



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA



**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais**

**INCÊNDIOS DE ALTA INTENSIDADE E SEUS EFEITOS
SOBRE A COMUNIDADE DE FORMIGAS ARBORÍCOLAS
DO CERRADO**

Thaynah Faria Rosa

2020

Thaynah Faria Rosa

**INCÊNDIOS DE ALTA INTENSIDADE E SEUS EFEITOS
SOBRE A COMUNIDADE DE FORMIGAS ARBORÍCOLAS
DO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2020

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

| | |
|--|---|
| R788 | Rosa, Thaynah Faria, 1995- |
| 2020 | Incêndios de alta intensidade e seus efeitos sobre a comunidade de formigas arborícolas do Cerrado [recurso eletrônico] / Thaynah Faria Rosa. - 2020. |
| <p>Orientador: Heraldo Luis de Vasconcelos. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Modo de acesso: Internet. Disponível em: http://doi.org/10.14393/ufu.di.2020.78 Inclui bibliografia. Inclui ilustrações.</p> | |
| <p>1. Ecologia. I. Vasconcelos, Heraldo Luis de, 1962-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.</p> | |
| CDU: 574 | |

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:
Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074

Thaynah Faria Rosa

**INCÊNDIOS DE ALTA INTENSIDADE E SEUS EFEITOS
SOBRE A COMUNIDADE DE FORMIGAS ARBORÍCOLAS
DO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em: 28/02/2020

Prof. Dr. Ricardo Ildefonso de Campos
Universidade Federal de Viçosa

Profa. Dra. Natália Oliveira Leiner
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos
Universidade Federal de Uberlândia (Orientador)

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
de Recursos Naturais
Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320 Telefone:
(34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

| | | | | |
|------------------------------------|--|-----------------|-------|-----------------------|
| Programa de Pós-Graduação em: | Ecologia e Conservação de Recursos Naturais | | | |
| Defesa de: | Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 298, PPGECRN | | | |
| Data: | vinte e oito de fevereiro de dois mil e vinte | Hora de início: | 14:00 | Hora de encerramento: |
| Matrícula do Discente: | 11812ECR015 | | | |
| Nome do Discente: | Thaynah Faria Rosa | | | |
| Título do Trabalho: | Incêndios de alta intensidade e seus efeitos sobre a comunidade de formigas arborícolas do Cerrado | | | |
| Área de concentração: | Ecologia | | | |
| Linha de pesquisa: | Ecologia de comunidades e ecossistemas | | | |
| Projeto de Pesquisa de vinculação: | Padrões de biodiversidade e processos ecológicos em ecossistemas de Cerrado na região do Triângulo Mineiro e Sudeste de Goiás (sub-bacia do Rio Paranaíba) | | | |

Reuniu-se no Sala 102, Bloco 8C, Campus Umuarama, da Universidade Federal de Uberlândia, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, assim composta: Professores Doutores: Natália Oliveira Leiner - INBIO/UFU; Ricardo Ildefonso de Campos - UFV; Heraldo Luis de Vasconcelos - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Heraldo Luis de Vasconcelos, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato(a), agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(as) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre. O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Natalia Oliveira Leiner, Membro de Comissão**, em 28/02/2020, às 16:16, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ricardo Ildefonso de Campos, Usuário Externo**, em 28/02/2020, às 16:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Heraldo Luis de Vasconcelos, Presidente**, em 28/02/2020, às 16:18, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



[de 8 de outubro de 2015](#).

A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1827276** e o código CRC **9A219486**.

AGRADECIMENTOS

Aos meus familiares pela compreensão, paciência e apoio durante todo o período. Clênia, Gilmar e Jéssika, vocês foram fundamentais para que eu chegasse até aqui.

Ao meu orientador, Dr. Heraldo Vasconcelos, pela orientação, atenção e paciência em ensinar e me acompanhar durante o mestrado. Obrigada por me receber e me ajudar a desenvolver nesse período. Aprendi e aprendo bastante com você.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (LEIS), pela companhia diária e pelas prosas matinais. Em especial, às grandes amigas que fiz, Helen Belan, Jésica Vieira, Karen Neves, Raquel Carvalho e Renata Pacheco. Sem dúvidas, vocês fizeram o processo se tornar mais fácil. Aos amigos Tito, Lino e Jonas pela ajuda em campo, sem vocês eu não conseguiria ter realizado este trabalho.

Ao Flávio Camarota, pioneiro deste trabalho. Obrigada por disponibilizar os dados e pela parceria.

Aos amigos da turma de mestrado, especialmente ao Wesley e à Dayana por estarem sempre presentes. Obrigada por todos os conselhos e companheirismo.

Às minhas amigas de graduação, Isabella Melo e Victória Albernaz pela amizade que se estendeu além da graduação. Obrigada por se manterem presentes mesmo de longe.

Aos membros da banca examinadora pelo aceite do convite.

À Universidade Federal de Uberlândia e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, pela oportunidade de realizar o mestrado.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

ÍNDICE

| | |
|-------------------------------------|------|
| RESUMO..... | viii |
| ABSTRACT | x |
| 1. INTRODUÇÃO..... | 12 |
| 2. MATERIAL E MÉTODOS | 16 |
| Área de estudo | 16 |
| Delineamento amostral | 16 |
| Amostragem de formigas | 17 |
| Análise dos dados | 20 |
| 3. RESULTADOS | 21 |
| 4. DISCUSSÃO | 29 |
| 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 34 |
| ANEXOS | 41 |

RESUMO

Rosa, T F. 2020. Incêndios de alta intensidade e seus efeitos sobre a comunidade de formigas arborícolas do Cerrado. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 49p.

O fogo é um agente de perturbação historicamente importante nas savanas tropicais mantendo a estrutura do habitat e a dinâmica das comunidades nesses ecossistemas. No entanto, em muitas regiões, as mudanças climáticas e mudanças no uso e cobertura da terra têm aumentado a frequência e intensidade do fogo acima de níveis históricos. As formigas são frequentemente utilizadas como organismos modelo para avaliar as consequências do fogo sobre a biodiversidade. Embora a maioria dos estudos indique que a fauna de formigas de solo é resiliente aos efeitos do fogo, relativamente pouco se sabe sobre como as formigas arborícolas (um grupo dominante e altamente diversificado nos trópicos) respondem ao fogo, especialmente os de alta intensidade. Nesse contexto, esse estudo teve como objetivo avaliar em que medida incêndios de alta intensidade afetam a estrutura das comunidades de formigas arborícolas do Cerrado. Foram levantadas as seguintes questões: 1) O fogo afeta a estrutura da comunidade de formigas que forrageia e/ou nidifica em árvores do cerrado? 2) Estes efeitos variam em função da espécie de árvore hospedeira ou de acordo com a altura das chamas que atingiram a árvore? 3) Quais são as espécies de formigas mais afetadas pelo fogo? 4) Há evidências de que os efeitos do fogo são mais pronunciados após dois incêndios consecutivos do que após apenas um? 5) Os efeitos de incêndios severos sobre a comunidade de formigas arborícolas persistem após dois anos? Para responder a essas questões, utilizei um inventário realizado no ano de 2010 em um total de 240 árvores de seis espécies. Oito anos após, amostrai a comunidade de formigas nas mesmas árvores (169 árvores restantes) em uma reserva ecológica que sofreu dois incêndios severos, em 2014 e 2017. Um subconjunto dessas árvores (49 árvores) também foi amostrado em 2013, 2015 e por mim, em 2019. Utilizei esse subconjunto para avaliar eventuais mudanças na estrutura da comunidade de formigas entre os períodos pré-fogo (2010 e 2013) e pós-fogo (2015, 2018 e 2019). Como controle temporal, utilizei um inventário realizado em 2011 em 60 árvores em uma segunda área que não sofreu a ação do fogo durante um período de sete anos e reamostrei 55 destas mesmas árvores em 2018. Registrei um total de 80 espécies de formigas na área queimada e 57 na área controle. Na área queimada houve variação temporal significativa na riqueza de espécies por árvore, enquanto na área controle não. O fogo causou um declínio de cerca de 30% na riqueza de espécies. A resposta ao fogo variou entre os gêneros mais diversos de formigas. Enquanto a riqueza de espécies de *Camponotus* variou pouco entre as amostragens, houve uma severa redução na riqueza de espécies de *Pseudomyrmex* e *Cephalotes* após o fogo. As mudanças na composição de espécies entre 2010 e 2018 foram mais acentuadas na área queimada do que em um período de tempo similar na área controle. A dissimilaridade na composição de espécies na área queimada foi muito menor entre os dois levantamentos pré-fogo do que entre os levantamentos pré e pós-fogo, notadamente em 2018. A magnitude das mudanças tanto na riqueza quanto na composição de espécies foram mais pronunciadas onde as chamas foram mais altas, mas não diferiram entre as espécies de árvores. Entre as espécies de formigas mais comuns na área queimada, 48,6% mostraram mudanças significativas em abundância em comparação com apenas 24% na área controle. As espécies mais afetadas negativamente pelo fogo foram *Cephalotes pusillus*, *Pseudomyrmex gracilis* e *Tapinoma* sp.04, enquanto *Camponotus melanoticus*, *Brachymyrmex* sp.12 e *Solenopsis* sp.01 parecem ter sido favorecidas. No geral, os resultados mostram que incêndios de alta intensidade causam

mudanças significativas na estrutura da comunidade de formigas arborícolas e esses efeitos ainda são evidentes dois anos após o último fogo. Esses incêndios causaram uma redução significativa na riqueza de espécies, sendo que as espécies com hábitos estritamente arborícolas foram as mais prejudicadas. Medidas para mitigar a ocorrência desses incêndios são necessárias pois, devido às mudanças climáticas, os incêndios de alta intensidade estão se tornando cada vez mais comuns em várias regiões do mundo, incluindo aquelas naturalmente propensas e adaptadas ao fogo, como o Cerrado.

Palavras-chave: Formigas arborícolas, efeitos diretos, perturbação, fogo severo, Cerrado

ABSTRACT

Rosa, T F. 2020. High intensity fires and its effects on the arboreal ant community of a Neotropical savanna. MSc. thesis. UFU. Uberlândia-MG. 49p.

Fire is a historically important agent of disturbance in tropical savannas, maintaining habitat structure and community dynamics in these ecosystems. However, in many places, climate change and changes in land use and land cover have increased the frequency and intensity of savanna fires well above historical levels. Ants have been frequently used as model organisms to assess the biodiversity consequences of fire disturbance. Although most studies indicate that the ground-dwelling, savanna ant fauna is resilient to the effects of fire, relatively little is known about how arboreal ants (a dominant and highly diverse group in the tropics) respond to fire, especially those of high-intensity. In this context, we assessed the extent to which high-intensity fires affect the structure of arboreal ant communities in a Neotropical savanna (Cerrado). We asked the following questions: 1) Does fire affect the structure of the ant community foraging and/or nesting on individual trees? 2) Does the effect of fire vary between different species of host-trees, or in relation to the height of the flames that hit the host-tree? 3) Which are the ant species most affected by fire? 4) Is there evidence that the effects of fire are more pronounced after two consecutive rather after a single fire? 5) Are the effects of severe fires persistent over a period of two years? To answer these questions, we sampled the same focal trees ($n = 169$), once in 2010 and once in 2018 in a savanna reserve that suffered two severe burns, one in 2014 and the other in 2017. A subset of these trees (49 trees) were also sampled in 2013, 2015 and 2019 and we used this subset of trees to evaluate the changes in the structure of the ant community between the pre-fire (2010 and 2013) and the post-fire (2015, 2018 and 2019) surveys. As a temporal control, we sampled 55 trees in another reserve, once in 2011 and again in 2018, where the last fire took place in 2006. In total, I recorded 80 species of ants in the burned area and 57 in the unburned one. In the burned area, there was a significant temporal variation in species richness per tree, whereas in the control area there was not. Fire caused a decline in species richness of about 30%. Responses to fire varied among the most diverse ant genera. While the species richness of *Camponotus* varied little among survey years, that of *Pseudomyrmex*, *Cephalotes* declined sharply following the two fire events. Changes in species composition over a period of 7-8 years were much more marked in the burned than in the unburned area. In addition, in the burned area, the dissimilarity in species composition was much smaller between the two pre-fire surveys than between the pre and post-fire surveys, most notably the 2018 survey. The magnitude of the changes in species richness and composition per tree at the burned area did not differ between host-tree species or between trees of different sizes. However, I found a positive relationship between the height of the flames that hit the host-tree and the magnitude of changes in species richness and composition. Among the most frequent species in our sampling, 48.6% showed significant changes in abundance over time in the burned area, as compared to only 25% in the control area. The species most negatively affected by fire were *Cephalotes pusillus*, *Pseudomyrmex gracilis* and *Tapinoma* sp.04, whereas *Camponotus melanoticus*, *Brachymyrmex* sp.12 and *Solenopsis* sp.01 seem to be favored by fire. Overall, our results show that high-intensity fires cause significant changes in the structure of the arboreal ant community and that these effects are still evident two years after the last fire. Ant

species richness declined significantly, with species with strictly arboreal habits being the most affected. Measures to mitigate the occurrence of these fires are necessary since, due to climate change, high-intensity fires are becoming increasingly more common in various regions of the world, including those naturally prone and adapted to fire, such as the Cerrado.

Key-words: Arboreal ant, direct effect, disturbance, high intensity fires, neotropical savanna

INTRODUÇÃO

As perturbações são um dos principais processos ecológicos que alteram a estrutura e função das comunidades, causando variabilidade espacial e temporal na estrutura do habitat (Pickett e White 1985, Cadotte 2007). Uma perturbação afeta diretamente a biodiversidade quando remove a biomassa de uma comunidade (Grime 1977) e indiretamente quando causa alterações na estrutura do habitat e na disponibilidade de recursos (Townsend e Hildrew 1994, Chapin *et al.* 2002). Essas alterações podem resultar na diminuição ou exclusão de algumas espécies, promovendo uma oportunidade para outras espécies se estabelecerem (Sousa 1984, Cadotte 2007). Dessa forma, as perturbações podem promover uma substituição de espécies de plantas e animais ao longo do tempo (Sousa 1984).

O fogo é um agente de perturbação natural historicamente importante em muitos ecossistemas terrestres, especialmente, em savanas tropicais (Bowman *et al.* 2009, Pivello 2011). Nesses ecossistemas, o fogo é responsável por manter sua estrutura e funcionamento (Bond *et al.* 2005), influenciando a distribuição e a dinâmica da vegetação (Beerling e Osborne 2006), os ciclos biogeoquímicos (Bond e Midgley 2012) e o clima local (Bowman *et al.* 2009). Assim, o fogo atua como uma importante força evolutiva para várias espécies da fauna e flora (Beerling e Osborne 2006, Simon e Pennington 2012), resultando em diversas adaptações morfofisiológicas ao fogo (Pilon *et al.* 2018).

O regime do fogo nas savanas é determinado por vários fatores, incluindo condições climáticas, sazonalidade, velocidade e direção do vento, topografia e biomassa de combustível (Cochrane e Ryan 2009). Entretanto, nas últimas décadas, as mudanças climáticas e as mudanças no uso e cobertura da terra para atividades agrícolas estão modificando a frequência e intensidade do fogo em muitas regiões do mundo (Archibald 2016). O aumento da temperatura, a intensificação das secas e os ventos fortes propiciam a ocorrência de incêndios em maior frequência e intensidade (Pausas e Keeley 2009, Enright *et al.* 2015).

