

Jardins suspensos da Amazônia: composição florística e sucessão de espécies em jardins de formiga

Ana Catarina Conte Jakovac

Introdução

Os Formicidae são o grupo de insetos terrestres mais abundante (Wilson 1971). Este grupo reúne uma alta diversidade, sendo descritas para a Região Neotropical 2.233 espécies (Penny & Arias 1982). Algumas espécies podem apresentar associações mutualísticas com espécies de diversos táxons, especialmente com plantas. As associações mais conhecidas entre formigas e plantas resultam de interações onde a planta fornece algum recurso para a formiga e esta a defende contra herbívoros (Izzo & Vasconcelos 2002). Em florestas neotropicais e asiáticas, ocorre também um outro tipo de interação que pode ser considerada como um mutualismo complexo entre formigas e plantas chamada de jardins de formigas (Hölldobler & Wilson 1990).

Os jardins de formigas são agregados de plantas epífitas associadas a ninhos de formigas arborícolas. 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). As formigas também podem utilizar as epífitas

como fonte de alimento, utilizando seus frutos e exsudados de nectários extraflorais e atendendo homópteras em seus ramos (Hölldobler & Wilson 1990; Kleinfeldt 1978). O benefício para as epífitas não é claro, mas algumas espécies, quando associadas aos jardins, apresentam crescimento maior e mais rápido (Davidson 1988; Kleinfeldt 1978) e são menos consumidas por herbívoros (Santos 1999).

Há duas hipóteses sobre como ocorre a associação epífita-formiga nos jardins. Ule (1901) propõe que há uma procura ativa das formigas, que coletam as sementes e as levam para o ninho (Hölldobler & Wilson 1990). Wheeler & Bailey (1920), por outro lado, propõem que as formigas não procuram as sementes, e sim fazem seus ninhos nas raízes das epífitas. Eventualmente podem nascer outras plantas por acidente ao longo do tempo de vida da colônia, constituindo o jardim. A primeira hipótese tem sido a mais aceita, pois há evidências de que as formigas são fortemente atraídas para os frutos e sementes das epífitas típicas de jardim (Madison 1979; Kleinfeldt 1978; Davidson 1988).

A atração das sementes pelas formigas parece não ser totalmente dependente do

valor nutricional (Davidson 1988), mas ainda não se sabe qual o critério de seleção utilizado. Acredita-se que deve haver um critério, uma vez que algumas espécies de epífitas são comuns em jardins de formiga em diferentes florestas neotropicais (Davidson 1988). As espécies *Peperomia macrostachya* (Piperaceae), *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) e *Philodendron megalophyllum* (Araceae) são as mais comuns em jardins de formigas da Amazônia brasileira e peruana (Hölldobler & Wilson 1990; Davidson 1988; Santos 1999; Vieira-Neto *et al.*, 2006). As famílias Gesneriaceae e Araceae, que possuem principalmente representantes de forma de vida herbácea e epífita, são as mais comuns nesses sistemas.

Os poucos estudos realizados sobre jardins de formiga enfocam mais o comportamento dos insetos e sua relação de associação em detrimento de sua composição florística e padrão de colonização das espécies. O objetivo do presente estudo foi avaliar se a colonização dos jardins pelas epífitas segue um padrão de incremento direcional de espécies e se este está relacionado ao sistema de associação das formigas.

Material & métodos

O estudo foi realizado na Reserva do Km 41, administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF-

INPA), a 80 km de Manaus, AM (2°24'S; 59°44'O). Nesta área predomina a fisionomia de floresta de terra firme.

Foram amostrados, ao azar, todos os jardins de formiga encontrados em 5 Km de trilhas, que estivessem a uma altura máxima de 6 m. Foram amostrados dois ambientes, um na borda florestal ao longo da estrada de acesso à Reserva e outro no interior da floresta. Em cada jardim foi observada a presença, ausência ou coexistência de duas espécies de formigas em associação parabiótica *Crematogaster limata* var *parabiotica* (Forel) (Myrmicinae) e *Camponotus femuratus* Fab (Formicinae) (para mais detalhes, ver Hölldobler & Wilson 1990 e Venticinque 1995). Todas as epífitas foram coletadas e identificadas ao nível de gênero ou espécie quando possível. Foram tomadas as medidas do maior comprimento e da maior largura dos ninhos. Considerando que o formato dos jardins segue um padrão elipsóide (Hölldobler & Wilson 1990), o volume foi calculado com a fórmula do volume da elipse (Venticinque 1995): $V = 4/3 \pi [(a + 2b)/3]^3$, onde a é a metade do comprimento do ninho e b é o maior raio do jardim.

