
- Letourneau, D.K. 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for the *Piper-Pheidole* association. *Oecologia*, 60:122-126.
- Lewis, T. 1975. Colony size, density and distribution of the leaf-cutting ants, *Acromyrmex octospinosus* (Reich) in cultivated fields. *Transactions of the Royal Entomological Society*, 127, 51-64.
- Longino, J.T. 1991. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. *Journal of Natural History*, 25: 1571-1602
- Lovejoy, T.E. & Bierregaard, R.O.J. 1990. Central Amazonian forests and the Minimum Critical Size of Ecosystems Project. In: Gentry, A. H. (Ed), *Four Neotropical Rainforest*. Yale University Press, New York, p. 60-70.
- Lowman, M.D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica*, 16:264-68
- McGrew, W.C. 1998. Culture in Nonhuman Primates? *Annual Review of Anthropology*, 27: 301-328

- McKey, D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rain forest in Cameroon. *Biotropica*, 16:81-99.
- McNally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1397-1401.
- Mediograf, Londrina. 327 p.
- Mesquita, R.C.G.; Icknes, K.; Ganade, G. & Willianson, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89:528-537.
- Minchin, B.J. 1997. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*. 69:89-107.
- Miriti, M.N. 1998. Regeneração florestal em pastagens abandonadas na Amazônia Central: competição, predação e dispersão de sementes. In: Moutinho, P. (Ed.), *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. INPA, Manaus, p. 179-189.
- Moles, A.T. & Westoby, M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, 90 (3): 517-524.
- Moran, E.F.; Brondizio, E.S.; Tucker, J.M.; da Silva-Forsberg, M.C.; McCracken, S. & Falesid, I. 2001. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 139:93-108.
- Murase, K.; Itioka, T.; Nomura, M. & Yamane, S. 2003. Intraspecific variation in the status of ant symbiosis on a myrmecophyte, *Macaranga bancana*, between primary and secondary forests in Borneo. *Population Ecology*, 45: 221-226.
- Nepstad, D.; Uhl, C.; Pereira, C.A. & da Silva, J.M.C. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos*, 76:25-39.

- Nepstad, D.C.; Alencar, A.V.A.; Nobre, C.; Lima, E.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P.; Potter, C.; Moutinho, P.; Mendoza, E.; Cochrane, M. & Brooks, E. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 398: 505-508.
- Nery, A.S. & Vasconcelos, H.L. 2003. Growth and survival of incipient ant colonies in two Amazonian ant-plants: Effects of habitat, host-plant, and mode of colony founding (Hymenoptera : Formicidae), *Sociobiology*, 42 (1): 151-162.
- Nery, A.S. 2001. *Influência do habitat e da espécie de planta hospedeira no estabelecimento de colônias de formigas em duas mirmecófitas da Amazônia*. Tese de mestrado, INPA- U. A., Manaus.
- Nichols-Orians, C.M. 1991. Effects of light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. *Oecologia*, 83:552-560.
- Oliveira-Carvalho, K.D. & Nepstad, D.C. 1996. Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forests and pastures of eastern Amazonia. *Plant and Soil*, 182: 279-285.
- Oster, G. F.; Wilson, E. O. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Monographs in Population Biology nº12, Princeton University Press. Princeton. 189pp.
- Otoni, E. B. & Mannu, M. 2001. Semifree-ranging Tufted Capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22: 347-358.
- Paustein-Moreira M. 2003. *Uso de sensoriamento remoto para avaliar a dinâmica de sucessão secundária na Amazônia Central*. Tese de mestrado. INPA-UA, Manaus.
- Primack, R.B. & Rodrigues, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Editora
- Pyke, D.A. & Archer, S. 1991. Plant-plant interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management* 44: 550-557.