O Cerrado é a savana tropical com maior biodiversidade do mundo (Klink e Machado 2005), cobrindo originalmente uma área de 2 milhões de km², cerca de 25% do território brasileiro (Ratter *et al.* 1997). Atualmente, é um dos biomas mais ameaçados da América do Sul, restando apenas 41% da vegetação nativa, sendo que apenas 7% da cobertura original encontra-se sob proteção legal (Soares-Filho *et al.* 2014). O fogo faz parte da história evolutiva do cerrado e juntamente com a sazonalidade de chuvas e tipos de solo determina a estrutura da vegetação (Pivello 2011). As plantas nativas do Cerrado foram evolutivamente selecionadas para ter capacidade de sobreviver à passagem do fogo. Entre as características adaptativas ao fogo, a vegetação apresenta caules com cascas espessas e isolantes que a

protege contra altas temperaturas (Hoffmann *et al.* 2012) e sistemas subterrâneos amplos que permitem a maior disponibilidade de reservas para a rebrota após a passagem do fogo (Coutinho 1990), garantindo uma rápida resposta reprodutiva (Miranda *et al.* 2002, Simon *et al.* 2009, Pivello 2011).

Os incêndios naturais ocorrem devido às descargas elétricas nas transições entre a estação chuvosa e a seca, em uma frequência de 1 a 9 anos, enquanto incêndios de origem antrópica ocorrem geralmente na estação seca em um intervalo de 1 a 3 anos (Coutinho 1990, Medeiros e Fieldler 2003). Geralmente, os incêndios naturais tendem a ser menos severos que os incêndios antrópicos, uma vez que sua propagação é inibida pelo maior teor de umidade do solo e da vegetação (Ramos-Neto e Pivello 2000, Hoffmann *et al.* 2012). Em contraste, os incêndios antrópicos podem atingir grandes proporções por ocorrerem em períodos em que há alta quantidade de biomassa combustível e por se espalharem rapidamente (Pivello 2011).

Assim como nas outras savanas do mundo, o regime natural de fogo no Cerrado está sendo severamente alterado (Araujo *et al.* 2012). O aumento da extensão e frequência de ocorrência dos incêndios é causado principalmente pelo uso indiscriminado do fogo na agricultura (Klink e Machado 2005). Essas queimadas consecutivas, em intervalos próximos a dois anos, podem afetar negativamente a biodiversidade com redução da biomassa da vegetação arbórea, aumento da biomassa de gramíneas e invasão de espécies exóticas (Sato *et al.* 2003). Cerca de 73% da área queimada no Brasil entre 2002 e 2010 está localizada no Cerrado (Araujo *et al.* 2012). Do total de focos de queimadas em 2019, o Cerrado foi o segundo bioma mais afetado, ficando atrás apenas da Amazônia (INPE 2019).

Vários estudos avaliaram os efeitos do fogo sobre a estrutura das comunidades do Cerrado (Coutinho 1990). Nas plantas, esses efeitos variam entre espécies, idade, altura, diâmetro e vigor das plantas (Gill 1995). Geralmente, os danos são menores em indivíduos que apresentam maior altura, maior diâmetro de caule e casca mais espessa (Hoffmann *et al.* 2003). Além das influências na vegetação, alguns grupos da fauna também foram estudados, incluindo mamíferos (Prada 2001, Camargo *et al.* 2018), aves (Cavalcanti e Alves 1997), répteis (Costa *et al.* 2013) e formigas (Morais e Benson 1988, Frizzo *et al.* 2012, Maravalhas e Vasconcelos 2014, Andersen *et al.* 2014, Anjos *et al.* 2017). Em geral, os estudos mostram que o efeito do fogo sobre a fauna depende das características do incêndio (como a intensidade do fogo) e da sensibilidade de cada espécie, o que pode refletir na comunidade diminuindo, aumentando ou mantendo a mesma riqueza local após o distúrbio (Frizzo *et al.* 2011). Alguns estudos mostram que a fauna das savanas é resiliente ao fogo (Prada 2001, Frizzo *et al.* 2012), exceto sob regimes extremos de fogo (Andersen *et al.* 2012).

As formigas representam um dos grupos dominantes nas savanas tropicais, sendo um dos grupos mais diversos e abundantes nos ecossistemas terrestres (Andersen e Lonsdale 1990). Desempenham diversas funções nos ecossistemas, entre as quais estruturam as comunidades de invertebrados (Hölldobler e Wilson 1990), atua na ciclagem de nutrientes (Silva e Brandão 1999) e/ou dispersão de sementes (Levey e Byrne 1993, Moutinho *et al.* 1993). Além de suas funções ecológicas, são organismos sensíveis às variações da estrutura da paisagem (Ribas *et al.* 2003, Vasconcelos *et al.* 2008), sendo frequentemente utilizadas como organismos modelo em estudos de respostas ao fogo (Farji-Brener *et al.* 2002, Parr *et al.* 2004, Andersen *et al.* 2009, Philpott *et al.* 2010, Frizzo *et al.* 2012, Maravalhas e Vasconcelos 2014, Andersen *et al.* 2014, Vasconcelos *et al.* 2018).

As respostas das formigas ao fogo podem variar de acordo com o tipo de habitat em que elas forrageiam e/ou nidificam. Essas respostas podem ser diretas, através da mortalidade das colônias e redução dos locais de nidificação (Morais e Benson 1988) e/ou indiretas relacionadas principalmente ao grau de modificação da estrutura do habitat causado pelo fogo (Maravalhas e Vasconcelos 2014, Vasconcelos *et al.* 2018, Andersen 2018). Alguns estudos sugerem que as assembleias de formigas nas savanas são resilientes às queimadas (Parr *et al.* 2004, Andersen *et al.* 2014). Isto porque, a maioria destes estudos foram realizados nas savanas africanas e australianas, onde se sabe que a fauna de formigas é predominantemente de solo e são protegidas pelos efeitos diretos do fogo, uma vez que a partir de 5 cm de profundidade no solo o aumento da temperatura devido ao fogo é normalmente pequeno (Miranda *et al.* 1993).

O Cerrado, em contraste, possui uma fauna de formigas arborícolas altamente diversa e especializada (Ribas *et al.* 2003, Vasconcelos *et al.* 2008) que apresentam hábitos de nidificação variados (Morais e Benson 1988). Diferentes espécies utilizam diferentes locais nas plantas para construção de seus ninhos, incluindo troncos e galhos ocos (vivos ou mortos), ou ainda, cavidades sob a casca (Morais e Benson 1988). O fogo pode destruir diretamente esses ninhos (Morais e Benson 1988), diminuindo a disponibilidade de locais de nidificação e assim, potencialmente, levar a uma perda de diversidade (Philpott e Foster 2005, Friedrich e Philpott 2009). Relativamente poucos estudos avaliaram os efeitos do fogo sobre a comunidade de formigas arborícolas (Vasconcelos *et al.* 2018) e, em alguns casos estes apresentaram resultados contrastantes. Por exemplo, Morais e Benson (1988) demonstraram que o fogo causa alta mortalidade de colônias de formigas arborícolas, causando uma redução na riqueza de espécies que se manteve um ano e meio após o incêndio. Já Frizzo *et al.* (2012) observaram que os efeitos negativos sobre a riqueza de espécies desaparecem poucos meses

após o fogo, enquanto Maravalhas e Vasconcelos (2014) não encontraram mudanças significativas na riqueza de espécies de formigas arborícolas entre diferentes regimes de fogo. Essas idiossincrasias podem estar relacionadas às características de cada incêndio (e.g., sazonalidade, frequência, intensidade, extensão da área afetada) como também com as características da própria vegetação (*i.e.*, sua estrutura e composição). Por exemplo, é possível que o efeito do fogo sobre as formigas arborícolas varie de acordo com características da árvore hospedeira, tais como a espessura da casca (já que esta pode funcionar como um isolante térmico; Catry *et al.* 2010) e a altura da árvore. Árvores mais altas apresentam maiores chances de sobrevivência e/ou são comparativamente menos afetadas pelo fogo que aquelas mais baixas (Catry *et al.* 2010), que comumente estão sujeitas ao “*topkill*”, que consiste na morte da copa, mas não da árvore em si (Higgins, Bond e Trollope 2000). Entretanto, mesmo árvores altas podem ter sua copa afetada, uma vez que quanto maior a intensidade do fogo maior a altura das chamas (Govender 2006).

Não foi possível encontrar estudos que tenham avaliado os efeitos do fogo sobre formigas associadas a árvores com diferentes características, especificamente de espécies diferentes ou de diferentes tamanhos. Da mesma forma, embora haja evidências de que a extensão da área queimada tenha influência sobre a composição de formigas arborícolas (Sensenig *et al.* 2017), ainda pouco sabemos sobre a resposta destas formigas a incêndios frequentes e severos (Maravalhas e Vasconcelos 2014), especialmente considerando que estes tipos de eventos estão se tornando mais comuns em função das mudanças do clima (Wotton *et al.* 2017).

Nesse sentido, este estudo teve como objetivo geral avaliar se incêndios de alta intensidade afetam a estrutura das comunidades de formigas arborícolas do cerrado. Mais especificamente foram levantadas as seguintes questões: 1) O fogo afeta a estrutura da comunidade de formigas que forrageia e/ou nidifica em árvores do cerrado? 2) Estes efeitos variam em função da espécie de árvore hospedeira e de acordo com a altura das chamas que atingiram a árvore? 3) Quais são as espécies de formigas mais afetadas pelo fogo? 4) Há evidências de que os efeitos do fogo tornam-se mais pronunciados após dois incêndios consecutivos do que após apenas um? 5) Os efeitos de incêndios severos sobre a comunidade de formigas arborícolas persistem após dois anos?

Para responder a essas questões, amostramos as mesmas árvores ao longo de um período de nove anos em uma reserva ecológica que sofreu dois incêndios severos, em 2014 e 2017, os quais queimaram mais de 90% da área da reserva e quase 100% da vegetação

savântica. Como controle temporal utilizamos dados obtidos em uma segunda reserva que não sofreu a ação do fogo durante o período amostral (sete anos).

MATERIAL E METÓDOS

Áreas de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Panga (REP), em Uberlândia, Minas Gerais ($19^{\circ}10'S$ e $48^{\circ}23' O$), que tem uma área total de 409 hectares (ha), e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN) que tem 12.159 ha e está localizado no Sudoeste de Goiás, entre os municípios de Caldas Novas e Rio Quente ($17^{\circ}48'S$, $48^{\circ}41' O$). Estas duas áreas de estudo são caracterizadas por um clima tropical com duas estações bem definidas: um inverno seco (maio a setembro) e um verão chuvoso (outubro a abril). Na REP, a temperatura e a precipitação média anual são de $22^{\circ} C$ e de 1.650 mm, respectivamente, enquanto a região do PESCAN tem temperatura média de $23^{\circ}C$ e precipitação de 1.500 mm. As coletas de formigas arborícolas foram realizadas em área de cerrado sentido restrito que é o tipo de vegetação predominante tanto na REP quanto no PESCAN. Na REP este tipo de vegetação foi totalmente queimado em Outubro de 2014 e em Setembro de 2017 (Figura 1). Os dois incêndios foram tão severos que além da queima da vegetação savântica, queimaram pela primeira vez a área florestal. O incêndio de 2014 queimou toda a fitofisionomia do *cerradão*, enquanto o de 2017 adentrou até a mata de galeria da REP. No PESCAN não há registro de incêndios em nossa área de estudo no período entre as coletas (2011 a 2018).

Delineamento amostral

A fauna de formigas arborícolas foi amostrada na REP e PESCAN pela primeira vez em 2010 e 2011, respectivamente, como parte de outros estudos (Camarota *et al.* 2015, Vasconcelos *et al.* 2018). Na REP, Camarota *et al.* (2015) amostraram 240 árvores de quatro classes de tamanho pertencentes a seis espécies: *Caryocar brasiliense* Cambess. (Caryocaraceae), *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae), *Stryphnodendron polypyllum* Mart. (Fabaceae), *Tachigali aurea* (Tul.) (Caesalpiniaceae), *Machaerium opacum* Vogel (Fabaceae) e *Kielmeyeria coriacea* Mart. e Zucc. (Clusiaceae) entre Junho-Julho de 2010. Oito anos após, em 2018, re-amostrrei 169 destas 240 árvores (as restantes estavam mortas) e utilizei este conjunto de dados para avaliar se eventuais diferenças temporais na riqueza e composição de espécies de formigas dependiam da espécie de árvore hospedeira, ou da intensidade do fogo (medida indiretamente com base na altura das chamas que atingiram o tronco da árvore; também conhecida como linha de fogo).

Metade das árvores amostradas por Camarota *et al.* (2015) em 2010, (120 árvores no total pertencentes as espécies *C. braliense*, *Q. grandiflora* e *S. polyphyllum*), também foram re-amostradas em 2013 e em 2015 (Camarota e Vasconcelos, dados não publicados) e assim utilizei estes dados, assim como dados coletados por mim em 2018 e 2019 para avaliar eventuais mudanças na estrutura da comunidade de formigas entre os períodos pré-fogo (antes de 2014) e pós-fogo, assim como após os diferentes eventos de fogo (em 2014 e 2017). Em função da alta mortalidade, principalmente entre os indivíduos de *S. polyphyllum*, apenas 49 árvores foram amostradas em todos os cinco períodos amostrais (2010, 2013, 2015, 2018 e 2019).

Como eventuais variações temporais na comunidade de formigas da REP poderiam estar relacionadas a fatores que não aos incêndios ocorridos em 2014 e 2017, utilizei os dados obtidos no PESCAN como um controle. A fauna de formigas de 60 árvores (pertencentes a 22 espécies) do PESCAN foi amostrada no final da estação seca de 2011 como parte de outro estudo (Vasconcelos *et al.* 2018). Destas, 55 ainda estavam vivas quando foram por mim re-amostradas em 2018.

Amostragem de formigas

Sempre que possível procurei conduzir as coletas aproximadamente na mesma época do ano, mas devido a questões logísticas estas não puderam ocorrer sempre no mesmo mês, ocorrendo entre agosto e novembro. NA REP sempre foi utilizado o mesmo protocolo da primeira amostragem (Camarota *et al.* 2015). Em cada árvore foram colocadas armadilhas do tipo *pitfall*, sendo que o número de armadilhas por árvore variou entre 4 e 10 dependendo do tamanho da árvore. As plantas foram divididas em quatro classes, de acordo com o diâmetro a 10 cm do solo, em: pequenas (16cm-46,5cm), médias (47cm-65cm), grandes (66,3cm-81,8cm) e muito-grandes (82,7cm-114 cm) (Camarota *et al.* 2015). As consideradas pequenas tiveram 4 armadilhas, as médias 6, as grandes 8 e as muito-grandes 10. Este tratamento foi utilizado para balancear o esforço amostral em cada árvore, sendo a quantidade de armadilhas relacionada ao tamanho da árvore. Em cada árvore, metade das armadilhas conteve uma solução rica em carboidratos (mel diluído 1:7 em água) e a outra metade uma solução rica em nitrogênio (urina humana diluída 1:2 em água). Cada armadilha foi constituída de um pequeno copo plástico (80 ml), amarrado com arame a um ramo da árvore, de forma a deixar a abertura aproximadamente na horizontal (Figura 2). A quantidade de líquidos foi de geralmente um quarto do volume de cada copo (ou seja, 20 ml), sendo adicionada uma pequena quantidade de detergente para quebrar a tensão superficial da água. As armadilhas

foram colocadas durante a manhã e coletadas 48 horas depois, a fim de amostrar tanto espécies diurnas quanto noturnas. O conteúdo das armadilhas foi mantido em álcool e levado ao laboratório para triagem, contagem e identificação das formigas em espécies ou morfoespécies.