Assumindo que existe um incremento em volume com a idade do jardim, o volume dos ninhos foi relacionado com a presença, ausência e coexistência das duas espécies de formiga através de uma análise de Kruskal-

Wallis, afim de se determinar se há uma cronosequência na ocupação dos ninhos pelas duas espécies.

Foi obtida uma matriz de dissimilaridade entre os jardins utilizando o coeficiente de Sorensen. Posteriormente, a matriz foi reduzida a um eixo utilizando o PCOA (Principal Coordinate Analysis). O eixo 1 da ordenação (PCOA), explicou 33% da variação real da distribuição da similaridade florística entre os jardins de formiga, seguido dos eixos 2 e 3 que explicaram ambos menos de 15%. Portanto, o eixo 1 foi utilizado para as análises de regressão. Este eixo, que representa a composição da comunidade de plantas e jardins, foi relacionado com o volume dos jardins através de uma regressão linear simples. Para observar o efeito dos diferentes ambientes na composição florística, foi feita uma análise de variância com os valores do eixo principal da PCOA.

Para verificar a existência de um padrão de aninhamento das espécies de epífitas foi utilizado o programa Nestedness Calculator (Atmar & Patterson 1995), e o resultado foi testado com o método Monte-Carlo de aleatorização, utilizando 1.000 aleatorizações. Este teste indica a chance do padrão de aninhamento encontrado poder ser gerado ao acaso por meio de aleatorizações.

Resultados

Foram amostrados 26 jardins de formigas, sendo 17 amostrados em ambiente de floresta e nove na borda florestal ao longo da estrada de acesso à reserva. De todos os jardins amostrados um estava abandonado; nove estavam ocupados pelas duas espécies de formigas; 15 por apenas *Camponotus femuratus* (Formicinae) e um apenas por *Crematogaster* sp (Myrmicinae).

O volume médio dos ninhos foi de 5060,93 cm³ (mínimo de 155,06 cm³ e máximo de 21.489,96 cm³). A ocorrência das espécies de formiga não apresentou um padrão sequencial de aumento de volume dos ninhos (Figura 1).

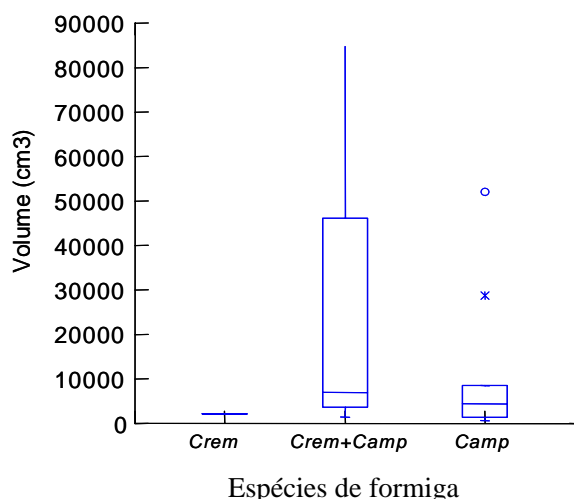


Figura 1. Distribuição dos ninhos ocupados por cada espécie de formiga de acordo com o volume do jardim. Reserva do Km 41, Manaus. *Crem*- ocorrência somente de *Crematogaster* sp.; *Crem+Camp*- coexistência de *Crematogaster* sp. e *Camponotus femuratus*, *Camp* - ocorrência somente de *Camponotus femuratus*.

