

Amigos amigos, negócios à parte: uso de recursos ricos em nitrogênio por duas espécies de formigas parabióticas

Paula Munhoz de Omena

Introdução

A disponibilidade de nutrientes é um dos principais fatores que regulam a distribuição e o crescimento das populações (Power 1992). Os recursos básicos necessários ao crescimento dos organismos são os carboidratos, compostos principalmente por carbono, e as proteínas, ricas em nitrogênio (Begon *et al.* 2006). Ao contrário dos carboidratos que são geralmente mais abundantes, a disponibilidade de compostos nitrogenados é um fator limitante para muitos organismos (White 1978). Deste modo, o crescimento e a perpetuação das populações dependem não somente da obtenção de recursos, mas sim da qualidade dos nutrientes (Kaspari & Yanoviak 2001).

Em florestas neotropicais, as copas das árvores concentram a maior parte dos tecidos fotossintetizantes, enquanto o sub-bosque contribui com uma pequena fração na produção de carboidratos. Logo, a distribuição de carbono e nitrogênio nas florestas não é uniforme, com o dossel apresentando 40

vezes mais compostos ricos em carboidratos do que os ricos em nitrogênio (Begon *et al.* 2006). No solo, o acúmulo de matéria orgânica rica em nitrogênio (e.g. carcaças de animais, excretas e fezes) faz com que a sua proporção seja quatro vezes maior do que aquela encontrada no dossel (Begon *et al.* 2006). Dessa forma, organismos que habitam e forrageiam apenas nas copas das árvores tem menor acesso a fontes de nitrogênio do que os organismos que forrageiam no solo da floresta (Kaspari & Yanoviak 2001).

Nas florestas tropicais, existe uma riqueza muito grande de espécies de formigas (Hymenoptera: Formicidae) incluindo aquelas que podem nidificar no solo e aquelas que habitam predominantemente as copas das árvores (Davidson 1997). Dentre as formigas que nidificam nas árvores, podemos encontrar colônias parabióticas, em que duas espécies vivem juntas em um mesmo ninho. Algumas dessas associações são conhecidas como jardins de formiga porque as formigas incorporam

sementes e/ou frutos de epífitas nas paredes dos ninhos (Davidson *et al.* 1988). A construção do ninho é iniciada por *Crematogaster levior* e a incorporação das sementes é realizada, principalmente, pelas *Camponotus femoratus* (Pinto F., comunicação pessoal). A presença destas plantas torna a estrutura dos ninhos mais estável e reforçada, e assim, as formigas podem construir ninhos maiores (Yu 1994). Deste modo, *Cr. levior* se beneficia em viver em associação com *Ca. femoratus* por adquirir maior proteção às intempéries ambientais, tais como chuvas (Yu 1994). Além disso, *Ca. femoratus*, por apresentarem maior tamanho corporal, conferem proteção a *Cr. levior* contra predadores.

Apesar de viverem em associação na mesma colônia *Ca. femoratus* e *Cr. levior* forrageiam em locais diferentes na vegetação. *Crematogaster levior* acessa os recursos alimentares tanto no solo como na vegetação (Longino 2003) e *Ca. femoratus* forrageia principalmente na vegetação (Baccaro F. M., comunicação pessoal). Neste contexto, é possível que a seleção diferencial de recursos possibilite a coexistência das duas espécies nos jardins. *Crematogaster levior* provavelmente obtém mais

nitrogênio, pois as chances de conseguir alimentos, como carcaças de animais, fezes e fungos no solo é maior. Já *Ca. femoratus* obtém alimentos ricos em carboidratos, como exudatos de homópteras ou néctar de nectários extra-florais (Yu 1994).

Apesar de forragearem em locais distintos na vegetação, estudos experimentais demonstraram que em situações onde *Cr. levior* e *Ca. femoratus* forrageiam juntas, pode haver disputa pelo alimento. Davidson (1988) ofereceu iscas com diferentes concentrações de mel, alimento rico em carboidrato, e nas iscas com maior concentração de carboidrato havia disputa pelo alimento. Vantaux e colaboradores (2007), adicionaram presas (i.e., cupins) ricas em nitrogênio, em ramos próximos aos jardins e observaram que *Ca. femoratus* seguiam as pistas químicas de *Cr. levior* e então roubavam as suas presas. Apesar de ambos os trabalhos demonstrarem que, em determinadas situações, existe disputa por alimento, ainda não é conhecido a resposta das duas espécies quando recursos ricos em nitrogênio e carboidrato são oferecidos simultaneamente.