No PESCAN utilizei o mesmo protocolo descrito por Vasconcelos *et al.* (2018) que foi o protocolo utilizado para a amostragem de 60 árvores (pertencentes a 22 espécies) em 2011. Destas, 55 ainda estavam vivas quando reamostrei em 2018 (Figura 3). Foram estabelecidos três transectos, distante ao menos 1 km entre si. Os transectos eram lineares, com um comprimento total de aproximadamente 380 m. Ao longo de cada transecto, foram amostradas 20 árvores (> 3 m de altura) distantes 20 m entre si. Em cada árvore foram instaladas quatro armadilhas *pitfall* (250ml) preenchidas até um terço de seu volume com uma solução de urina diluída em água (1:2). As armadilhas ficaram em operação por 48 h. Após este período, as armadilhas foram recolhidas e o seu conteúdo foi mantido em álcool e levado ao laboratório para triagem, contagem e identificação das formigas em espécies e morfoespécies.

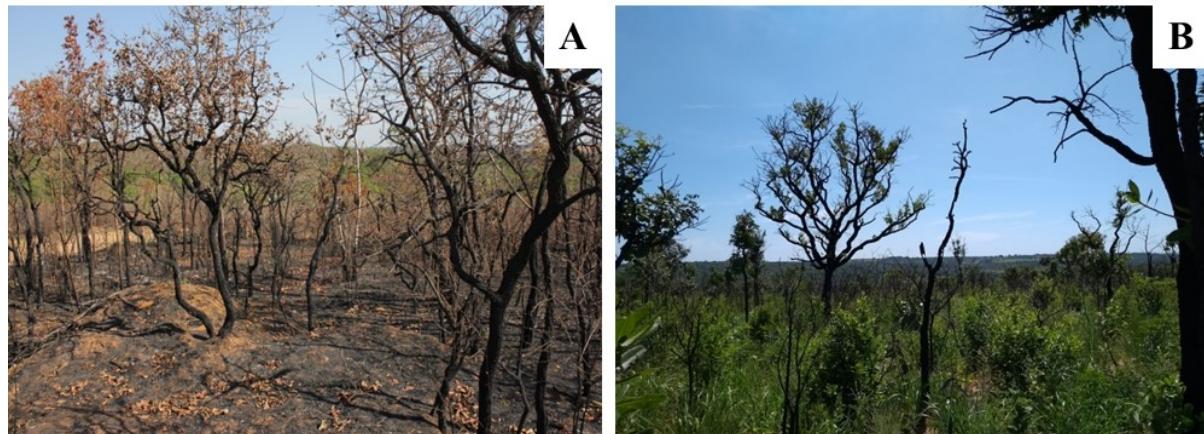


Figura 1. Área da REP (A) 15 dias após o incêndio de 2017 e (B) seis meses após o incêndio.



Figura 2. Método de amostragem utilizando armadilhas do tipo *pitfall* com iscas de urina.

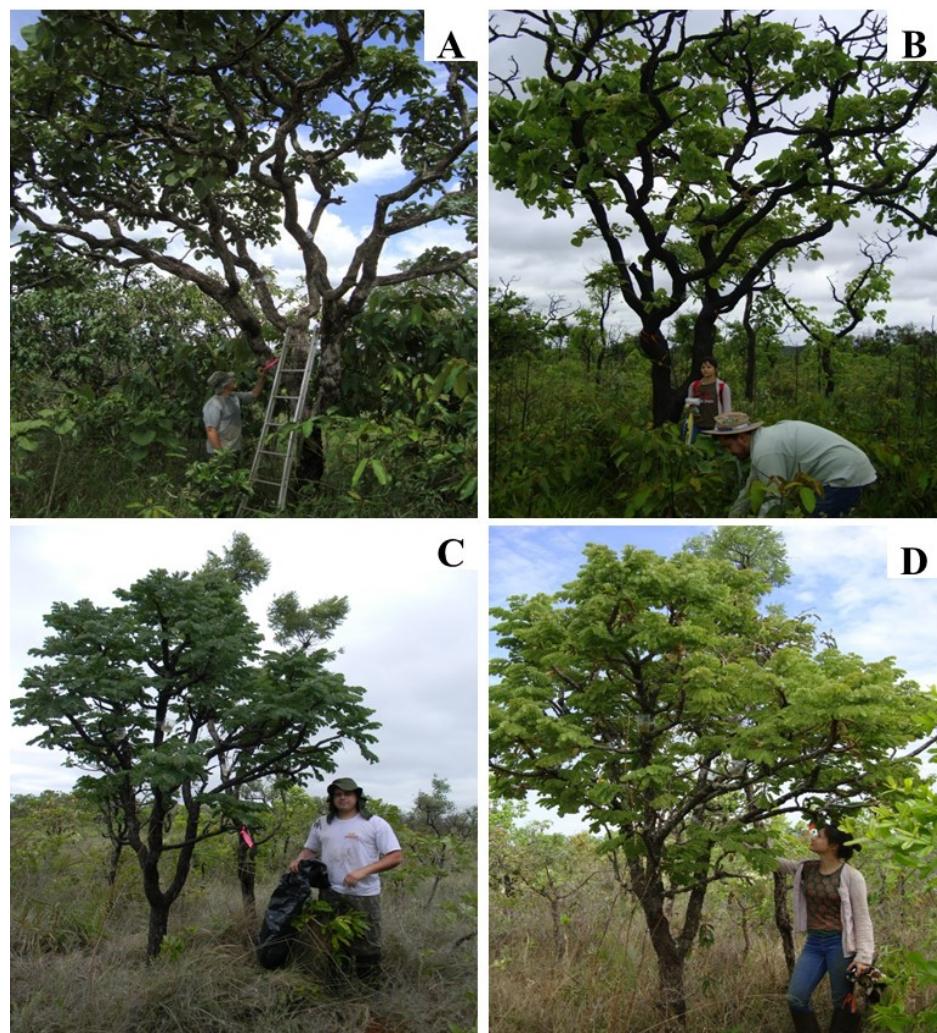


Figura 3. Árvore de *Caryocar brasiliense* amostrada na REP (A) antes do fogo e (B) após o fogo. Árvore de *Stryphnodendron adstringens* amostrada na área controle (PESCAN) (C) em 2011 e (D) em 2018.

Análise dos dados

Para comparar a riqueza de espécies na escala da reserva (*i.e.* combinando dados de todas as árvores amostradas em cada reserva), antes (2010) e após (2018) o fogo na REP, e entre as duas amostragens (2011 e 2018) na área controle, foram feitas curvas de acumulação de espécies usando o método MaoTau (Colwell 2009). Utilizei curvas com intervalo de confiança (IC 95%) para verificar se a riqueza diferia estatisticamente entre as duas amostragens. As curvas e seus respectivos intervalos de confiança (IC 95%) foram geradas usando o software EstimateS 9.1.0 (Colwell 2009).

Utilizei um teste *t* para determinar se haviam diferenças no número de espécies por árvore entre as reservas com relação à magnitude das mudanças temporais. A magnitude da mudança na riqueza de espécies foi calculada usando-se o “logaritmo da razão da resposta” (*log of the response ratio*; Rosumek *et al.* 2009) através da fórmula: $\log (\text{sp_T2}/\text{sp_T1})$, onde *log* é o logaritmo na base 10, sp_T2 é o número de espécies em 2018 e sp_T1 o número de espécies em 2010 (na REP) ou 2011 (no PESCAN). Esta métrica descreve a mudança proporcional na riqueza de espécies entre o primeiro e o segundo ano de amostragem. Valores negativos do logaritmo da razão da resposta indicam que houve um decréscimo na riqueza de espécies com o tempo, enquanto valores positivos indicam um aumento na riqueza.

As diferenças temporais no número de espécies por árvore foram também avaliadas considerando apenas o subconjunto de 49 árvores amostradas na REP em cinco diferentes anos. Para isto, construí quatro modelos lineares generalizados, um deles levando em conta as espécies de todos os gêneros e outros três considerando a riqueza de espécies de cada um dos gêneros mais diversos na área de estudo (que foram *Camponotus*, *Cephalotes* e *Pseudomyrmex*). Assim, a variável preditora foram os diferentes anos e a variável resposta a riqueza de espécies. Utilizei a distribuição Quasi-Poisson e a função de ligação *log-link function* para todos os modelos descritos acima, uma vez que a distribuição Quasi-Poisson teve a melhor adequação da distribuição de erros. Utilizei o teste de Tukey para comparações par a par *a posteriori* utilizando o pacote *emmeans*.

Para avaliar se a magnitude das mudanças na riqueza de espécies de formigas entre 2010 e 2018 na REP (calculada pelo logaritmo da razão da resposta) variou entre espécies de árvores ou em função da altura das chamas (“linha de fogo”) fiz um modelo linear com distribuição Gaussiana, utilizando as espécies de árvores e altura das chamas como variáveis preditoras e magnitude das mudanças na riqueza como variável resposta. As análises foram feitas utilizando o software R, versão 3.6.1.

Avaliei as mudanças temporais na composição de espécies na escala de reservas (*i.e.* combinando dados de todas as árvores amostradas em cada reserva), calculando o índice de Bray-Curtis levando em conta a abundância (número de árvores em que a espécie estava presente) de cada espécie em cada ano. Os dados de abundância foram transformados em $\text{Log}_{10} (x + 1)$ de forma a minimizar o peso das espécies mais abundantes. Foram feitas comparações par a par da dissimilaridade entre todos os pares de anos possíveis.

Usei o índice de Sørensen, considerando as espécies encontradas em 2010 e 2018, para calcular a dissimilaridade na composição de espécies em cada árvore. Para determinar se haviam diferenças na composição de espécies (na escala de árvores individuais) entre os cinco anos de amostragem na REP (pré-fogo em 2010 e 2013 e pós-fogo em 2015, 2018 e 2019) fiz uma Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA) usando o software Primer 6.0. E, para avaliar os efeitos da espécie de árvore e da altura das chamas (variáveis preditoras) sobre a dissimilaridade na composição de espécies (variável resposta) utilizei um modelo linear.

Utilizei o teste de qui-quadrado (χ^2) para determinar quais espécies de formigas eventualmente aumentaram ou diminuíram entre os períodos amostrais. Para isto comparei o número total de árvores em que uma dada espécie ocorreu entre duas amostragens subsequentes. Isto foi feito para todas as espécies cuja abundância nos dois anos somados foi igual ou superior a 10. Para as espécies com abundância entre 6 e 9 (cuja abundância esperada em cada ano é menor do que 5) foi utilizado o teste chi-quadrado por permutação de Monte Carlo (baseado no valor de *p* simulado em 999 vezes). Para as demais espécies não foi possível aplicar qualquer teste já que para estas o resultado sempre é não significativo, independente da abundância observada em cada ano.

RESULTADOS

Riqueza de espécies

O total de espécies registrado na REP diminuiu 10,5% entre 2010 e 2018. Em 2010, foram registradas 67 espécies de formigas (de 18 gêneros) em 169 árvores enquanto em 2018, nas mesmas árvores, foram encontradas 60 espécies (de 19 gêneros; Figura 4a; Tabela S1). Os gêneros mais diversos foram *Camponotus* (com 16 espécies em 2010 e 2018), *Cephalotes* (15 e 11 espécies) e *Pseudomyrmex* (12 e 07 espécies). Na área controle, registramos 45 espécies (de 17 gêneros) em 55 árvores em 2011, e 47 em 2018 (de 18 gêneros; Figura 4b; Tabela S1). Os gêneros mais diversos também foram *Camponotus* (com 17 espécies em 2011 e 13 em 2018), *Cephalotes* (10 espécies em ambos os anos) e *Pseudomyrmex* (07 e 05 espécies).

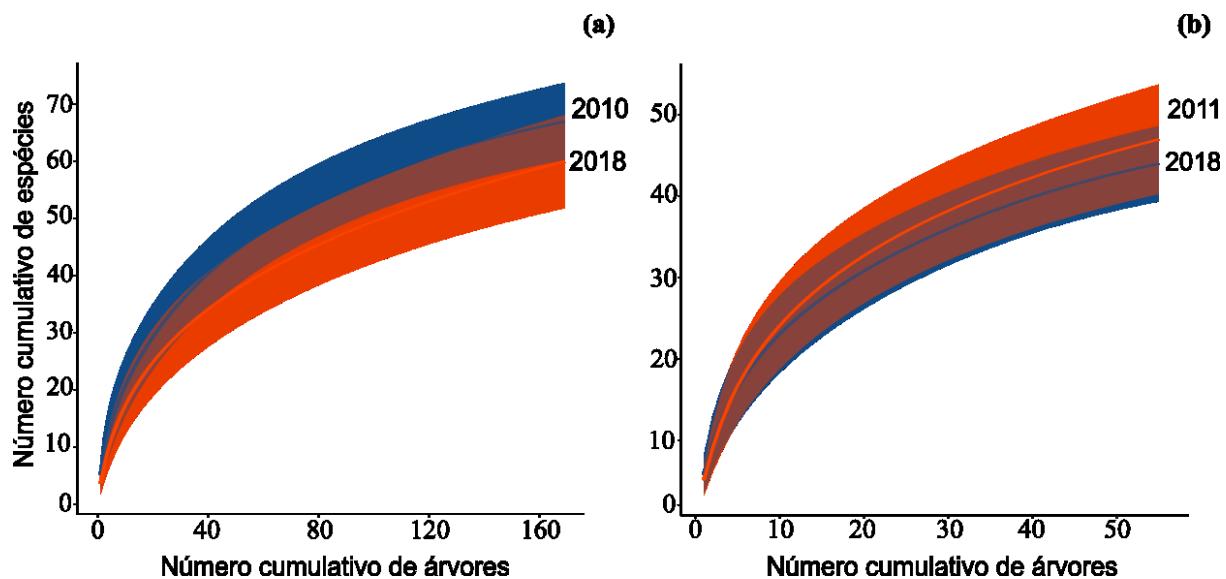


Figura 4. Curvas de acumulação de espécies (com intervalos de confiança de 95%) comparando a riqueza de espécies arborícolas entre 2010 e 2018 na (a) REP e entre 2011 e 2018 na (b) área controle (PESCAN).

A magnitude das mudanças temporais na riqueza de espécies por árvore (*i.e.*, o logaritmo da razão da resposta) foi em média significativamente maior na REP do que no PESCAN ($t = 2,78$, $gl = 222$, $P = 0,006$; Figura 5). Além disso, o valor médio do logaritmo da razão da resposta observado no PESCAN não diferiu de zero, enquanto na REP sim, indicando que apenas nesta última as mudanças temporais na riqueza de espécies foram significativas (Figura 5). Na REP registrei $5,18 \pm 2,0$ espécies (média \pm DP) em 2010 e $3,63 \pm 1,62$ em 2018. No PESCAN foram $5,76 \pm 2,17$ espécies em 2011 e $5,11 \pm 1,72$ em 2018.