Nestes jardins foram amostradas 16 morfoespécies de epífitas, sendo que quatro espécies foram mais freqüentes (Tabela 1). A família Araceae esteve presente em 42% dos jardins seguida de Gesneriaceae com 28% e Piperaceae com 24%. A riqueza por jardim variou de uma a cinco espécies (média de 2,5), e não foi relacionada ao volume dos jardins ($R^2 = 0,0016$; $p=0,847$; Figura 2).

Tabela 1. Espécies observadas nos jardins de formigas, organizadas por ordem de freqüência nos jardins. Porcentagem de jardins, dentre os jardins amostrados, em que cada espécie foi observada.

Espécies	Famílias	Freqüência nos jardins (%)
<i>Peperomia macrostachya</i>	Piperaceae	24
<i>Codonanthes calcarata</i>	Gesneriaceae	19
<i>Anthurium trinerve</i>	Araceae	16
<i>Philodendron megalophillum</i>	Araceae	10
<i>Anthurium</i> sp.3	Araceae	6
<i>Philodendron</i> sp.1	Araceae	6
<i>Codonanthes</i> cf <i>ulei</i>	Gesneriaceae	6
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	1
<i>Anthurium</i> sp.2	Araceae	1
<i>Aechmea</i> sp.1	Bromeliaceae	1
<i>Oedemathopus</i> sp.	Clusiaceae	1
<i>Codonanthes crassifolia</i>	Gesneriaceae	1
<i>Codonanthopsis</i> sp.1	Gesneriaceae	1
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	1
Rubiaceae sp.1	Rubiaceae	1

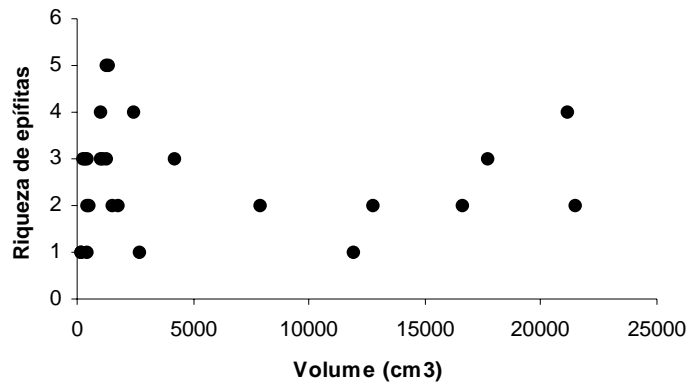


Figura 2. Correlação entre a riqueza de epífitas e o volume dos jardins (cm³), na Reserva do Km 41, Manaus.

A composição da comunidade (eixo 1 da PCOA) não foi relacionado com o volume dos jardins, ou com a ocorrência das espécies de formigas, mas se mostrou diferente entre os ambientes estudados. Os jardins localizados ao longo da estrada apresentaram uma composição florística significativamente diferente daqueles localizados no interior da floresta ($F= 48,88$; $p<0,0001$; Figura 3).

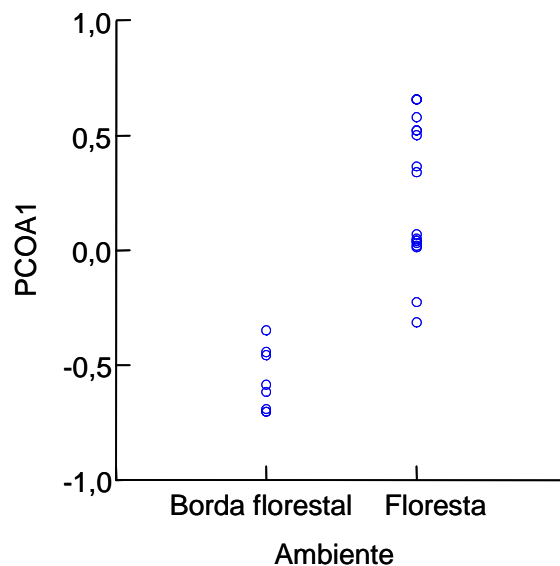


Figura 3. Dispersão dos valores do eixo 1 da PCOA nos ambientes de estrada e de floresta, na Reserva do Km 41, Manaus.

