

# Jardins suspensos da Amazônia Central: história natural e um teste de hipótese sobre interações entre formigas e epífitas

Ernane Vieira-Neto, Adaíses Maciel, Daniele Kasper & Rodrigo Souza

---

## Introdução

A Amazônia é um dos ecossistemas que apresenta a maior diversidade de espécies do planeta, especialmente em grupos de invertebrados (Penny & Arias 1982). Nessa rica fauna destacam-se as formigas, que são os mais abundantes insetos terrestres (Wilson 1971). Espécies desse grupo podem apresentar associações com espécies de diversos táxons, especialmente com plantas. Como exemplo, podemos destacar as interações entre plantas que apresentam domáceas e/ou nectários extra-florais e formigas que defendem essas plantas contra herbívoros (veja Izzo & Vasconcelos 2002 e referências neste).

Outro exemplo são as interações entre formigas arborícolas e plantas epífitas, chamadas de jardins de formiga (Figura 1). A associação nos jardins de formiga parece não ser meramente casual, já que ocorre em localidades bastante distintas, como em regiões da Ásia e nas florestas Neotropicais (Hölldobler & Wilson 1990). Nesse tipo de interação, as formigas constroem seus ninhos em árvores e neles inserem sementes de epífitas que germinam e aumentam a estabilidade do ninho pelo sistema de

ancoragem que as raízes formam (Hölldobler & Wilson 1990; Yu 1994). As formigas também consomem polpa de frutos, elaiossomas das sementes e secreções dos nectários extra-florais dessas epífitas (Hölldobler & Wilson 1990). Em contrapartida, as epífitas parecem ser favorecidas pela alta concentração de nutrientes nos ninhos e pela defesa contra herbívoros que as formigas proporcionam (Hölldobler & Wilson 1990; Yu 1994; Santos 1999).

Entretanto, pouco se sabe sobre a história natural dessa associação. Não se sabe, por exemplo, se a associação com epífitas ou com as plantas hospedeiras dessa associação (chamadas de forófitos) apresentam algum nível de especificidade. Além disso, evidências concretas dos benefícios que cada um dos parceiros mutualistas recebe ainda são escassas. Existem registros na literatura que as epífitas dos jardins de formiga são menos consumidas por herbívoros do que epífitas que não apresentam essa associação, o que evidencia um papel defensivo das formigas (Santos 1999). Entretanto, a maneira como as formigas defendem a planta hospedeira ainda não está clara.

O objetivo do presente estudo foi descrever o sistema de jardins de formiga localizados em planícies inundáveis de igapó na Amazônia Central. Também determinar experimentalmente se as formigas associadas retiram herbívoros em potencial de suas epífitas hospedeiras.



**Figura 1.** Jardim de formiga em uma árvore na margem do rio Negro, Anavilhanas, AM.

## Material & métodos

### Área de estudo

Realizamos o presente estudo em julho de 2006, no início do período de vazante, em uma área de igapó do rio Negro situada na Estação Ecológica de Anavilhanas (02°47'S; 60°48'O), a cerca de 100 km a noroeste de Manaus, AM. O arquipélago é inundado durante oito meses do ano (fevereiro a setembro) e, durante o período de estudo, a margem da planície alagável estava

parcialmente coberta pelo dossel das árvores, formando um igapó.

### Descrição do sistema

Percorremos de barco a área de estudo procurando por jardins de formigas na vegetação ripária e nas árvores do igapó. Medimos o diâmetro e o comprimento de cada jardim encontrado para determinação do seu volume, utilizando a fórmula do volume de um cilindro ( $\pi R^2 \times \text{comprimento}$ ). Determinamos os gêneros das formigas presentes em cada jardim e coletamos amostras do forófito e das epífitas encontradas sobre o jardim para posterior identificação. Utilizamos uma regressão linear simples para determinar a relação entre riqueza em espécies de epífitas e o volume dos jardins de formiga. Utilizamos também uma regressão logística para calcular a probabilidade de ocorrência de mais de uma espécie de formiga em relação ao volumes dos jardins.