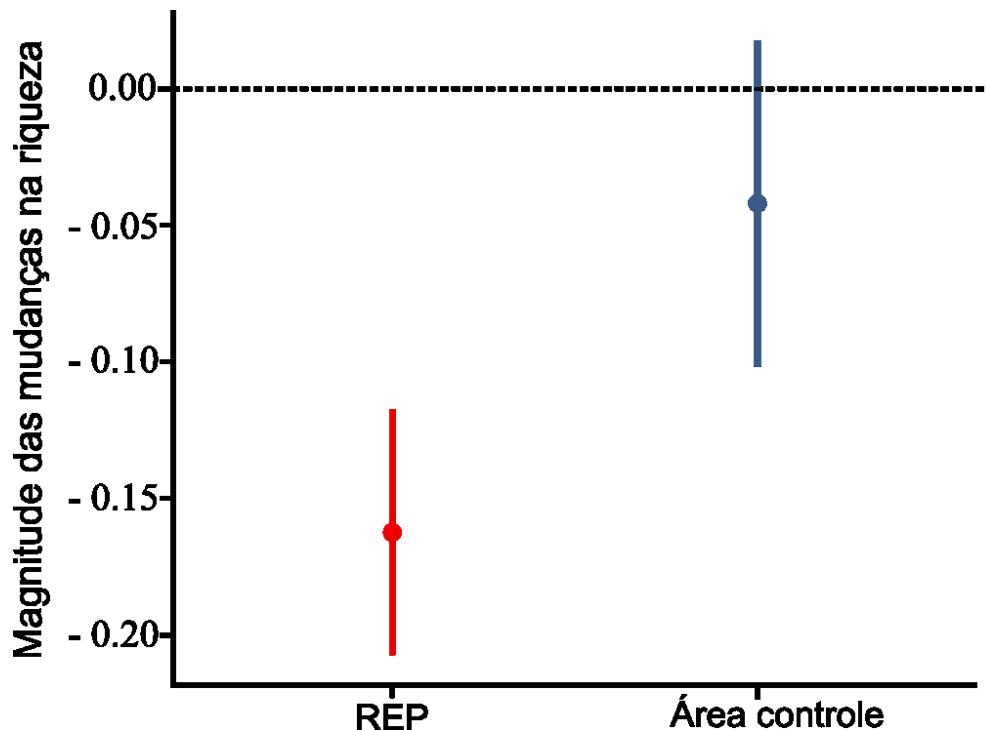


Figura 5. Magnitude das mudanças na riqueza de espécies (\log_{10} sp_T2/sp_T1) de formigas na escala de árvores individuais na REP (n = 169 árvores) e na área controle (n = 55 árvores). Os valores representam a média e o intervalo de confiança de 95%.

O marcado declínio na riqueza de espécies na REP esteve associado à ocorrência dos incêndios, pois o número médio de espécies registradas em cada um dos dois levantamentos pré-fogo (em 2010 e 2013) foi significativamente maior do que o registrado nos três levantamentos pós-fogo (2015, 2018 e 2019) (GLM: $F_{4,240} = 24,38$, $p < 0,001$; Figura 6). A resposta ao fogo variou entre os gêneros de formigas. Para *Camponotus* foram detectadas diferenças significativas no número de espécies por árvore apenas entre os levantamentos de 2013 e 2015 (GLM: $F_{4,240} = 3,66$, $p = 0,006$; Figura 6). Já a riqueza de espécies de *Pseudomyrmex* (GLM: $F_{4,240} = 39,0$, $p < 0,001$) e *Cephalotes* (GLM: $F_{4,240} = 11,05$, $p < 0,001$) foi menor nos levantamentos pós-fogo do que nos levantamentos pré-fogo (Figura 6). Essa redução na riqueza de espécies de *Pseudomyrmex* e *Cephalotes* foi mais pronunciada no levantamento de 2018 após os dois incêndios consecutivos do que no levantamento de 2015 após um único incêndio (Figura 6).

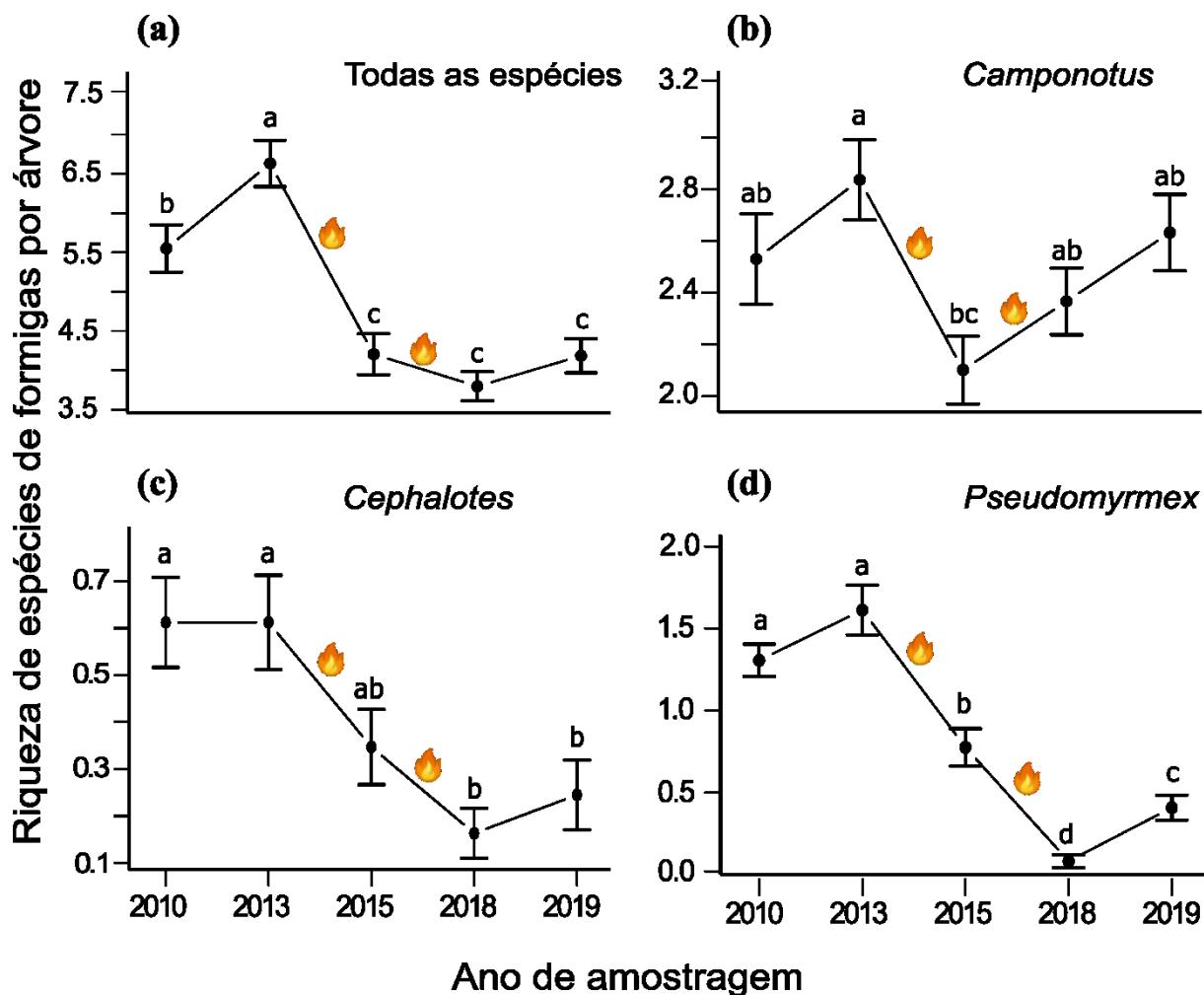


Figura 6. Variação no número de espécies de formigas por árvore na REP ao longo dos cinco anos de amostragem (pré-fogo: 2010 e 2013, pós-fogo: 2015, 2018 e 2019) ($n = 49$ árvores em cada ano). a) Todas as espécies, b) apenas as espécies do gênero *Camponotus*, c) espécies de *Cephalotes*, d) espécies de *Pseudomyrmex*. Valores representam as médias \pm intervalos de confiança de 95%.

A magnitude das mudanças na riqueza de espécies por árvore na REP não diferiu entre as espécies arbóreas ($F_{4,152} = 1,92$, $p = 0,111$; Figura S1), porém esteve relacionada à altura das chamas ($F_{1,152} = 10,81$, $p = 0,001$; Figura 7). As mudanças na riqueza de espécies foram mais pronunciadas onde as chamas foram mais altas (Figura 7), sendo que não houve interação entre os fatores espécie de árvore e altura das chamas ($F_{4,152} = 2,14$, $p = 0,078$).

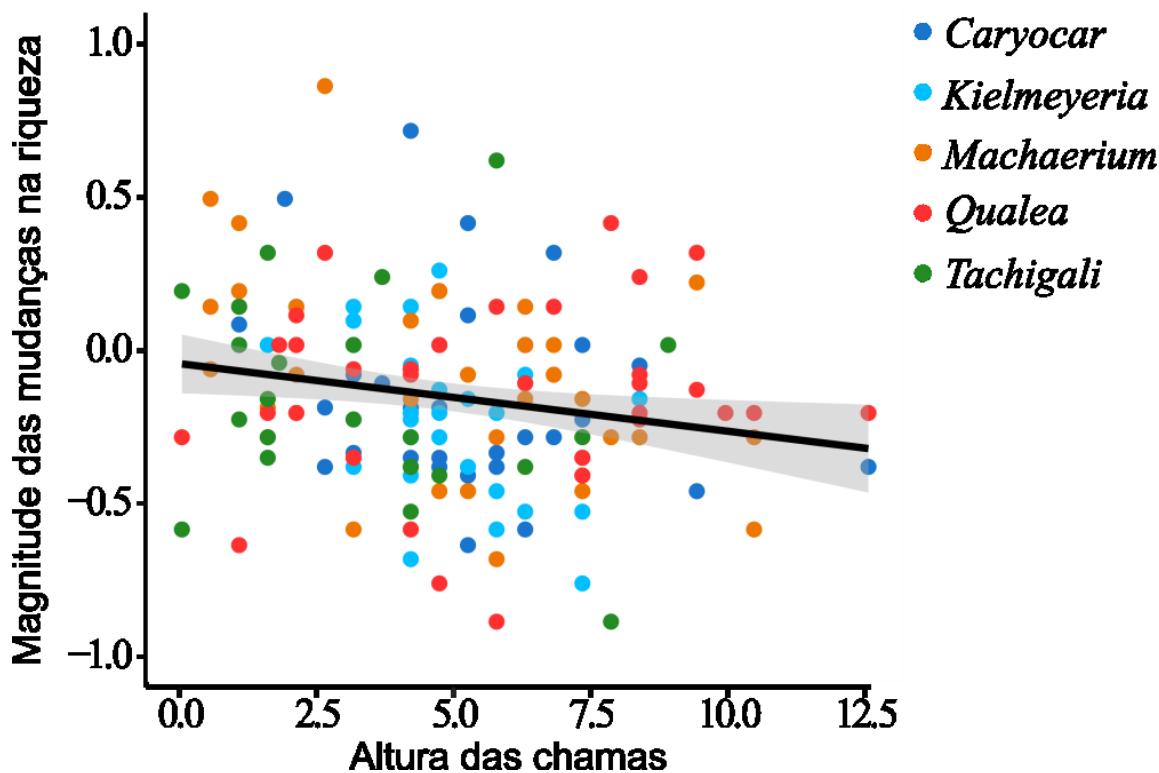


Figura 7. Relação entre a altura das chamas e magnitude das mudanças na riqueza de espécies de formigas ($\log_{10} \text{sp_T2}/\text{sp_T1}$) em 169 árvores de cinco espécies amostradas na REP em 2010 (pré-fogo) e em 2018 (pós-fogo).

Composição de espécies

Na escala de reserva (*i.e.*, considerando-se todas as árvores amostradas) as diferenças na composição de espécies na REP entre 2010 e 2018 foram mais acentuadas do que as diferenças observadas na área controle durante um período de tempo similar (Figura 8). Além disso, a dissimilaridade na composição de espécies na REP foi muito menor entre os dois levantamentos pré-fogo (2010 e 2013) do que entre os levantamentos pré e pós-fogo, especialmente aquele realizado após o incêndio de 2017 (Figura 8).

Resultados similares foram observados na escala de árvores individuais. A composição de espécies não diferiu significativamente entre os dois levantamentos prévios ao fogo (Tabela 1). Entretanto, houve diferenças na composição de espécies entre os levantamentos pré e pós-fogo, assim como entre os levantamentos pós-fogo de 2015 em relação a 2018 (Tabela 1; Figura S2). Além disso, detectei um efeito marginalmente significativo da altura das chamas sobre a dissimilaridade na composição de espécies de formigas entre 2010 e 2018 ($F_{1,152} = 3,92$, $p = 0,049$; Figura 9), mas não um efeito da espécie de árvore ($F_{4,152} = 0,21$, $p = 0,934$) e nem interação entre esses fatores ($F_{4,152} = 0,28$, $p = 0,890$).

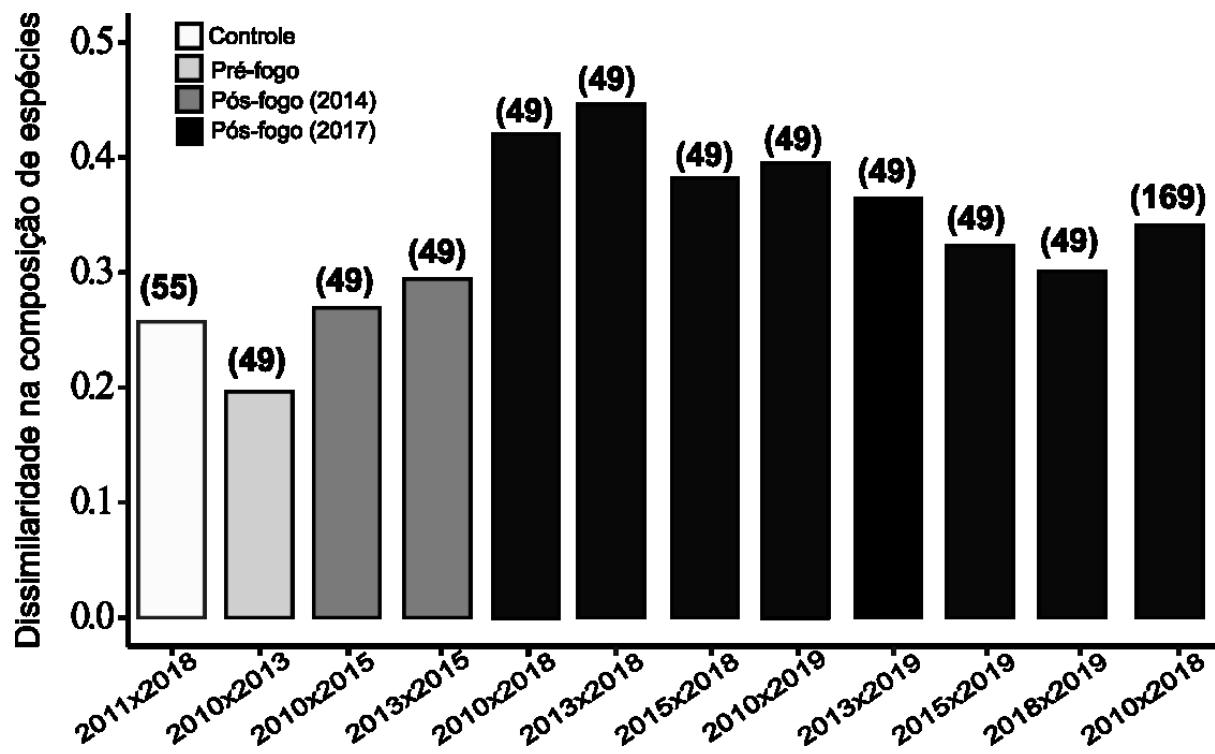


Figura 8. Dissimilaridade (índice de Bray-Curtis) na composição de espécies de formigas entre os diferentes períodos amostrais na área controle e na REP. Os números acima de cada barra representam o total de árvores amostradas em cada comparação par a par.