Considerando as possíveis diferenças na limitação de recursos por

estas duas espécies, meu objetivo foi testar se existe diferença no uso de recursos alimentares ricos em nitrogênio e carboidratos por formigas *Ca. femoratus* e *Cr. levior*. Minha previsão é que a frequência de formigas *Cr. levior* seja similar nos recursos ricos em carboidratos e proteínas, dado que esta espécie não apresenta limitação por nitrogênio. Em contrapartida, espero que *Ca. femoratus* forrageie principalmente nos recursos ricos em nitrogênio, já que alimentos ricos em carboidratos são abundantes e facilmente encontrados na vegetação.

Métodos

Realizei o trabalho na estrada ZF3 entre as Reservas do Km 37 e do Km 41 ambas sob administração do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) e do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus, Amazonas. Localizei 27 ninhos de *Ca. femoratus* e *Cr. levior* vivendo em parabiose, a uma altura máxima de três metros em relação ao solo. Para testar a diferença no uso de recursos alimentares ricos em nitrogênio e carboidratos, pelas duas espécies de formigas parabióticas, realizei um

experimento pareado de oferta de recursos alimentares. Para simular recursos ricos em nitrogênio e carboidrato usei iscas contendo ovo cru de galinha e xarope de groselha respectivamente. Utilizei duas folhas de plantas vizinhas aos jardins de formigas como substrato para as iscas posicionadas em ramos próximos aos jardins de preferência junto ao caule principal de ancoragem do ninho, de modo que ambas as espécies de formigas tivessem acesso ao substrato. Após posicionar as folhas nos ramos, adicionei quatro gotas de ovo cru em uma das folhas e quatro gotas de groselha na outra. Observei a resposta das formigas durante 15 minutos e quantifiquei o número de indivíduos de *Ca. femoratus* e *Cr. levior* sobre as iscas ao final de cada réplica. Registrei a espécie que chegou primeiro nas iscas, os comportamentos de interação entre as duas espécies de formigas e, qual espécie dominou o recurso ao término de cada réplica. Considerei o recurso dominado quando pelo menos cinco indivíduos de uma das espécies estavam presentes na isca na ausência da outra espécie. Classifiquei os comportamentos de interações em três categorias sendo eles: (1) uso simultâneo do recurso por indivíduos de

ambas as espécies, (2) tentativa de acesso ao recurso por uma das espécies sem sucesso e (3) comportamento agonístico entre as espécies (i.e., mordida e/ou defesa química).

Análises estatísticas

Comparei o número de indivíduos de *Ca. femoratus* e *Cr. levior* sobre as iscas usando análise de variância de dois fatores, sendo os jardins de formigas os blocos, o tipo de isca (i.e., ovo ou groselha) e a espécie de formiga o efeito fixo e o número de indivíduos recrutados ao final do experimento a variável resposta. Transformei os dados em $\log_{10}(x+1)$ para normalização e homogeneização das variâncias. Comparei as iscas dominadas por *Ca. femoratus* e por *Cr. levior* com teste G.

Resultados

A frequência de forrageamento de *Ca. femoratus* e *Cr. parabiatica* sobre as iscas dependeu do tipo de recurso oferecido (isca*espécie $F_{1,78} = 24,77$; $p < 0,0001$). Os indivíduos de *Ca. femoratus* forragearam com maior frequência no recurso alimentar rico em nitrogênio (Figura 1). O número de indivíduos de *Ca. femoratus* na isca com nitrogênio foi, em média, o dobro

que o número de *Cr. levior* (Figura 1). *Cr. levior* e *Ca. femoratus* forragearam em frequência semelhante em iscas com carboidrato, e o número de *Cr. levior* foi semelhante sobre os dois tipos de iscas (Figura 1). Não houve diferença entre o número de indivíduos de *Ca. femoratus* e *Cr. levior* que chegaram primeiro nas iscas com recurso rico em nitrogênio ($G = 1,83$; $n = 17$; 10 ; $gl = 1$; $p = 0,17$) e carboidrato ($G = 0,93$; $n = 16$; 11 ; $gl = 1$; $p = 0,33$). A maior parte das iscas (88,9%) foi dominada por *Ca. femoratus*. A porcentagem de iscas ricas em carboidrato dominadas por uma das espécies foi de 33%, e no número de iscas dominadas por *Camponotus* ($n = 2$) e *Crematogaster* ($n = 7$) foi semelhante.

Observações comportamentais

Em 10 réplicas *Camponotus femoratus* e *Cr. levior* utilizaram simultaneamente o recurso rico em carboidrato sem apresentarem nenhum tipo de comportamento agonístico. Por outro lado, somente em três réplicas as formigas das duas espécies forragearam juntas na isca de recurso rico em nitrogênio.

Observei tentativas de acesso ao recurso sem sucesso, em seis réplicas, apenas nas iscas ricas em nitrogênio.