A diferença da composição florística entre os jardins de formiga dos dois ambientes está relacionado principalmente com a ocorrência distinta das espécies de epífitas mais freqüentes na amostragem. As espécies *Codonanthe calcarata* e *Anthurium trinerve* foram muito mais frequentes na borda florestal ao longo da estrada do que no interior da floresta, ambas aparecendo em 77% dos jardins da estrada e em apenas 35% e 23% dos jardins da floresta, respectivamente. Já na floresta as espécies *Peperomia macrostachya* e

Philodendron megalophyllum foram mais frequentes, sendo que a primeira ocorreu em 88% dos jardins da floresta e em apenas 10% dos jardins na estrada e a segunda ocorreu apenas na floresta, em 40% dos jardins.

A composição florística dos jardins de formiga apresentou um padrão de aninhamento (Figura 4). Dentre as 1000 aleatorizações, este padrão foi o melhor aninhamento e não pôde ser formado pelo acaso ($T < 12,58^\circ$; $p < 0,001$).

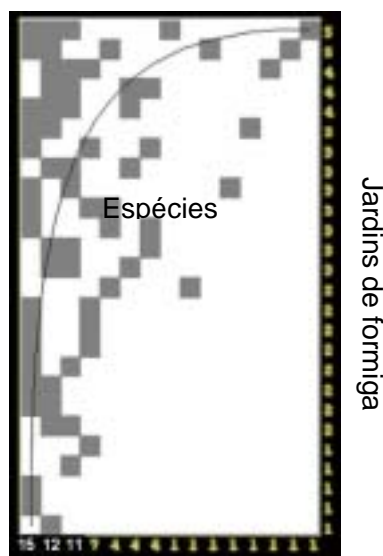


Figura 4. Aninhamento das espécies de epífitas e dos jardins de formigas. O eixo x representa as 16 espécies de epífitas e o número respectivo de ocorrências. O eixo y representa 26 jardins de formiga e a riqueza respectiva de espécies de epífitas. Os quadrados representam a ocorrência da espécie no respectivo jardim.

Discussão

Os poucos estudos já realizados sobre a relação de associação entre as espécies de formigas *Crematogaster* sp. e *Camponotus femuratus* sugerem que normalmente elas ocorrem juntas. *Crematogaster* sp. formaria o ninho e *Camponotus femuratus* o ocuparia e o ampliaria posteriormente. Após um tempo, *Crematogaster* sp. parece deixar o ninho e este permanece ocupado apenas por *C. femuratus* (Hölldobler & Wilson 1990). Portanto, se a ocorrência das espécies é sequencial, ninhos com apenas *Crematogaster* sp. seriam os mais recentes e conseqüentemente os menores. Esperaria-se que os ocupados por ambas as espécies de formiga fossem um pouco maiores e que aqueles com apenas *C. femuratus* fossem os maiores. Entretanto, os resultados não mostraram relação entre volume do ninho e ocorrência das espécies, como observado também por Vieira-Neto *et al.* (2006) em uma floresta alagável na Amazônia Central. Esses resultados podem sugerir que a cronosequência proposta na literatura não é obrigatória e que *C. femuratus* pode construir ninhos sozinha ou até ocupar raízes de epífitas já estabelecidas, como proposto por Wheeler (1920). Assim, se a cronosequência não é obrigatória, a presença das espécies de formiga não pode ser usada como um

indicativo de uma sequência temporal de eventos.

A colonização das epífitas nos jardins de formiga não segue o modelo determinístico de sucessão proposto por Clement em 1916 (Callaway 1995), assumindo que o volume é um preditor de idade, este não esteve relacionado nem com a riqueza, nem com a composição florística das epífitas. Este modelo prediz que algumas espécies, as colonizadoras, chegam primeiro na área e só então outras espécies conseguem ocupá-la (Kershaw & Looney 1985), havendo um acúmulo de riqueza ao longo do tempo. Apesar deste padrão de incremento não ter sido observado, as espécies apresentaram um padrão de aninhamento indicando que a ocupação dos jardins pelas epífitas deve seguir um outro critério, que não o temporal.