Tabela 1. Resultados da Permanova mostrando as diferenças na composição de espécies a nível de árvore individual na REP entre os cinco anos de amostragem. Valores de $p < 0,005$ (corrigido para comparações múltiplas) são considerados significativos (em negrito).

| Comparação par a par por ano de amostragem | t | p |
|--|------|--------------|
| 2010 vs. 2013 | 1,46 | 0,046 |
| 2010 vs. 2015 | 1,77 | 0,003 |
| 2010 vs. 2018 | 3,59 | 0,001 |
| 2010 vs. 2019 | 2,78 | 0,001 |
| 2013 vs. 2015 | 1,95 | 0,002 |
| 2013 vs. 2018 | 3,42 | 0,001 |
| 2013 vs. 2019 | 2,67 | 0,001 |
| 2015 vs. 2018 | 2,4 | 0,001 |
| 2015 vs. 2019 | 1,85 | 0,003 |
| 2018 vs. 2019 | 1,41 | 0,058 |

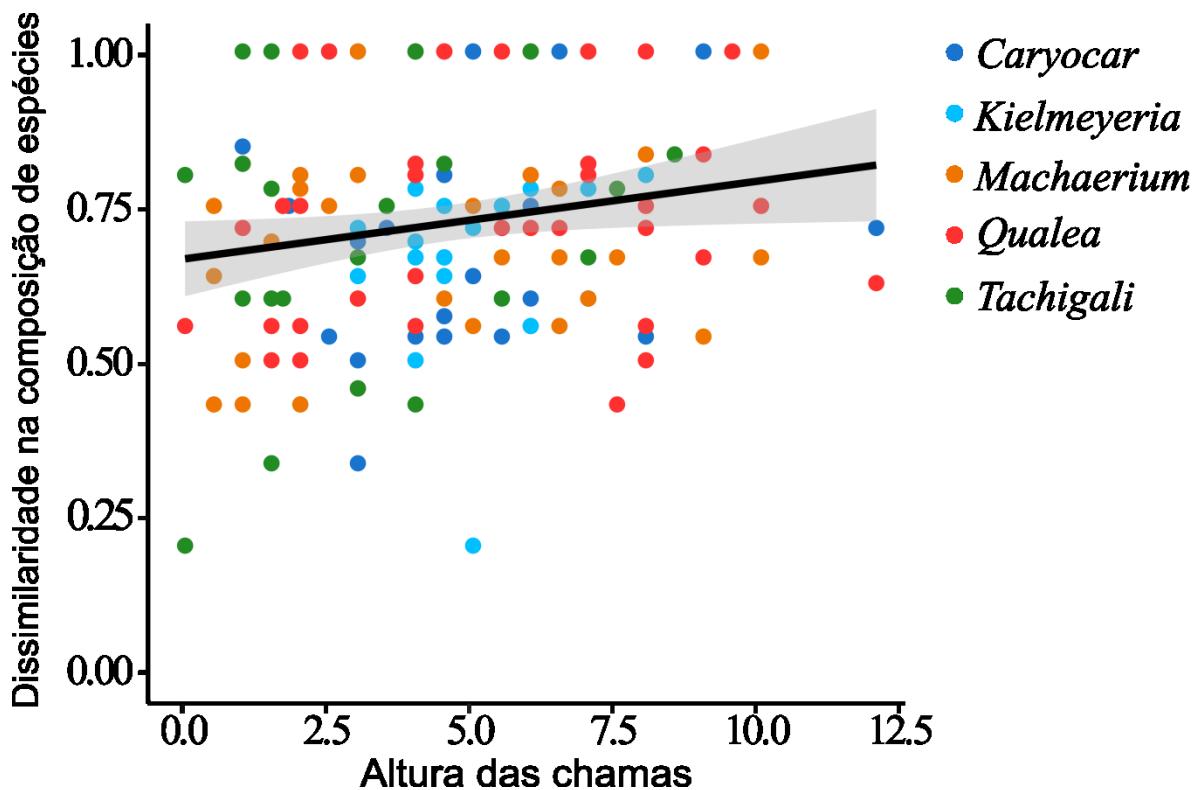


Figura 9. Relação entre a altura das chamas e a dissimilaridade na composição de espécies (calculada pelo índice de Sørensen) em 169 árvores de cinco espécies amostradas na REP em 2010 (pré-fogo) e em 2018 (pós-fogo).

Na REP, das 35 espécies analisadas (*i.e.*, aquelas com uma abundância combinada nos dois anos ≥ 6), 17 (48.6%) aumentaram ou diminuíram em abundância entre 2010 e 2018 enquanto no PESCAN apenas seis (24,0%) das 25 analisadas mudaram significativamente entre 2011 e 2018 (Figura 10). Todas estas seis espécies, com exceção de *Neoponera villosa*, pertencem ao gênero *Camponotus*. Já na REP, houve mudanças para cinco espécies de *Camponotus*, três espécies de *Pseudomyrmex*, duas espécies de *Dolichoderus* e uma espécie de cada um dos seguintes gêneros: *Brachymyrmex*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Ectatomma*, *Pheidole*, *Solenopsis* e *Tapinoma* (Figura 10). Na figura 11 são apresentadas as variações em abundância dessas mesmas espécies ao longo dos cinco levantamentos conduzidos na REP (em 49 árvores). Esses dados indicam que para a maioria das espécies, as variações mais abruptas em abundância ocorreram logo após os eventos de fogo, e em especial após o fogo de 2017 (Figura 11).

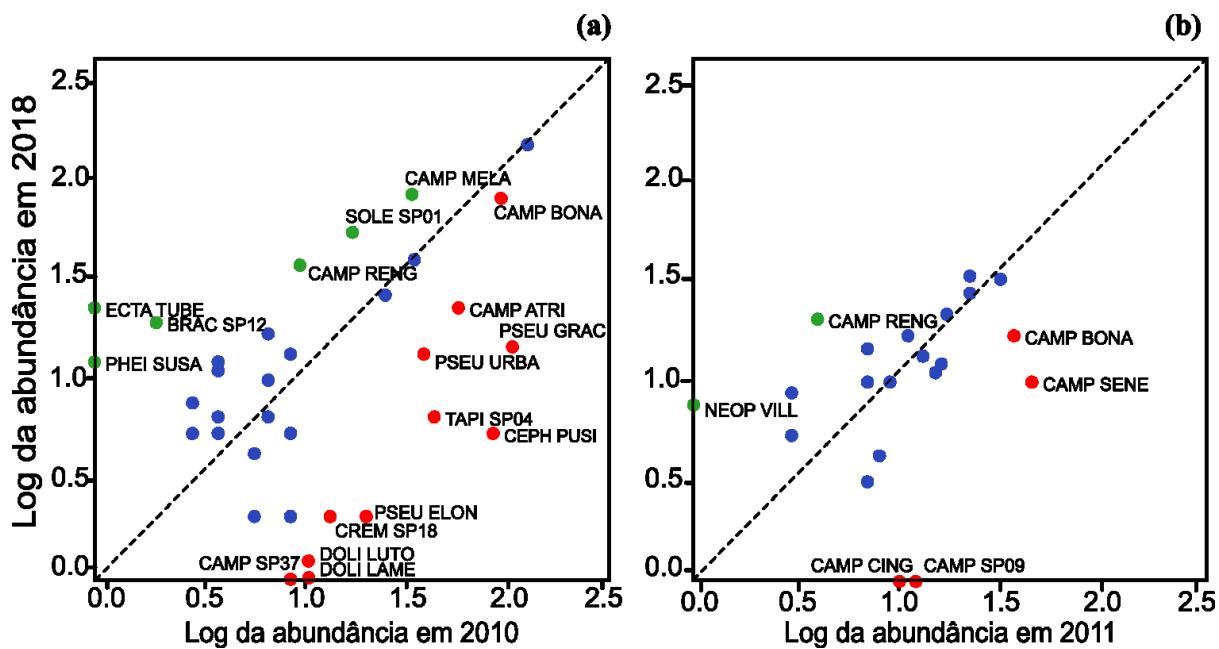


Figura 10. Comparação da abundância das espécies mais comuns na REP (a) e na área controle (PESCAN) (b) entre os censos de 2010/2011 e o de 2018. Os dados representam o logaritmo + 1 do número de árvores em que a espécie ocorreu. A linha tracejada representa a linha de equivalência 1:1. Espécies que diminuíram significativamente em abundância estão representadas por círculos vermelhos, as que aumentaram por círculos verdes e espécies que não mudaram em abundância por círculos azuis. O nome completo das espécies aparece na Tabela S1.

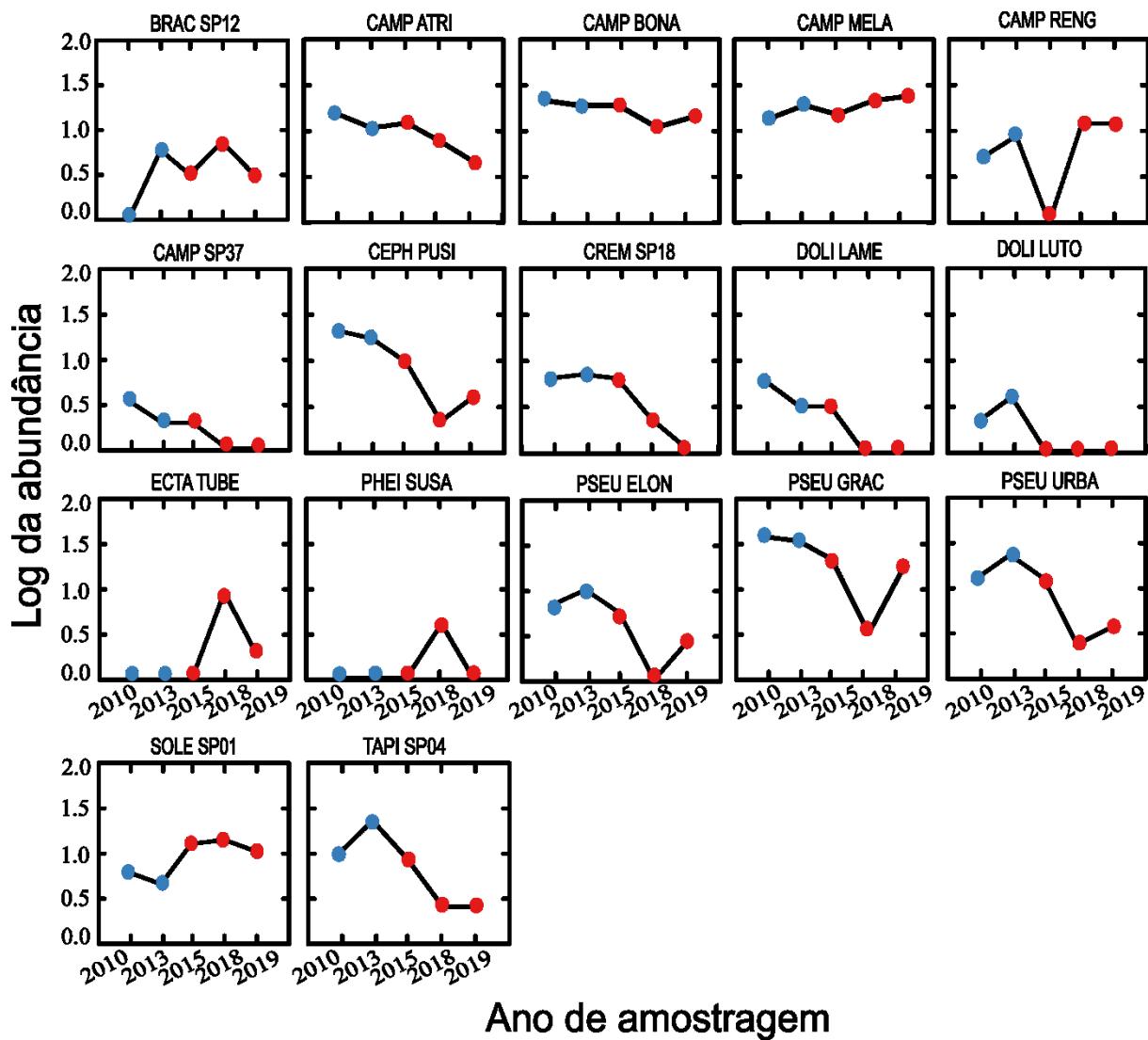


Figura 11. Variação temporal das espécies que mudaram significativamente em abundância ao longo dos cinco levantamentos conduzidos na REP (em 49 árvores). Os levantamentos pré-fogo estão representados por círculos azuis e os pós-fogo por vermelhos. O nome completo das espécies aparece na Tabela S1.

DISCUSSÃO

As mudanças observadas na REP num período de nove anos sugerem que incêndios frequentes e de alta intensidade causam um forte efeito sobre a estrutura da comunidade de formigas arborícolas no Cerrado. Independentemente das espécies de árvores hospedeiras, houve um declínio significativo na riqueza de espécies de formigas e mudanças acentuadas na composição das espécies, com algumas espécies aumentando em abundância e muitas outras diminuindo ou mesmo desaparecendo. Várias evidências indicam que estas mudanças são de fato associadas aos incêndios que atingiram a REP em 2014 e 2017 e não simplesmente resultantes de uma variação temporal na estrutura da comunidade. Primeiro porque, ao

contrário da REP, as variações ocorridas na área controle (PESCAN) durante um intervalo de tempo similar indicam que a comunidade se manteve relativamente estável, uma vez que as diferenças temporais na riqueza de espécies não foram significativas e já que poucas espécies individuais apresentaram diferenças significativas em abundância. Além disso, comparando-se as duas amostragens pré-fogo na REP (em 2010 e 2013) com as amostragens pós-fogo (2015, 2017 e 2019) observa-se que as mudanças, tanto em riqueza como em composição, tornam-se evidentes somente após o primeiro incêndio. Por fim, as mudanças induzidas pelo fogo foram mais marcadas entre as espécies de formigas com hábitos de nidificação estritamente arborícolas e, portanto, mais suscetíveis aos efeitos diretos do fogo. As mudanças observadas tornaram-se ainda mais abruptas após o segundo incêndio, indicando que o efeito do fogo sobre a comunidade de formigas arborícolas depende não só da intensidade do fogo, mas também de sua frequência.