- Raven, P.H.; Evert, R. F. & Eichhorn S.E. 2001. *Biologia Vegetal*. Sexta Edição. Editora Guanabara Koogan S. A. Rio de Janeiro, Brasil. 906pp.
- Ribeiro, M. N. G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazônica*, 8: 229-233.
- Rocha, C. F. D. & Bergallo, H. G. 1992. Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia*, 91:249-252.
- Romero, G. Q. & Izzo T. J. 2004. Leaf damage induces ant recruitment in the Amazonian ant-plant *Hirtella myrmecophila*. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 675-682.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecol. Monogr.* 43:95-124
- Rose, L.M. 1997. Vertebrate Predation and Food-Sharing in *Cebus* and *Pan.* *International Journal of Primatology*, 18:727-765.
- Sanders, N.J.; Gotelli, N.J.; Heller, N.E. & Gordon, D.M. 2003. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of E.U.A.*,100: 2474-2477.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1996. *Biometry: The Principles and Practice Of Statistics In Biological Research*. 4^o ed. New York: W. H. Freeman and Company. 859p.
- Solano, P.J. & Dejean, A. 2004. Ant-fed plants: comparison between three geophytic myrmecophytes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 433-439.
- Solano, P.J.; Durou, S.; Corbara, B.; Quilichini, A.; Cerdan, P.; Belin-Depoux, M.; Delabie, J.H.C. & Dejean, A. 2003. Myrmecophytes of the understory of French Guianian rainforests: Their distribution and their associated ants. *Sociobiology*, 41: 605-614.
- Spironello, W. R. 1987. Range size of a group of *Cebus apella* in central Amazonia. *International Journal of Primatology*, USA, 8: 522-522.
- Spironello, W. R. 2001. The brown capuchin monkey (*Cebus apella*): ecology and home range requirements in Central Amazonia. *In*: R.O. Berregaard,

- Jr.; C.Gascon; T.E. Lovejoy; R. Mesquita. (Orgs.). *The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest: Lessons from Amazonia*. New Haven and London, p. 271-283
- Spironelo, W.R. 1991. A importância de frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae: Primates) na Amazônia central. *A Primatologia no Brasil*, 3: 285-296.
- Stadler, B. 2004. Wedged between bottom-up and top-down processes: aphids on tansy. *Ecological Entomology*, 29: 106–116.
- Stanton, M.L.; Palmer, T.M.; Young, T.P.; Evans, A. & Turner, M.L. 1999. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn Acacia tree by a plant–ant. *Nature*, 401: 578–581
- Staplay, L. 1998. The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defence mechanism of swollen-thorn acacias. *Oecologia*, 115:401-405.
- Strong, D. R.; Lawton J. H. & Southwood, T. R. E. 1984. *Insects On Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 313pp.
- Suarez, A.V.; Moraes, C. & Ippolito, A. 1998. Defence of *Acacia collinsii* by an obligate and nonobligate ant species: the significance of encroaching vegetation. *Biotropica* , 30: 480-482.
- Timo, TPC. 2003. *Influência da fragmentação e matriz sobre a comunidade de mamíferos de médio à grande porte em uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Tese de mestrado em Ecologia. INPA- UA. Manaus.
- Treseder, K.K. Davidson, D.W. & Ehleringer, J.R. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature*, 375:137-139.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*, 75: 377-407.
- Uhl, C.; Buschbacher, R. & Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76:663-681.

- Uhl, C.; Clark, K. & Clark, H. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper rio negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 69: 631-649.
- Uhl, C.; Nepstad, D.C.; Buschbacher, R.; Clark, K.; Kauffman, B. & Subler, S. 1990. Studies of ecosystem response to natural and anthropogenic disturbance provide guidelines for designing sustainable land-use system in Amazonia. In: Anderson, A. B. (Ed) *Alternatives to deforestation: steps toward sustentable use of the Amazon rain forest*. Columbia University Press, N. Y. p.24-42.
- Vasconcelos, H.L. & Cherrett, J.M. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae, Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30: 107-113.
- Vasconcelos, H.L. & Cherrett, J.M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: Effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 357-370.
- Vasconcelos, H.L. & Davidson, D.W. 2000. Relationship between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. *Biotropica*, 31: 100-111.
- Vasconcelos, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic meslatome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia*, 87: 295-298.
- Vasconcelos, H.L. 1993. Ant colonization of *Maieta guianensis* seedlings, an Amazon ant plant. *Oecologia*, 95:439-443.
- Vasconcelos, H.L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8 (3): 409-420.
- Vasconcelos, H.L.; Macedo, A.C.C. & Vilhena, J.M.S. 2003. Influence of topography on the distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38: 115-124.
- Vazquez, D.P. & Simberloff, D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: Conjectures and refutations. *American Naturalist*, 159: 606-623.