A composição florística dos jardins foi dominada por quatro espécies mais comuns, enquanto as outras 21 espécies registradas ocorrem ocasionalmente ou até raramente. As quatro espécies mais comuns, *Peperomia macrostachya*, *Codonanthes calcarata*, *Philodendron megalophyllum* e *Anthurium trinerve* já foram descritas como componentes de jardins de formigas em outras florestas tropicais (Hölldobler & Wilson 1990; Davidson 1978; Vieira-Neto *et al.* 2006). O padrão aninhado observado indica que, nos jardins, sempre ocorre pelo menos uma das quatro

espécies mais comuns de epífitas e que as espécies ocasionais e raras nunca ocorrem se as primeiras não tiverem colonizado previamente. Este padrão de ocupação pode ser explicado por três hipóteses: a hipótese da facilitação (Callaway 1995; Hernandez-Rosas 2001), a da preferência das formigas por algumas sementes (Davidson 1978) ou a da probabilidade de chegada de propágulos dependente da abundância relativa natural das espécies no ambiente (Hubell 2001).

Pela primeira hipótese, estas quatro espécies poderiam ser as facilitadoras que permitiram a chegada de novas espécies (Callaway 1995) e, portanto, a sucessão estaria sendo determinada pela composição da comunidade de epífitas e não pela atividade das formigas. Em outras epífitas, as taxas de recrutamento são maiores em ramos de árvores previamente ocupados por outras, por possuírem um substrato mais favorável para a fixação das sementes e desenvolvimento das plantas (Hernandez-Rosas 2001). Dessa forma, a colonização é facilitada pelo desenvolvimento de um substrato em consequência à ocupação prévia por outras espécies mais resistentes e não pela facilitação espécie-específica em si, uma vez que as espécies ocasionais são freqüentes também fora dos jardins.

A segunda hipótese é que a colonização dos jardins é determinada pelas

próprias formigas, que selecionariam as sementes das epífitas (Davidson 1988). Além de formar uma densa rede de raízes que pode favorecer a estrutura e suporte dos ninhos, as quatro espécies de epífitas mais comuns possuem nectários extraflorais e podem ser fonte de recurso alimentar para as formigas. Kleinfeldt (1978) observou que formigas *Crematogaster limata* var. *parabiotica* se alimentam quase exclusivamente dos nectários extraflorais e da polpa dos frutos das epífitas associadas, como *Codonanthes crassifolia* (Gesneriaceae). Portanto, estas espécies seriam selecionadas pelas formigas enquanto que as demais, as espécies ocasionais ou raras, ocupariam os ninhos ao acaso, e se beneficiariam do ambiente propício para seu crescimento.

Ao contrário das outras duas, a terceira hipótese não prevê um favor determinante para a composição e sucessão das epífitas. O padrão observado seria simplesmente relacionado com a maior abundância relativa dessas quatro espécies no ambiente, que geraria uma maior disponibilidade de propágulos do que outras espécies (Hubell 2001) e, portanto, uma maior probabilidade das formigas os encontrarem. Essa hipótese pode ser sustentada pela diferença de composição de epífitas observada nos jardins dos dois ambientes amostrados, uma vez que os propágulos são diferentemente distribuídos

ao longo de gradientes ambientais nas florestas (Grime 1983; Hubell 2001). Assim, as espécies *P. megalophyllum* e *P. macrostachya*, que são tolerantes à sombra (Davidson 1988), devem apresentar uma maior abundância relativa no ambiente florestal, havendo uma maior probabilidade das formigas encontrarem seus propágulos. Da mesma forma, as espécies *C. calcarata* e *A. trinerve*, que foram mais frequentes em ambientes de borda florestal ao longo da estrada, devem apresentar maior sucesso de estabelecimento em locais com maior intensidade de luz, e seus propágulos devem ser mais abundantes nestes ambientes. Jardins associados a outra espécie do gênero *Codonanthe* (*C. crassifolia*), no Peru, estão concentrados em áreas de intensidade luminosa relativamente mais alta, ao longo de bordas de igarapés e lagos, assim como em clareiras e florestas secundárias (Davidson 1988). Essa variação de ambientes dentro da floresta, como o resultado da abertura periódica de clareiras resultando em uma sucessão de mosaicos de vegetação com diferentes idades e condições ambientais (Martínez-Ramos *et al.* 1989) também poderia explicar, em parte, a maior variância encontrada na composição de epífitas observada no ambiente florestal em comparação com a borda florestal.