### Eficiência da formiga em remover herbívoros

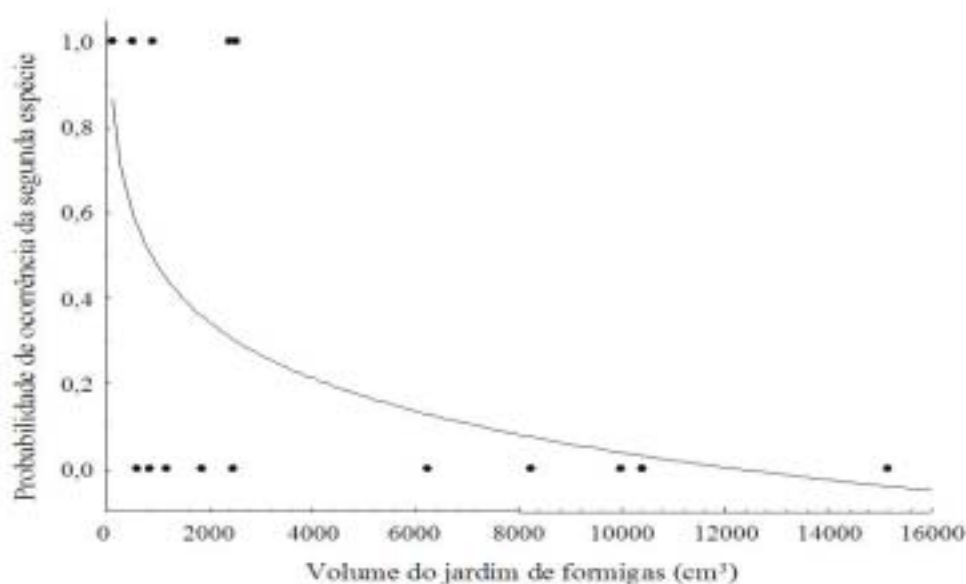
Realizamos um experimento para determinar a eficiência de remoção de potenciais herbívoros das epífitas cultivadas nos jardins pelas formigas. Introduzimos operários vivos de cupins (Termitidae, *Nasutitermes* sp.), que simulavam potenciais herbívoros, em epífitas dos jardins (tratamento) e em epífitas não associadas a

formigas, estabelecidas em outros forófitos (controle). O experimento foi replicado 13 vezes. Antes e durante a realização do experimento tomamos cuidado ao aproximarmos-nos do forófito, a fim de não provocar uma reação de alarme nas formigas, o que poderia influenciar o tempo de remoção dos cupins. Em cada epífita sorteamos uma folha, onde colamos (com cola branca) um cupim vivo e contamos o tempo decorrido até sua remoção pelas formigas. Caso esse tempo ultrapassasse 5 min, considerávamos que a remoção do potencial herbívoro pela formiga não ocorreu. A diferença entre o tempo de remoção do cupim em epífitas dos jardins de formiga e o do grupo controle foi determinada por um teste t.

## Resultados

### Descrição do sistema

A maioria dos jardins de formiga encontrados durante o levantamento estava fora do alcance e, portanto, não pudemos fazer observações detalhadas e manipulações. Assim, amostramos os 15 primeiros jardins encontrados em locais acessíveis. Esses jardins tiveram em média  $20,4 \pm 9,55$  cm de comprimento e  $13,3 \pm 5,87$  cm de diâmetro, com volume entre  $593,5 \text{ cm}^3$  e  $15.147,4 \text{ cm}^3$ .



**Figura 2.** Relação entre a probabilidade de ocorrência de uma segunda espécie de formiga e o volume dos jardins de formiga no igapó de Anavilhanas, AM. No eixo Y, 0 e 1 significam, respectivamente, ausência e presença da segunda espécie (*Crematogaster* sp.).