O fogo pode afetar diretamente e/ou indiretamente as comunidades de formigas arborícolas. Efeitos indiretos são frequentemente associados a mudanças estruturais na vegetação, como densidade da vegetação, arquitetura das árvores e conectividade do dossel (Andersen 2018). Os incêndios na REP foram severos, atingindo a copa das árvores, incluindo as mais altas. A linha de fogo (medida através da altura que a chama atingiu as árvores em 2017) foi bem superior ao usualmente registrado em queimadas na vegetação de Cerrado (4,6 x 1,2 a 2,9 metros de altura; Castro e Kauffman 1998, Vasconcelos *et al.* 2009). As chamas altas causaram a morte dos galhos terminais, reduzindo consequentemente o volume da copa da maioria das árvores. Na ausência de galhos terminais, novos galhos começaram a brotar do tronco principal e de galhos maiores que permaneceram após a passagem do fogo, resultando em mudanças na arquitetura da árvore (Fig. S4). As mudanças observadas na arquitetura das árvores tiveram uma potencial influência no grau de conectividade entre as copas das diferentes árvores. A conectividade do dossel permite o movimento de formigas entre diferentes árvores, promovendo o acesso a uma maior diversidade de recursos (Yanoviak 2014, Adams *et al.* 2017). Assim, uma diminuição na conectividade do dossel pode ser seguida por um declínio no número de espécies de formigas coexistentes (Powell *et al.* 2011), como observado na REP após os incêndios.

Além disso, a conectividade do dossel influencia a incidência de luz nos troncos e galhos das árvores (Rodriguez-Ronderos *et al.* 2016), com maior incidência em árvores isoladas. Existem evidências de que um aumento de temperatura nas superfícies e galhos das árvores favorece a ocorrência de espécies com maior tolerância termal (Adams *et al.* 2019). A diminuição da conectividade da vegetação, juntamente com o aumento da radiação solar, pode

explicar por que alguns estudos descobriram uma perda progressiva de espécies de formigas de copa fechada e um aumento de espécies adaptadas a habitats relativamente abertos (Paolucci *et al.* 2017). No entanto, o aumento da luz solar direta nas árvores não explica as mudanças observadas na composição da comunidade, pois mesmo espécies com alta tolerância termal, como as do gênero *Pseudomyrmex* (Adams *et al.* 2019), mostraram um acentuado declínio em abundância após o incêndio. Nesse sentido, a diminuição da riqueza e a mudança na composição das espécies de formigas arborícolas após os incêndios na REP poderiam ser explicadas apenas parcialmente pelos efeitos indiretos do fogo através de alterações na conectividade do dossel e nas condições microclimáticas.

Os efeitos diretos do fogo sobre a comunidade de formigas apresentam maior probabilidade de afetar as espécies que nidificam em estruturas acima do solo, como os estratos arbóreos (Andersen 2018), e estão relacionados à mortalidade das colônias (Morais e Benson 1988). As formigas arborícolas geralmente ocupam cavidades feitas por outros organismos, especialmente besouros, para construir seus ninhos (Carroll 1979, Camarota *et al.* 2016, Novais *et al.* 2017). Essas cavidades ocorrem em madeira viva e morta em troncos e galhos de vários tamanhos (Camarota *et al.* 2016). Os locais de nidificação são um recurso limitado para formigas arborícolas (Blüthgen e Feldhaar 2010, Powell *et al.* 2011, Mottl *et al.* 2019), com muitas espécies mostrando algum nível de especialização no uso desses recursos (Powell *et al.* 2011, Powell 2016, Camarota *et al.* 2016). De fato, o fogo afetou diferentemente espécies com hábitos de nidificação distintos. Por exemplo, os incêndios na REP tiveram um efeito limitado em espécies que nidificam em galhos maiores e, eventualmente, também no solo, como a maioria das espécies de *Camponotus* (Ronque *et al.* 2018, Lange *et al.* 2019). No entanto, os incêndios diminuíram drasticamente a riqueza de espécies e a abundância de gêneros estritamente arborícolas com muitas espécies que nidificam nos galhos mais finos (como a maioria das espécies de *Pseudomyrmex* e *Cephalotes*).

Os incêndios tiveram um efeito diferencial em muitas das espécies comuns na REP antes dos incêndios. Sete das 14 espécies com maior incidência em Camarota *et al.* (2016) tiveram uma diminuição significativa em abundância após os eventos de incêndio, e apenas duas tiveram um aumento. O declínio de algumas espécies de formigas arborícolas ecologicamente dominantes após os incêndios potencialmente deixou um espaço para espécies competitivamente subordinadas (por exemplo, *Solenopsis* sp. 1, que não co-ocorre em árvores com espécies mais agressivas como *Azteca*; Camarota *et al.* 2016) ou que forrageiam apenas oportunisticamente nas árvores. Por exemplo, após o incêndio de 2017,

houve um aumento acentuado na abundância de *Pheidole susannae* e *Ectatomma tuberculatum*, que são mais comumente encontradas em vegetação mais baixa ou mesmo no solo. Assim, incêndios severos e consecutivos potencialmente perturbam a estratificação vertical típica entre a fauna de formigas arborícolas e terrestres, o que pode levar à homogeneização geral da comunidade de formigas. Além disso, as formigas arborícolas estão envolvidas em múltiplas interações com outros insetos, bem como com suas plantas hospedeiras (Rico-Gray e Oliveira 2007). Assim, se a diminuição das espécies arborícolas mais típicas afetará os resultados dessas interações (como herbivoria) permanece incerto.

O fogo é essencial para manter a biodiversidade do Cerrado (Pivello 2011), mas, em geral, quando são brandos e ocorrem em intervalos mais longos do que os ocorridos na REP em 2014 e 2017. Estudos anteriores sobre as comunidades de formigas arborícolas mostraram que as respostas aos incêndios variam de neutro a negativo (por exemplo, Morais e Benson 1988, Frizzo *et al.* 2012, Maravalhas e Vasconcelos 2014). Características do regime de fogo, como intensidade, frequência e o tempo desde o último incêndio direcionam os efeitos do fogo nas comunidades de formigas arborícolas. Neste estudo, os fortes efeitos de incêndios consecutivos permaneceram mesmo depois de dois anos após o último incêndio. Por outro lado, Frizzo *et al.* (2012) detectaram uma recuperação completa da comunidade de formigas arborícolas após menos de um ano desde o incêndio. Em outro estudo, Maravalhas e Vasconcelos (2014) encontraram um cenário mais complexo, detectando um impacto apenas na composição da comunidade de formigas arborícolas e nenhum efeito sobre a riqueza de espécies após três anos desde o incêndio. Potencialmente, períodos mais prolongados após um incêndio podem permitir a recuperação de colônias de formigas sobreviventes ou a recolonização de fragmentos não queimados próximos. No entanto, a probabilidade de recuperação das comunidades de formigas arborícolas após incêndios de alta intensidade pode ser pequena, mesmo em ecossistemas propensos ao fogo.

Incêndios de alta intensidade têm se tornando cada vez mais recorrentes em várias regiões do mundo, inclusive em regiões naturalmente propensas e adaptadas ao fogo (Wotton *et al.* 2017), em função das mudanças climáticas e das ações antrópicas, principalmente devido o desmatamento (Archibald 2016, Velazco *et al.* 2019). O Cerrado está seriamente ameaçado pelo desmatamento e, entre 2018 e 2019, quase 7.000 km² da vegetação do Cerrado foram destruídos. Esse valor não é muito inferior ao registrado na Amazônia no mesmo período (9.762 km²; INPE, 2019), apesar de a Amazônia ser quase duas vezes maior que o Cerrado. Além disso, durante o último ano, o desmatamento aumentou 15% nas Unidades de Conservação (UCs) do Cerrado (INPE, 2019). Nesse sentido, a conservação deste bioma

depende da criação de novas UCs e da proteção das UCs existentes, e deve incluir a adoção de medidas para mitigar a ocorrência de incêndios não controlados (Durigan e Ratter, 2016).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, B. J., Schnitzer, S. A., Yanoviak S. P. 2017. Trees as islands: canopy ant species richness increases with the size of liana-free trees in a Neotropical forest. *Ecography* **40**, 1067–1075. <https://doi.org/10.1111/ecog.02608>.
- Adams, B.J., Schnitzer, S.A., Yanoviak, S. P. 2019. Connectivity explains local ant community structure in a Neotropical forest canopy: a large-scale experimental approach. *Ecology* **100**, 1–11. <https://doi.org/10.1002/ecy.2673>.
- Andersen, A.N., Lonsdale, W.M. 1990. Herbivory by insects in Australian Tropical Savannas: A Review. *Journal of Biogeography* **17**, 433–444. <https://doi.org/10.2307/2845374>.
- Andersen, A. N., Penman, T. D., Debas, N., Houadria, M. 2009. Ant community responses to experimental fire and logging in a eucalypt forest of south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management* **258**, 188–197. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.004>.
- Andersen, A.N., Woinarski, J.C.Z., Parr, C.L. 2012. Savanna burning for biodiversity: Fire management for faunal conservation in Australian tropical savanas. *Austral Ecology* **37**, 658–667. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02334.x>.
- Andersen, A.N; Ribbons, R.R; Pettit, M; Parr, C.L. 2014. Burning for biodiversity: highly resilient ant communities respond only to strongly contrasting fire regimes in Australia's seasonal tropics. *Journal of Applied Ecology* **51**, 1406–1413. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12307>.
- Andersen, A.N. 2018. Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, 350–362. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907>.
- Anjos, D., Campos, R., Ribeiro, S. 2017. Monitoring effect of fire on ant assemblages in brazilian rupestrian grasslands: contrasting effects on ground and arboreal fauna. *Insects* **8**, 64. <https://doi.org/10.3390/insects8030064>.
- Araújo, F. M., Ferreira, L. G., Arantes, A. E. 2012. Distribution patterns of burned area in the brasilian biomes: a analysis based on satellite data for the 2002-2010 period. *Remote Sensing* **4**, 1929–1946. <https://doi.org/10.3390/rs4071929>.
- Archibald, S. 2016. Managing the human component of fire regimes: lessons from Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **371**. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0346>.
- Beerling D.J., Osborne C.P. 2006. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* **12**, 2023–2031. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>.
- Blüthgen, N.,Feldhaar. 2010. Food and Shelter: How resources influence ant ecology. In: Lach, L., Parr, C.L., K.L. Abbott (Editors). *Ant Ecology*, Oxford University Press. New York, USA, pp 115–136. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001>.

- Bond, W. J., Woodward, F. I., Midgley, G. F. 2005. The global distribution of ecosystems in a World without fire. *New Phytologist* **165**, 525–537. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>.
- Bond, W.J., Midgley, G.F. 2012. Carbon dioxide and the uneasy interactions of trees and savannah grasses. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **467**, 601–612. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0182>.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P., Bond, W.J., Carlson, J.M., Cochrane, M.A., D'Antonio, C.M., DeFries, R.S., Doyle, J.C., Harrison, S.P., Johnston, F.H., Keeley, J.E., Krawchuk, M.A., Kull, C.A., Marston, J.B., Moritz, M.A., Prentice, I.C., Roos, C.I., Scott, A.C., Swetnam, T.W., Van der Werf, G.R., Pyne, S.J. 2009. Fire in the Earth System. *Science* **324**, 481–484. <https://doi.org/10.1126/science.1163886>.
- Cadotte, M. W. 2007. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* **88**, 823–829. <https://doi.org/10.1890/06-1117>.
- Camargo, A.C.L., Barrio, R.O.L., Camargo, N.F., Mendonça, A.F., Ribeiro, J.F., Rodrigues, C.M.F., Vieira, E.M. 2018. Fire affects the occurrence of small mammals at distinct spatial scales in a neotropical savana. *European Journal of Wildfire Research* **64**. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1224-8>.
- Camarota, F., Powell, S., Vasconcelos, H.L., Priest, G., Marquis, R.J. 2015. Extrafloral nectaries have a limited effect on the structure of arboreal ant communities in a Neotropical savanna. *Ecology* **96**, 231–240. <https://doi.org/10.1890/14-0264.1>.
- Camarota, F., Powell, S., Melo, A.S., Priest, G., Marquis, R.J., Vasconcelos, H.L. 2016. Co-occurrence patterns in a diverse arboreal ant community are explained more by competition than habitat requirements. *Ecology and Evolution* **6**, 8907–8918. <https://doi.org/10.1002/ece3.2606>.
- Carroll, C. R. 1979. A comparative study of two ant faunas: the stem-nesting ant communities of Liberia, West Africa and Costa Rica, Central America. *The American Naturalist* **113**, 551–561. <http://doi.org/10.2307/2460274?ref=no-x-route:cd8d1eef89cc76a69277d9cf2ab24cf0>.
- Castro, E.A., Kaufmann, J.B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian cerrado: a vegetation gradient of above ground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* **14**, 263–283. <http://doi.org/10.1017/S0266467498000212>.
- Catry, F.X., Fernandes, P., Silva, J.S. 2010. Efeitos do fogo na vegetação. Em Moreira, F., Catry, F.X., Silva, J.S., Rego, F. *Ecologia do Fogo e gestão de áreas ardidas*, ISA Press, Lisboa, pp 49–86.
- Cavalcanti, R.B., Alves, M.A.S. 1997. Effects of fire on savanna birds in Central Brazil. *Ornitologia Neotropical* **8**, 85–87.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Mooney, H.A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Cochrane, M. A., Ryan, K. C. 2009. Fire and fire ecology: Concepts and principles. *Tropical Fire Ecology*, 25–62.

- Colwell, R.K., 2009. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Costa, B.M., Pantoja, D.L., Vianna, M.C.M., Colli, G.R. 2013. Direct and short-term effects of fire on lizard assemblages from a Neotropical savanna hotspot. *Journal of Herpetology* **47**, 502–510. <https://doi.org/10.1670/12-043>.
- Coutinho, L.M. 1990. Fire in the ecology of the brazilian cerrado. fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges (ed J.G. Goldammer). Springer-Verlag, Berlin.
- Durigan, G., Ratter, J.A. 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* **53**, 11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Bowman, D.M.J.S., Bradstock, R.A., Williams, R.J., 2015. Interval squeeze: Altered fire regimes and demographic responses interact to threaten woody species persistence as climate changes. *Frontiers Ecology and the Environment* **13**, 265–272. <https://doi.org/10.1890/140231>.
- Farji-Brener, A. G., Corley, J. C. and Bettinelli, J. 2002. The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity and Distributions* **8**, 235–243. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00133.x>.
- Friedrich, R., Philpott, S.M. 2009. Nest-site limitation and nesting resources of ants (Hymenoptera: Formicidae) in urban green spaces. *Environmental Entomology* **38**, 600–7. <https://doi.org/10.1603/022.038.0311>.
- Frizzo, T. L. M., Bonizário, C., Borges, M. P. and Vasconcelos, H. L. 2011. Revisão dos efeitos do fogo sobre a fauna de formações savânicas do Brasil. *Oecologia Australis* **15**, 365–379. <https://doi.org/10.4257/oeco.2011.1502.13>.
- Frizzo, T. L. M., Campos, R. I., Vasconcelos, H. L. 2012. Contrasting effects of fire on arboreal and ground-dwelling ant communities of a Neotropical savanna. *Biotropica* **44**, 254–261. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00797.x>.
- Gill, A.M. 1995. Stems and fires. In: Gartner, N.G. *Plant stems physiology and functional morphology*. San Diego, CA: Academic Press, 323–342.
- Govender, N., Trollope, W.S.W., Van Wilgen, B.W. 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology* **43**, 748–758. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01184.x>.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**, 1169–1194.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., Trollope, W.S.W. 2002. Fire, resprouting and variability: a recipe for tree-grass coexistence in savanna. *Journal of Ecology* **88**, 213–229. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00435.x>.