As três hipóteses acima apresentadas não são mutuamente excludentes e poderiam

ser melhor exploradas em estudos futuros. Portanto, os resultados sugerem que há um padrão de colonização das espécies de epífitas, mas este parece não ser temporalmente direcionado, e sim dependente do ambiente, da disponibilidade de propágulos local e, provavelmente, da preferência das formigas por espécies que lhes confirmam algum recurso alimentar e um suporte adequado para o ninho.

Agradecimentos

Agradeço ao Adal pela ajuda de campo, com muitas picadas compartilhadas! Ao Léo por localizar muitos jardins e me ensinar muito sobre essa Floresta. Ao Thiago Izzo pela paciência, ajuda nas análises e correções. Ao Zé Luis por ter me dito onde ficam os jardins e que é aqui nos agradecimentos que eu poderia falar sobre a BELA, intrigante e estupenda associação dos jardins de formigas!! À Dona Eduarda pelo feijão com jabá, e ao Cabocão pela seleção musical! E mais do que a todos, agradeço a cada um que conviveu durante este mês incrível, compartilhando a descoberta de tantos micro e macro mundos, árvores gigantes, padrões, mutualismos, inspirações, comportamentos, copos lavados, bolachas com goiabada, madrugadas com bugios e muitas amizades. Por fim agradeço ao Glauco por

todo o entusiasmo transmitido diariamente! E ao Pen do Brau!

Referências bibliográficas

- Atmar, W.; Patterson, B.D. 1995. The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices. AICS Research, Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago, IL.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-337.
- Davidson, D.W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology* 69: 1138-1152.
- Grime, J.P. 1983. Plant strategies and vegetation processes. Grime, J.P. (eds.), pp 220. The Pitman Press, Great Britain.
- Hernandez-Rosas, J. 2001. Ocupacion de los portadores por epifitas vasculares em um bosque humedo tropical del alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 52: 292-303.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hubell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Hubell, S.P. (ed.), pp. 375. Princeton university press, Oxford.
- 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.
- Kershaw, K.A. & Looney, J.H.H. 1985. Quantitative and dynamic plant ecology. Kershaw, K.A. & Looney, J.H.H. (eds.), pp. 282. Edward Arnold Limited, London.
- Kleinfeldt, S.E. 1978. Ant-Gardens: The interaction of *Codonanthe Crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59: 449-456.
- Madison, M. 1979. Additional observations on ant-gardens in Amazonas. *Selb.*, 5: 107-115.
- Martinez-Ramos, M.; Alvarez-Buylla & Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.
- Penny, N.D. & Arias, J.R. 1982. *Insects of an Amazon forest*. Penny, N.D. & Arias, J.R. (eds.). Columbia University Press, New York.
- Souza, A.J.dos. 1999. Defesa contra herbivoria por formigas em *Philodendron megalophyllum* (Araceae), uma epífia de jardins de formiga. Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta

- Amazônica”. INPA/PDBFF, Manaus, AM.
- Venticinque, E.M. 1995. Dinâmica populacional de *Anelosimus eximius* (Simom, 1891) (Araneae:Theridiidae) em mosaicos ambientais na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, UNESP, Botucatu.
- Vieira-Neto, E.; Maciel, A.; Kasper, D.; Souza, R. 2006. Jardins suspensos da Amazônia Central: história natural e um teste de hipótese sobre interações entre formigas e epífitas. Livro do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica”, INPA/PDBFF, Manaus, AM.
- Wheeler, W. M. & Bailey, I.W. 1920. The feeding habitats of pseudomyrmecine and other ants. Transactions of the American Philosophical Society 22: 235-279.
- Wilson, E.O. 1971. The insect societies. The Belknap Press, Cambridge.