Nos jardins encontramos duas espécies de formigas: *Camponotus* sp. (Formicinae) e *Crematogaster* sp. (Myrmicinae). Em todos os jardins amostrados foi encontrada *Camponotus* sp., enquanto *Crematogaster* sp. foi encontrada em somente cinco jardins. Observamos que a probabilidade de ocorrência da segunda espécie de formiga (*Crematogaster* sp.) não está relacionada ao volume do jardim de formiga ( $t = 1,257$ ;  $p = 0,209$ ; Figura 2).

As epífitas dos jardins estavam distribuídas em oito gêneros, pertencentes a cinco famílias (Tabela 1). Os forófitos dos jardins de formiga pertenciam a nove espécies de seis famílias (Tabela 2). Observamos uma relação positiva entre a riqueza de epífitas e o volume dos jardins ( $R^2 = 0,29$ ;  $p = 0,04$ ; Figura 3).

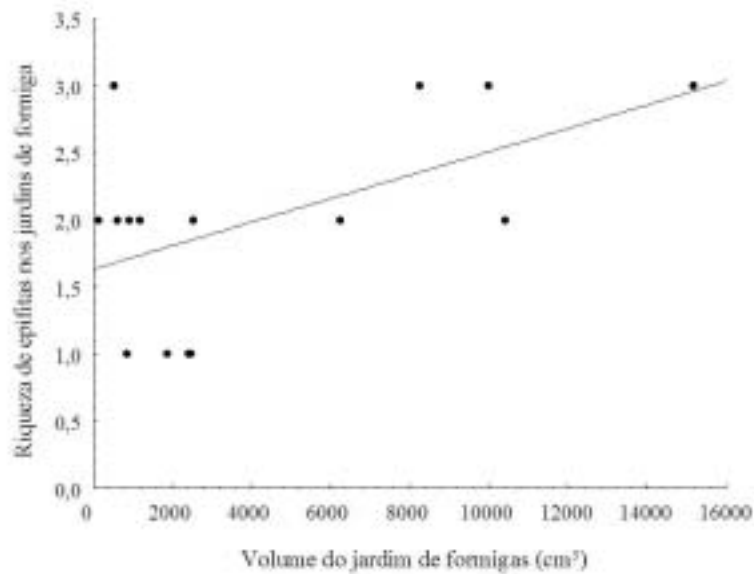
**Tabela 1.** Lista de epífitas associadas a jardins de formiga no igapó de Anavilhanas, AM

Espécies	Frequência de ocorrência
Araceae	
<i>Philodendron</i> sp.1	2
<i>Philodendron</i> sp.2	4
Bromeliaceae	1
Cactaceae	
<i>Epiphyllum</i> sp.	1

Crassulaceae	9
Piperaceae	
<i>Piperomia macrostachya</i>	8
<i>Piperomia</i> sp.	4

**Tabela 2.** Lista dos forófitos nos quais foram observados jardins de formiga no igapó de Anavilhanas, AM.

Espécies	Frequência de ocorrência
Euphorbiaceae	
<i>Alchornea</i> sp.	2
<i>Conceveiba</i> sp.	1
Não identificada	1
Fabaceae	
<i>Machaerium</i> sp.	1
<i>Swartzia</i> sp.	3
Lecythidaceae	2
Malpighiaceae	1
Myristicaceae	
<i>Virola</i> sp.	1
Sapindaceae	
<i>Talisia</i> sp.	2
Não identificada	1