- Hoffmann, W. A, Orthen, B., Nascimento, P.K.V. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* **17**, 720–726. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2003.00796.x>.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M., Franco, A.C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* **15**, 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>.
- Hölldobler B., Wilson E. O. 1990. The Ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- INPE. 2019. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Projeto de Monitoramento do Desmatamento (Prodes) do Cerrado. Disponível em: <<http://cerrado.obt.inpe.br>>. Acesso em 09.12.19.
- Klink, C. A., Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* **19**, 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>.
- Lange, D., Calixto, E.S., Rosa, B.B., Sales, T. A. Del-Claro, K. 2019. Natural history and ecology of foraging of the *Camponotus crassus* Mayr, 1862 (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* **53**, 1737–1749. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1660430>.
- Levey, D.J; Byrne, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: Rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* **74**, 1802–1812. <https://doi.org/10.2307/1939938>.
- Maravalhas J., Vasconcelos H.L. 2014. Revisiting the pyrodiversity–biodiversity hypothesis: long-term fire regimes and the structure of ant communities in a Neotropical savanna hotspot. *Journal of Applied Ecology* **51**, 1661–1668. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12338>.
- Medeiros, M. B., Fieldler, N. C. 2003. Incêndios florestais no Parque Nacional da Serra da Canastra: desafios para a conservação da biodiversidade. *Ciência Florestal* **14**, 157–168.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Dias, I.O., Dias, B.F. 1993. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **9**, 313–320. <https://doi.org/10.1017/S0266467400007367>.
- Miranda, H. S., M. M. C. Bustamante and A. C. Miranda. 2002. The fire factor. The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna (eds P.S. Oliveira and R.J. Marquis). Columbia University Press, New York, pp. 51–68.
- Morais, H.C., Benson, W.W. 1988. Recolonização de vegetação de Cerrado após queimada, por formigas arborícolas. *Revista Brasileira de Biologia* **48**, 459–466.
- Mottl, O., Yombai, J., Fayle, T.M., Novotný, V., Klimes, P. 2019. Experiments with artificial nests provide evidence for ant community stratification and nest site limitation in a tropical forest. *Biotropica*, 1-11. <https://doi.org/10.1111/btp.12684>.
- Moutinho, P.R; Nepstad, D.C; Araujo, K; Uhl, C. 1993. Formigas e floresta: Estudo para a recuperação de áreas de pastagem. *Ciência Hoje* **15**, 59–60.

- Novais, S.M.A., DaRocha, W.D., Calderón-Cortés, N., Quesada, M. 2017. Wood-boring beetles promote ant nest cavities: extended effects of a twig-girdler ecosystem engineer. *Basic and Applied Ecology* **24**, 53–59. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.001>.
- Paolucci, L. N., Schoereder, J. H. and Andersen, A. N. 2017. Fire-induced forest transition to derived savannas: Cascading effects on ant communities. *Biological Conservation* **214**, 295–302. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.020>.
- Parr, C. L., Robertson, H. G., Biggs, H. C., Chown, S. L. 2004. Response of African savanna ants to long-term fire regimes. *Journal of Applied Ecology* **41**, 630–642. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00920.x>.
- Pausas J.G., Keeley J.E. 2009. A burning story: the role of fire in the history of life. *Bioscience* **59**, 593–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>.
- Philpott, S.M., P.F. Foster. 2005. Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests maintain diversity of arboreal ants. *Ecological applications* **15**, 1478–1485. <https://doi.org/10.1890/04-1496>.
- Philpott, S.M; Perfecto, I; Armbrecht, I; Parr, C.L. 2010. Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. *Ant ecology* **8**, 137–156. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001>.
- Picket, S. T. A., White, P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. San Diego.
- Pilon, N.A.L., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C.R., Durigan, G. 2018. Quantifying the short-term flowering after fire in some plant communities of a cerrado grassland. *Plant Ecology & Diversity* **11**, 259–266. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1517396>.
- Pivello, V. R. 2011. The Use of Fire in the Cerrado and Amazonian Rainforests of Brazil: Past and Present. *Fire Ecology* **7**, 24–39. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0701024>.
- Powell, S., Costa, A. N., Lopes, C. T., Vasconcelos, H. L. 2011. Canopy connectivity and the availability of diverse nesting resources affect species coexistence in arboreal ants. *Journal of Animal Ecology* **80**, 352–360. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01779.x>.
- Powell, S., 2016. A comparative perspective on the ecology of morphological diversification in complex societies: nesting ecology and soldier evolution in the turtle ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **70**, 1075–1085. <http://doi.org/10.1007/s00265-016-2080-8>.
- Prada, M. 2001. Effects of fire on the abundance of large mammalian herbivores in Mato Grosso, Brazil. *Mammalia* **65**, 55–62. <http://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.1.55>.
- R Core Team., 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ramos-Neto, M. B., Pivello, V. R. 2000. Lightning Fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking Management Strategies. *Environmental Management* **26**, 675–684. <http://doi.org/10.1007/s002670010124>.

- Ratter, J.A., Ribeiro, J., Bridgewater, S. 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**, 223–230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>.
- Ribas, C. R., Schoereder, J. H., Pic, M., Soares, S. M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* **28**, 305–314. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x>.
- Rico-Gray, V., Oliveira, P.S. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Rodriguez-Ronderos, M. E., Bohrer, G., Sanchez-Azofeifa, A., Powers, J.S. Schnitzer, S.A. 2016. Contribution of lianas to plant area index and canopy structure in a Panamanian forest. *Ecology* **97**, 3271–3277. <https://doi.org/10.1002/ecy.1597>.
- Ronque, M.U.V., Fourcassié, V. Oliveira, P.S., 2018. Ecology and field biology of two dominant Camponotus ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Brazilian savannah. *Journal of Natural History* **52**, 237–252. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1420833>.
- Rosumek, F.B., Silveira, F.A., Neves, F.D.S., Barbosa, N.P.D.U., Diniz, L., Oki, Y., Pezzini, F., Fernandes, G.W., Cornelissen, T. 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* **160**, 537–549. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>.
- Sato, M.N. 2003. Efeito a longo prazo de queimadas na estrutura da comunidade de lenhosas da vegetação do cerrado sensu stricto. D.Sc. thesis, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil [in Portuguese].
- Sensenig, R. L., D. K. Kimuyu, J. C. R. Guajardo, K. E. Veblen, C. Riginos, and T. P. Young. 2017. Fire disturbance disrupts an acacia ant–plant mutualism in favor of a subordinate ant species. *Ecology* **98**, 1455–1464. <https://doi.org/10.1002/ecy.1797>.
- Silva, R. R., Brandão, C. R. F. 1999. Formigas (Hymenóptera: Formicidae) como indicadores da qualidade ambiental e da biodiversidade de outros invertebrados terrestres. *Biotemas* **12**, 55–73. <https://doi.org/10.5007/%25x>.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 20359–64. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>.
- Simon M.F., Pennington, T. 2012. Evidence for fire adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian cerrado. *International Journal of Plant Sciences* **173**, 711–723. <https://doi.org/10.1086/665973>.
- Soares-Filho, B., Rajão, R., Macedo, M., Carneiro, A., Costa, W., Coe, M., Rodrigues, H., Alencar, A. 2014. Cracking Brazil's forest code. *Science* **344**, 363–364. <https://doi.org/10.1126/science.1246663>.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 353–391.

- Townsend, C.R., Hildrew, A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology* **31**, 265–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>.
- Vasconcelos, H.L.; Leite, M.F; Vilhena, J.M.S; Lima, A.P; Magnusson, W. E. 2008. Ant diversity in an Amazonian savanna: relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Austral Ecology* **33**, 221–231. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01811.x>.
- Vasconcelos H.L., Pacheco, R., Silva R.C., Vasconcelos P.B., Lopes C.T., Costa, A.N, Bruna, E.M. 2009. Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a Neotropical woodland Savanna. *Plos One* **4**, e7762. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007762>.
- Vasconcelos, H. L., Maravalhas, J. B., Feitosa, R. M., Pacheco, R., Neves, K. C., Andersen, A. N. 2018. Neotropical savanna ants show a reversed latitudinal gradient of species richness, with climatic drivers reflecting the forest origin of the fauna. *Journal of Biogeography* **45**, 248–258. <https://doi.org/10.1111/jbi.13113>.
- Velazco, S.J.E., Villalobos, F., Galvão, F., De Marco Junior, P. 2019. A dark scenario for Cerrado plant species: Effects of future climate, land use and protected areas ineffectiveness. *Diversity and Distributions*, 1-14. <https://doi.org/10.1111/ddi.12886>.
- Wotton, B.M., Flannigan, M.D & Marshall, G. 2017. Potential climate change impacts on fire intensity and key wildfire suppression thresholds in Canada. *Environmental Research Letters* **12**. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa7e6e>.
- Yanoviak, S. P. 2014. Effects of lianas on canopy arthropod community structure. *The ecology of lianas*, 343-361. <https://doi.org/10.1002/9781118392409.ch24>.

ANEXOS

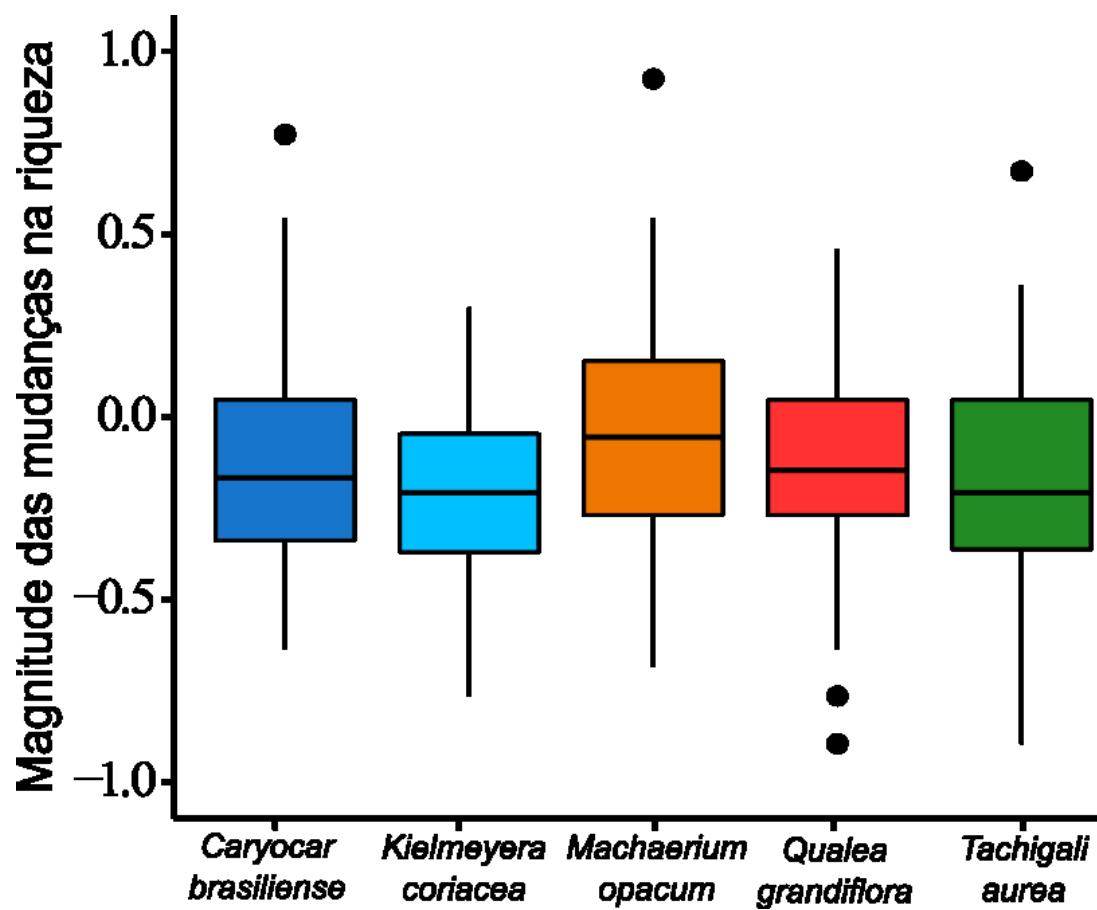


Figura S1. Magnitude das mudanças na riqueza de espécies (\log_{10} sp_T2/sp_T1) de formigas na REP entre 2010 (pré-fogo) e 2018 (pós-fogo) em cinco espécies arbóreas.

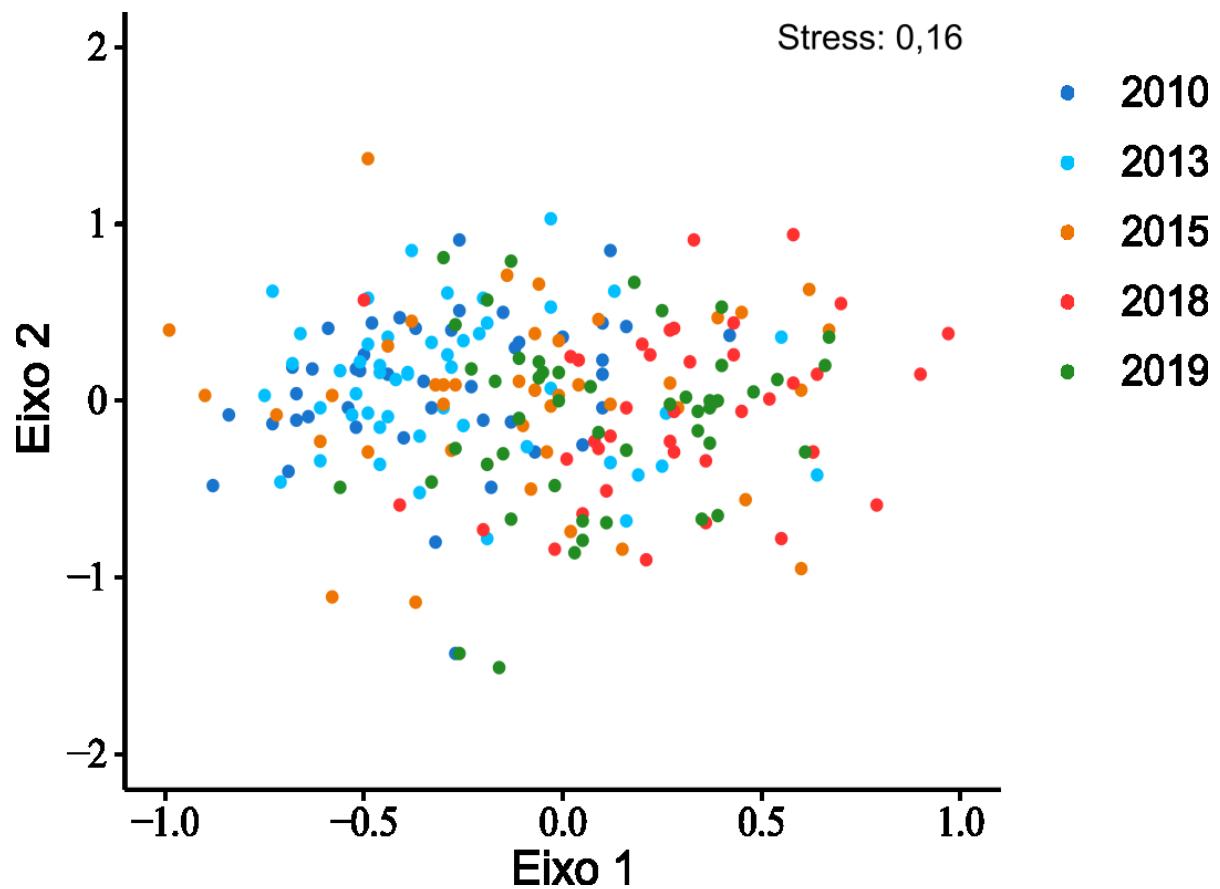


Figura S2. Escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) com base na composição de espécies de formigas por árvore para os cinco anos de amostragem na REP, sendo 2010 e 2013 (pré-fogo) e 2015, 2018 e 2019 (pós-fogo).