Quando *Ca. femoratus* chegava primeiro nas iscas com nitrogênio, *Cr. leviior* não conseguia acessar o recurso. Ao forragear, os indivíduos de *Camponotus* posicionavam-se ao redor do ovo cru formando uma barreira física que impedia o acesso de *Crematogaster* ao recurso.

Observei comportamentos agonísticos apenas nas iscas ricas em nitrogênio e em 17 das 27 réplicas. Nas réplicas em que vários indivíduos de *Ca. femoratus* chegaram primeiro na isca com nitrogênio, havia defesa do recurso contra *Cr. leviior*. Quando *Cr. leviior* se aproximava da isca, *Ca. femoratus* apresentava comportamento agonístico, incluindo mordidas e defesa química, repelindo *Cr. leviior*. Em duas

ocasiões dois indivíduos de *Cr. leviior* morreram no confronto entre as espécies. *Crematogaster leviior* também apresentou defesa das iscas com nitrogênio quando chegava primeiro ao recurso, repelindo tanto fisicamente quanto quimicamente *Ca. femoratus*. No entanto, a defesa de *Cr. leviior* só foi efetiva quando poucos indivíduos de *Ca. femoratus* ($n = 2$) tentaram acessar o recurso. À medida que o número de indivíduos de *Ca. femoratus* aumentava as *Cr. leviior* eram expulsas da isca, por agressão e por não conseguirem mais acesso ao recurso. Em apenas duas ocasiões em que *Ca. femoratus* não acessou as iscas de nitrogênio *Cr. leviior* recrutou outros indivíduos e forrageou apenas na isca rica em nitrogênio.

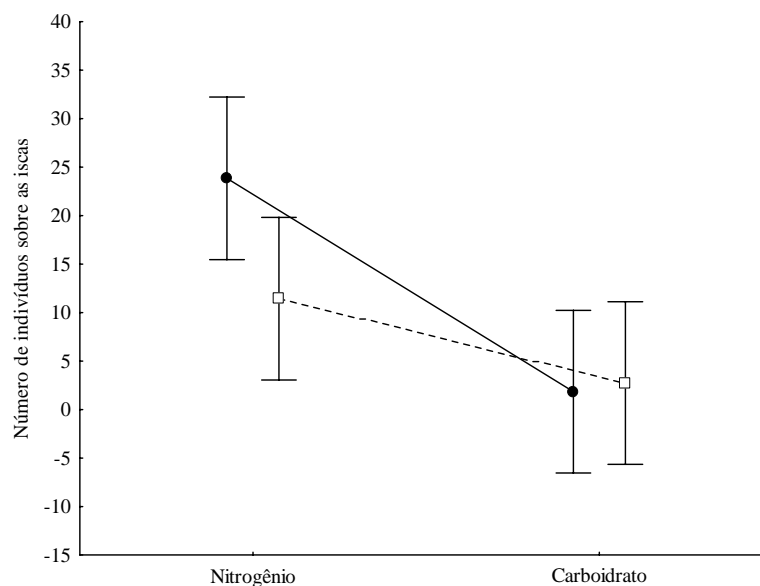


Figura 1. Número de indivíduos de *Camponotus femoratus* (círculos pretos) e *Crematogaster leviior* (quadrados brancos) sobre iscas de recursos alimentares ricos em nitrogênio e ricos em carboidrato.

Discussão

Camponotus femoratus e *Crematogaster levior* exibiram diferenças no uso de recursos alimentares ricos em nitrogênio e carboidratos. *Camponotus femoratus* utilizou preferencialmente os recursos ricos em nitrogênio, reforçando as evidências de que estes organismos sejam limitados por nitrogênio. *Crematogaster levior*, por outro lado, utilizou os recursos com compostos nitrogenados e carboidratos em frequência similar. Todavia, *Cr. levior* forrageou em ambos os tipos de iscas por ser impedida de forragear nas iscas com nitrogênio.

Meus resultados revelam que as operárias de *Cr. levior* e *Ca. femoratus* disputam apenas por recursos que são mais escassos na natureza, havendo tolerância entre os indivíduos de ambas as espécies no uso de recursos mais abundantes. Ainda, não há evidências de que as formigas *Ca. femoratus* sigam as pistas químicas de *Cr. levior* também no solo. Os testes com uso de recursos alimentares por formigas parabióticas foram realizados por meio da adição de iscas em ramos próximos as colônias, e em nenhum dos trabalhos os autores testaram se *Ca. femoratus* seguia pistas de *Cr. levior* até o solo (ver Davidson

1988 e Vantaux *et al.* 2007). Deste modo, é possível que os conflitos pela obtenção de recursos sejam menos frequentes em condições naturais, devido à existência de segregação espacial na obtenção dos recursos uma vez que *Cr. levior* pode forragear no solo e *Ca. femoratus* preferencialmente na vegetação.