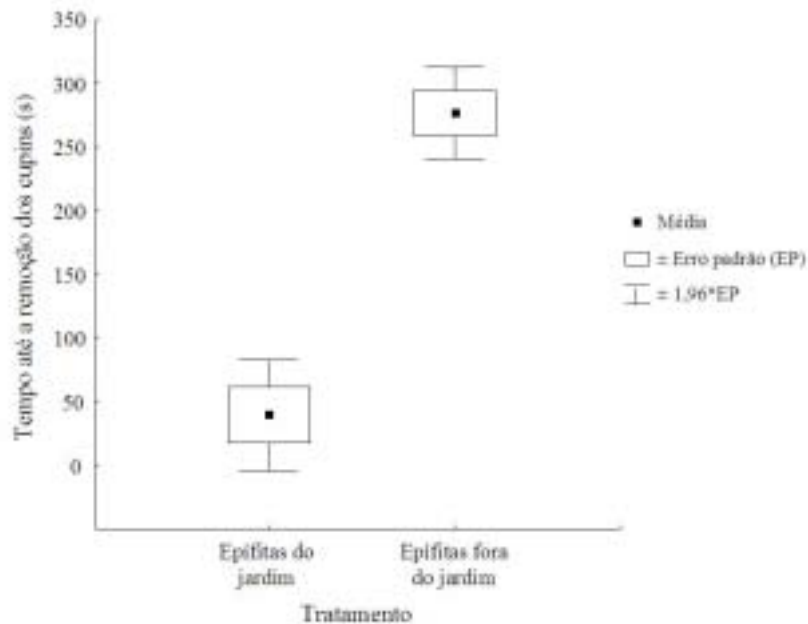


**Figura 3.** Relação entre o número de espécies de epífitas e o volume do jardim de formiga associado no igapó de Anavilhanas, AM.

*Eficiência da formiga em remover herbívoros*

As formigas removeram cupins seis vezes mais rápido em epífitas dos jardins que em epífitas fora dos jardins ( $t = 8,18$ ; g.l. = 24;

$p < 0,0001$ ; Figura 4). Nos dois grupos experimentais a espécie que removeu os cupins foi sempre *Camponotus* sp..



**Figura 4.** Tempo de remoção por formigas de cupins colados sobre epífitas associadas e não-associadas a jardins de formiga em árvores no igapó de Anavilhanas, AM.

## Discussão

### *O sistema dos jardins de formiga*

Observamos que o número de espécies de epífitas associadas a jardins aumentou com o aumento do volume dos jardins. Apesar da relação entre número de espécies e área de estabelecimento (*cf.* MacArthur & Wilson 1967; Begon *et al.* 1990; Primack & Rodrigues 2001) poder explicar esse aumento, é mais provável que o mecanismo responsável para explicar o padrão encontrado seja a idade do jardim. Sabemos que as formigas associadas a jardins selecionam as plantas com maior vantagem para a colônia e removem outras epífitas estabelecidas casualmente (Davidson 1988). Jardins maiores possivelmente são mais velhos. Logo, com o aumento da idade, há um aumento na probabilidade do aporte no sistema de sementes de epífitas típicas de jardins de formiga. Essas sementes são imediatamente incorporadas ao jardim pelas operárias. Adicionalmente, parece plausível que um processo de sucessão das epífitas possa acontecer ao longo da vida dos jardins, regulado pela facilitação proporcionada pelas epífitas previamente estabelecidas (Bradshaw 1972).

Apesar da parabiose (associação entre duas ou mais espécies de formiga que dividem o mesmo ninho) entre *Camponotus* sp. e *Crematogaster* sp. estar bem descrita na

literatura (Kleinfeldt 1986; Davidson 1988; Hölldobler & Wilson 1990), em apenas cinco dos 15 jardins encontramos as duas espécies vivendo juntas. Também não houve relação entre o aumento do jardim e a ocorrência de *Crematogaster* sp.. Esse padrão pode ser uma evidência da assimetria da relação parabiótica. Provavelmente *Crematogaster* sp. se beneficia da proteção proporcionada por *Camponotus* sp., mas as duas espécies competem por alimento (Guerra *et al.* 2001). Aparentemente a colônia de *Crematogaster* sp. se estabelece antes no forófito (Ribeiro *et al.* 1999, Guerra *et al.* 2001), enquanto a colônia de *Camponotus* sp. se estabelece sobre a colônia de *Crematogaster* sp. (Hölldobler & Wilson 1990). À medida que cresce, o ninho de *Camponotus* sp. poderia levar à supressão e eventual deslocamento da colônia de *Crematogaster* sp.. De fato, existem evidências *Crematogaster* sp. é excluída de seu alimento em relações parabióticas (Wheeler 1921). Outra possibilidade seria de que após a morte da colônia de *Crematogaster* sp., *Camponotus* sp. impediria a recolonização desse espaço vago por outras formigas. Entretanto, faltam evidências para testar esta hipótese. Não podemos deixar de mencionar que o padrão observado poderia ser decorrente de um erro amostral, pois os jardins maiores eram muito complexos, o que poderia ter dificultado a observação de *Crematogaster* sp. em algumas situações.