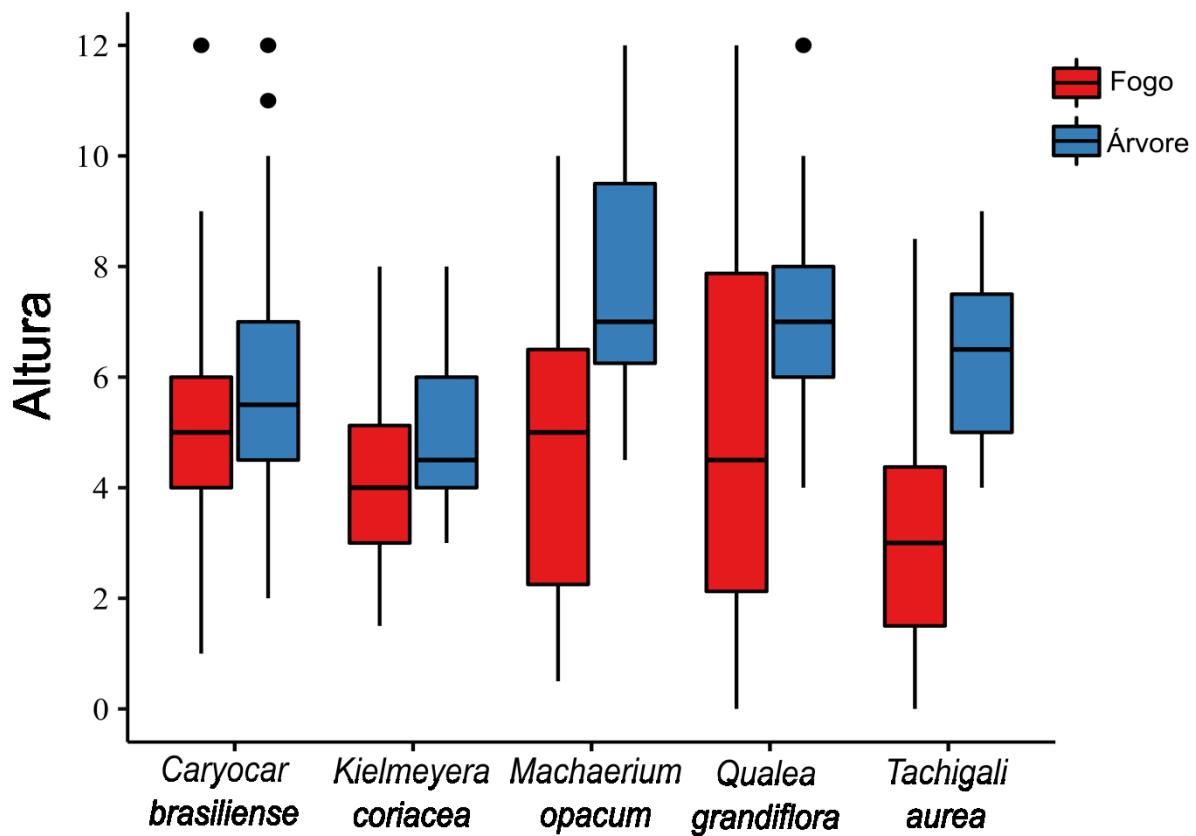


Figura S3. Altura da árvore e das chamas do incêndio de 2017 na REP nas cinco espécies arbóreas.



Figura S4. Árvore de *Caryocar brasiliense* com novos ramos rebrotando após a passagem do fogo.

Tabela S1. Lista de espécies de formigas que ocorreram em todos os anos de amostragem na REP e no PESCAN. Entre parênteses está representada a quantidade de árvores em cada amostragem.

| SUBFAMÍLIA Espécies | Código das espécies | REP | | | | | | PESCAN | |
|--|------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|
| | | Antes do fogo | | | Após o fogo | | | 2018 (49) | 2011 (55) |
| | | 2010 (169) | 2010 (49) | 2013 (49) | 2015 (49) | 2018 (49) | 2018 (169) | | |
| DOLICHODERINAE | | | | | | | | | |
| <i>Azteca</i> sp.01 | AZTE SP01 | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Dolichoderus bispinosus</i> (Olivier, 1792) | DOLI BISP | X | | | | | | | |
| <i>Dolichoderus lamellosus</i> (Mayr, 1870) | DOLI LAME | X | X | X | X | | | X | X |
| <i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, 1858) | DOLI LUTO | X | X | X | | | | | |
| <i>Dorymyrmex goeldii</i> (Forel, 1904) | DORY GOEL | X | | | | | X | | X |
| <i>Dorymyrmex pyramicus</i> (Roger, 1863) | DORY PYRA | X | X | | | X | X | X | X |
| <i>Forelius</i> sp.02 | FORE SP02 | | | | | | | | X |
| <i>Forelius</i> sp.04 | FORE SP04 | | | | | | | X | X |
| <i>Linepithema cerradense</i> (Wild, 2007) | LINE CERR | | | | | | | X | |
| <i>Linepithema micans</i> (Forel, 1908) | LINE MICA | | | | | X | X | | |
| <i>Tapinoma</i> sp.04 | TAPI SP04 | X | X | X | X | X | X | X | X |
| ECTATOMMINAE | | | | | | | | | |
| <i>Ectatomma edentatum</i> (Roger, 1863) | ECTA EDEN | | | | | | | | X |
| <i>Ectatomma opaciventre</i> (Roger, 1861) | ECTA OPAC | | | | | X | X | | |
| <i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792) | ECTA TUBE | | | | | X | X | X | X |
| <i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith, 1858) | GNAM SULC | X | | | | X | X | X | X |
| FORMICINAE | | | | | | | | | |
| <i>Brachymyrmex</i> sp.05 | BRAC SP05 | | | | | | | X | X |
| <i>Brachymyrmex</i> sp.12 | BRAC SP12 | X | | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus arboreus</i> (Smith, 1858) | CAMP ARBO | X | X | X | | | | | |

| | | | | | | | | | | |
|---|-----------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858) | CAMP ATRI | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus balzani</i> (Emery, 1894) | CAMP BALZ | X | X | | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858) | CAMP BLAN | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus bonariensis</i> (Mayr, 1868) | CAMP BONA | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus cingulatus</i> (Mayr, 1862) | CAMP CING | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus innocens</i> (Forel, 1909) | CAMP INNO | X | | | | X | X | | | |
| <i>Camponotus lespesii</i> (Forel, 1886) | CAMP LESP | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus leydigi</i> (Forel, 1886) | CAMP LEYD | | | | | X | X | | | X |
| <i>Camponotus melanoticus</i> (Emery, 1894) | CAMP MELA | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus novogranadensis</i> (Mayr, 1870) | CAMP NOVO | | | | | | | | X | X |
| <i>Camponotus renggeri</i> (Emery, 1894) | CAMP RENG | X | X | X | | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus senex</i> (Smith, 1858) | CAMP SENE | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Camponotus sericeiventris</i> (Guérin-Méneville, 1838) | CAMP SERI | X | X | X | X | X | X | X | | |
| <i>Camponotus</i> sp.09 | CAMP SP09 | X | X | | | X | X | | | X |
| <i>Camponotus</i> sp.10 | CAMP SP10 | | | | | | X | X | X | X |
| <i>Camponotus</i> sp.37 | CAMP SP37 | X | X | X | X | | | | | |
| <i>Camponotus</i> sp.42 | CAMP SP42 | | | | | | | | | X |
| <i>Camponotus</i> sp.52 | CAMP SP52 | X | X | X | | | X | | | |
| <i>Camponotus</i> sp.65 | CAMP SP65 | X | | | | | X | | X | X |
| <i>Myrmelachista nodigera</i> (Mayr, 1887) | MYRL NODI | X | X | X | X | X | X | | X | |
| <i>Myrmelachista</i> sp.05 | MYRL SP05 | | | | | | X | | | |
| <i>Nylanderia</i> sp.01 | NYLA SP01 | | | | | | X | | | |
| MYRMICINAE | | | | | | | | | | |
| <i>Atta laevigata</i> (Smith, 1858) | ATTA LAEV | X | | | X | X | X | X | X | X |
| <i>Cephalotes adolphi</i> (Emery, 1906) | CEPH ADOL | X | X | | | X | X | X | | X |
| <i>Cephalotes angustus</i> (Mayr, 1862) | CEPH ANGU | X | | | X | X | X | | | |
| <i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758) | CEPH ATRA | X | | X | | X | X | X | X | X |

| | | | | | | | | |
|--|------------|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Cephalotes betoi</i> (De Andrade, 1999) | CEPH BETO | | | | | X | X | |
| <i>Cephalotes borgmeieri</i> (Kempf, 1951) | CEPH BORG | | | | | X | | X |
| <i>Cephalotes clypeatus</i> (Fabricius, 1804) | CEPH CLYP | X | | | | | | |
| <i>Cephalotes cordatus</i> (Smith, 1853) | CEPH CORD | X | | | | X | X | X |
| <i>Cephalotes depressus</i> (Klug, 1824) | CEPH DEPR | X | | | | X | | X |
| <i>Cephalotes eduarduli</i> (Forel, 1921) | CEPH EDUA | | | X | X | X | | |
| <i>Cephalotes grandinosus</i> (Smith, 1860) | CEPH GRAN | X | X | X | X | X | | X |
| <i>Cephalotes liepini</i> (De Andrade, 1999) | CEPH LIEP | X | | | | | | |
| <i>Cephalotes maculatus</i> (Smith, 1876) | CEPH MACU | X | X | X | | | | |
| <i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius, 1804) | CEPH MINU | X | | | X | X | | |
| <i>Cephalotes pallens</i> (Klug, 1824) | CEPH PALL | X | | | | | | X |
| <i>Cephalotes pellans</i> (De Andrade 1999) | CEPH PELL | X | X | | | | X | X |
| <i>Cephalotes persimilis</i> (De Andrade 1999) | CEPH PERS | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824) | CEPH PUSI | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Cephalotes</i> sp. 01 | CEPH SP01 | | | | | | | X |
| <i>Crematogaster</i> sp.02 | CREM SP02 | X | | | | | | X |
| <i>Crematogaster</i> sp.06 | CREM SP06 | | | | | | X | X |
| <i>Crematogaster</i> sp.18 | CREM SP18 | X | X | X | X | X | | X |
| <i>Crematogaster</i> sp.19 | CREM SP19 | X | | | | | | |
| <i>Nesomyrmex asper</i> (Mayr, 1887) | NESO ASPE | X | | | | | | |
| <i>Nesomyrmex spininodis</i> (Mayr, 1887) | NESO SPIN | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Pheidole</i> <i>fracticeps</i> (Wilson, 2003) | PHEI FRAC | | | | | X | | |
| <i>Pheidole megacephala</i> (Fabricius, 1793) | PHEI MEGA | X | | | | | | X |
| <i>Pheidole oxyops</i> (Forel, 1908) | PHEI OXYO | X | | | | X | | |
| <i>Pheidole radoszkowskii</i> (Mayr, 1884) | PHEI RADO | | | | | | X | |
| <i>Pheidole susannae</i> (Forel, 1886) | PHEI SUSA | | | | X | X | | |
| <i>Pheidole triconstricta</i> (Forel, 1886) | PHEI TRIC | X | X | | X | X | | |
| <i>Pheidole vafra</i> (Santschi, 1923) | PHEI VAFRA | | | | X | X | | |

| | | | | | | | | | | |
|--|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Pheidole</i> sp.03 | PHEI SP03 | X | X | X | | | X | | | |
| <i>Pheidole</i> sp.01 | PHEI SP01 | | | | | | | X | | |
| <i>Solenopsis substituta</i> (Santschi, 1925) | SOLE SUBS | | | X | | | X | X | | |
| <i>Solenopsis</i> sp.01 | SOLE SP01 | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Solenopsis</i> sp.03 | SOLE SP03 | | | X | | | | | | |
| <i>Solenopsis</i> sp.28 | SOLE SP28 | X | X | X | | X | X | | | |
| <i>Wasmannia lutzi</i> (Forel, 1908) | WASM LUTZ | X | X | X | | X | X | | X | |
| <i>Xenomyrmex</i> sp.02 | XENO SP02 | | | | X | | | | | X |
| PONERINAE | | | | | | | | | | |
| <i>Hypoponera</i> sp.01 | HYPO SP01 | X | | | | | | | | |
| <i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804) | NEOP VILL | X | X | X | | X | X | X | | X |
| PSEUDOMYRMECINAE | | | | | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex eduardi</i> (Forel, 1912) | PSEU EDUA | X | | | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870) | PSEU ELON | X | X | X | X | | X | X | X | X |
| <i>Pseudomyrmex filiformis</i> (Fabricius, 1804) | PSEU FILI | | | X | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804) | PSEU GRAC | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Pseudomyrmex kuenckeli</i> (Emery, 1890) | PSEU KUEN | X | X | X | | | X | | | X |
| <i>Pseudomyrmex lizeri</i> (Santschi, 1922) | PSEU LIZE | X | | | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex maculatus</i> (Smith, 1855) | PSEU MACU | X | X | X | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex sericeus</i> (Mayr, 1870) | PSEU SERI | X | | | | | | | | |
| <i>Pseudomyrmex simplex</i> (Smith, 1877) | PSEU SIMP | X | X | X | X | | X | | X | X |
| <i>Pseudomyrmex tenuissimus</i> (Emery, 1906) | PSEU TNSS | X | X | X | | | X | | | |
| <i>Pseudomyrmex unicolor</i> (Smith, 1855) | PSEU UNIC | X | X | | | | X | | X | X |
| <i>Pseudomyrmex urbanus</i> (Smith, 1877) | PSEU URBA | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Pseudomyrmex</i> sp.11 | PSEU SP11 | X | X | | | | | | | |
| TOTAL | | 67 | 43 | 40 | 29 | 40 | 60 | 31 | 45 | 47 |