Alguns autores sugerem que a associação entre *Ca. femoratus* e *Cr. levior* é mutualística (Wheeler 1921), havendo participação de ambas as espécies na construção do ninho, proteção de *Camponotus* à colônia contra vertebrados, bem como trofolaxia interespecífica (Wheeler 1921, Davidson 1988). Se de fato a trofolaxia interespecífica existir, é possível que os conflitos por recursos fora da colônia sejam mitigados pelo consumo coletivo do alimento dentro do ninho. A busca por alimento nas colônias de formigas é realizada por apenas 10% dos indivíduos e, após a coleta do alimento, as operárias retornam ao ninho e distribuem o alimento aos demais indivíduos (Kaspari & Yanoviak 2001). Se *Ca. femoratus* retornar ao ninho e distribuir o alimento entre os indivíduos independente da espécie, talvez seja vantajoso à colônia que as operárias

desta espécie capturem os alimentos encontrados por *Cr. levior*. Neste contexto, a obtenção de alimento para a colônia como um todo seria mais eficiente uma vez que, *Cr. levior* é mais eficiente em detectar o recurso e *Ca. femoratus* mais eficiente na captura do alimento.

Pode-se concluir que a existência de comportamentos agonísticos nestas espécies depende do tipo de recurso encontrado durante o forrageio. Além disso, o investimento no forrageio de alimentos mais ricos parece ser mais vantajoso para ambas as espécies, mesmo com a existência de disputas. Estudos futuros poderiam investigar se de fato existe segregação espacial na busca por alimento entre as duas espécies. Ainda, seria interessante testar se ocorre trofolaxia interespecífica em *Ca. femoratus* e *Cr. levior*. A existência de tal interação reforçaria a evidência de que a relação entre estas formigas parabióticas é mutualística.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer imensamente aos professores / monitores Paulo Enrique (Rainbow Master), Flávia, Glauco Machado, José Camargo (Zé), Fabrício (Amiguinho) e

Letícia (Lele) pela oportunidade e pelos 30 dias de ensinamentos. À Flávia e ao Fabrício pelas idéias referentes ao projeto final, à Flávia (estagiária) e ao Júnior por terem me ajudado na coleta de dados. Agradeço também aos demais professores, em especial, ao Rafael e ao Jöchen, por serem os professores mais fofos. Um mega agradecimento ao meu anjo que foi super presente durante os 30 dias de curso, aliás, acredito que tenha sido o melhor anjo do EFA-2009!!! Aos novos amigos, por compartilharem os dias incríveis de EFA: saudações ao meu grupo de pelúcia (Marcel, Claudíssima, e Tico (Baiano mais fofo do efa, OOOOXI!)), ao Musgo (nerd querido e super prestativo!!), ao Toshiro Jolie (SempToshiba, e sempre nos grupos!), à Marie (provou que a primeira impressão não é a que fica!! \o/ eeee), ao Du Pacífico (tentei ser um anjo prestativo! Consegui?), à Carol (que me emprestou o título do projeto final!), à Luana (Peixes Tristes...), ao Zezinho (rei da batucada!), ao Lipe (anjo, será?), à Lílian (pãozinho com ovo) ao Caio (da hora, Véééio... deixa eu ver se entendi...), à Mari (odeio o mundo, o universo e tudo o mais), ao Dioguim (também gosto de você rapaz!), ao Guiga (bonitão), à Paty (Selvagem) e à

Carine (Bota Rosa). Enfim, bem feliz por ter conhecido todos vocês, nos comportamos como turma e não como cambada! Agradeço também ao Eduardo e à Dona Eduarda pelo suco de caju nosso de cada dia!!

Referências

- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Oxford: Blackwell Publishing.
- Davidson, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61:153-181.
- Davidson, D.W., J.T. Longino & R.R. Snelling. 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology*, 69:801-808.
- Kaspari, M. & S. P. Yanoviak. 2001. Bait use in tropical litter and canopy ants – evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica*, 33:207-211.
- Kaufmann, E. & U. Maschwitz. 2006. Ant-gardens of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften*, 93: 216-227.
- Longino, J. T. 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151:1-150.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology*, 73:733-746.
- Vantaux, A., A. Dejean, A. Dor & J. Orivel. 2007. Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. *Insectes Sociaux*, 54:95-99
- Wheeler, M.T. 1921. A new case of parabiosis and the “ant garden” of British Guiana. *Ecology*, 3:89-103.
- White, T. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 33: 71-86.
- Yu, D. G. 1994. The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica*, 26:222-226.