### *A eficiência das formigas na remoção de herbívoros*

Plantas exibem diversas estratégias bióticas e abióticas de defesa contra herbívoros, incluindo associações com formigas (Janzen 1966). De maneira geral, as formigas reduzem a herbivoria nas plantas as quais se associam (Fowler 1993) e, para o sistema de jardins de formiga, esse padrão parece se manter (Santos 1999). Nossos resultados mostraram uma maior eficiência na remoção de possíveis herbívoros em epífitas dos jardins do que nas epífitas não associadas a formigas. Esses resultados apóiam a hipótese de Santos (1999) de que o mecanismo responsável pela menor frequência de herbivoria nas epífitas de jardins de formiga seria a rápida localização e remoção dos herbívoros. Assim, as epífitas dos jardins poderiam alocar recursos para outras atividades, como outros sistemas defensivos (Agrawal & Rutter 1998), crescimento ou mesmo atividades reprodutivas. Essa troca de alocação de recursos em função de um sistema defensivo externo associado poderia, em última instância, conferir vantagem adaptativa às epífitas associadas às formigas (Agrawal & Rutter 1998).

### **Agradecimentos**

Agradecemos ao Adal e ao Glauco por nos apresentarem esse fascinante sistema de estudo, e também ao Thiago Izzo pela leitura e

sugestões interessantes que melhoraram muito a qualidade do manuscrito. Além disso, agradecemos à natureza pela beleza fantástica de Anavilhanas.

### **Referências bibliográficas**

- Agrawal, A.A. & Rutter, M.T. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos*, 83: 227-236.
- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. 2ª ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bradshaw, A.D. 1972. Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evolutionary Biology*, 5: 25-47.
- Davidson, D.W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology*, 69: 1138-1152.
- Fowler, H.G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux*, 40: 137-145.
- Guerra, B.R.; Pacheco, A.M.F.; Cogni, R.; Pinhero, P.S. & Christiani, A.V. 2001. Caracterização dos jardins de formiga em *Conceveiba martiana* (Euphorbiaceae) na reserva do km 41, Amazônia Central. In Venticinque, E.

- & Zuanon, J. (eds.), *Ecologia da Floresta Amazônica*.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- 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.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.
- Kleinfeldt, S.E. 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. In Juniper, B. & Southwood, T.R.E. (eds.), *Insects and plant surface*. Edward Arnold, London.
- McArthur, R. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Penny, N.D. & Arias, J.R. 1982. *Insects of an Amazon forest*. Columbia University Press, New York.
- Primack, R.B & Rodrigues, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Editora UEL, Londrina.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. *Flora da reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA- DFID, Manaus.
- Santos, A.J. 1999. Defesa contra herbivoria por formigas em *Philodendron megalophyllum* (Araceae), uma epífita de jardins de formiga. In Hopkins, M. & Venticinque, E. (eds.), *Ecologia da Floresta Amazônica*.
- Wheeler, W.M. 1921. A new case of parabiosis and the "ant gardens" of British Guiana. *Ecology*, 2: 89-103.
- Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. The Belknap Press, Cambridge.
- Yu, D. 1994. The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica*, 26: 222-226.

**Orientação:** Glauco Machado & Adalberto J. Santos