- Venticinque, E. M. & Fowler, H. G. 1996. Spiders and understory myrmecophytes of central Amazon. *Ciência e Cultura*, 40: 71-73.
- Vulinec, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, 83: 229-241.
- Wilkinson, L. 1996. *SYSTAT 8.0 for Windows: Statistics*. SPSS Inc., Chicago, IL.
- Willianson, G.B.; Mesquita, R.C.G.; Icknes, K. & Ganade, G. 1998. Estratégias de árvores pioneiras nos Neotrópicos. In: Moutinho, P. R. (Ed) *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. INPA, Manaus, p. 131-144.
- Yu, D.W. & Pierce, N.E. 1998. Castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London*, 265:375-382.
- Yu, D.W. 2001. Parasites of mutualisms *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 529-546.
- Yu, D.W.; B.Wilson, H. & Pierce, N.E. 2001. An empirical model of species coexistence in a spatially structured environment. *Ecology*, 82: 1761-1771.
- Yu, D.W.; Davidson, D.W. 1996. Experimental studies of species-specificity in Cecropia-ant relationships. *Ecological Monographs*, 67: 273-294.
- Zar, 1996. *Biostatistical Analysis*, 3rd Ed, Prentice Hall. Englewood Cliff, NJ. 718pp.
- Zentall, T.R. 1996. An Analysis of Imitative Learning in Animals. In: C. M. Heyes & B. G. Galef, Jr. (Eds.), *Social Learning in Animals: the Roots of Culture*. (pp. 221-243) San Diego: Academic Press, Inc.

Anexo 1: Informações sobre os transectos realizados. O número do transecto nesta tabela é referente ao encontrado no mapa. A distância em relação à borda da mata está dividida nas categorias citadas no texto: 1(0-50); 2(50-100); 3(100-200) e 4 (>200).

Nº do transecto	Fazenda (localidade)	Ambiente	Distância	Idade (anos)	Nº de queimas
1	Dimona	<i>Vismia</i>	3	14	4
2	Dimona	<i>Vismia</i>	1	15	4
3	Dimona	<i>Vismia</i>	3	11	3
4	Dimona	<i>Vismia</i>	1	13	4
5	Dimona	Mata	-	-	-
6	Dimona	Mata	-	-	-
7	Dimona	Mata	-	-	-
8	Dimona	<i>Cecropia</i>	1	13	1
9	Esteio	<i>Cecropia</i>	4	20	0
10	Esteio	<i>Cecropia</i>	01	20	0
11	Esteio	<i>Vismia</i>	4	14	2
12	Esteio	Mata	-	-	-
13	Esteio	<i>Vismia</i>	1	14	2
14	Esteio	<i>Vismia</i>	1	13	4
15	Esteio	<i>Vismia</i>	4	20	1
16	Esteio	Mata	-	-	-
17	Esteio	Mata	-	-	-
18	Esteio	<i>Vismia</i>	2	19	1
19	Esteio	<i>Vismia</i>	3	12	5
20	Porto Alegre	Mata	-	-	-
21	Porto Alegre	Mata	-	-	-
22	Porto Alegre	<i>Cecropia</i>	4	20	0
23	Porto Alegre	<i>Cecropia</i>	4	20	0
24	Porto Alegre	<i>Cecropia</i>	1	19	0
25	Porto Alegre	<i>Cecropia</i>	2	20	0
26	Porto Alegre	<i>Cecropia</i>	2	7	1
27	Porto Alegre	<i>Cecropia</i>	4	19	1

Anexo 1: (continuação) Mapas das três fazendas (Dimona (Di); Porto alegre (PA) e Esteio (Es)) onde foram estabelecidos transectos com os números correspondentes a sua localização aproximada. As áreas mais claras correspondem a pastagens ou florestas em regeneração. Os mapas foram ordenados da fazenda mais a oeste (Dimona), para leste (Esteio) (o tamanho máximo das escalas de cada mapa é de 3000m).



