

**Universidade Federal de Uberlândia**  
**Instituto de Biologia**

**EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DAS FORMIGAS  
CORTADEIRAS DE FOLHA (*ATTA*) SOBRE A DINÂMICA DA  
VEGETAÇÃO EM UMA SAVANA NEOTROPICAL**

**ALAN NILO DA COSTA**

**2013**

ALAN NILO DA COSTA

**EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DAS FORMIGAS  
CORTADEIRAS DE FOLHA (*ATT4*) SOBRE A DINÂMICA DA  
VEGETAÇÃO EM UMA SAVANA NEOTROPICAL**

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

Orientador  
Prof. Dr. Heraldo L. Vasconcelos

UBERLÂNDIA  
Fevereiro - 2013

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

**Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.**

---

C837e Costa, Alan Nilo da 1979-  
2013 Efeitos diretos e indiretos das formigas cortadeiras de folha (*Atta*) sobre a dinâmica da vegetação em uma savana neotropical / Alan Nilo da Costa. -- 2013.  
108 f. : il.

Orientadora: Heraldo L. Vasconcelos.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Ecossistemas - Savanas - Teses. 3. Formiga-cortadeira - Cerrados - Teses. 4. Saúva (Formiga) - Teses. I. Vasconcelos, Heraldo Luís de. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

---

# **EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DAS FORMIGAS CORTADEIRAS DE FOLHA (*ATT4*) SOBRE A DINÂMICA DA VEGETAÇÃO EM UMA SAVANA NEOTROPICAL**

Doutorando: Alan Nilo da Costa

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

Tese aprovada em: \_\_\_\_ / \_\_\_\_ / 2013

Banca examinadora:

Prof. Dra. Inara R. Leal: \_\_\_\_\_

Prof. Dra. Karine S. Carvalho: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Glein M. Araujo: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Emilio M. Bruna: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Heraldo L. Vasconcelos: \_\_\_\_\_  
(Orientador)

UBERLÂNDIA  
Fevereiro – 2013

## **Agradecimentos**

Agradeço, em especial, ao Prof. Dr. Heraldo L. de Vasconcelos pelas oportunidades oferecidas, pela confiança depositada e pela enorme paciência despendida durante a orientação no meu doutoramento;

Agradeço ao Prof. Emilio M. Bruna pelas sugestões ao meu projeto, pela grande receptividade e pela orientação na realização dos trabalhos durante o meu estágio em seu laboratório;

Agradeço a Pós-graduação em Ecologia e Conservação em Recursos Naturais e a Universidade Federal de Uberlândia pela estrutura oferecida e pela oportunidade de realização do meu curso de doutorado;

Agradeço a Maria Angélica pela paciência e pelo eficiente trabalho realizado;

Agradeço a University of Florida estrutura oferecida e pela oportunidade de realização do meu estágio;

Agradeço a Capes por todo o apoio financeiro;

Agradeço aos amigos José Xavier, Jorge, Flávio, Elmo, Diogo pelo companheirismo, pela troca de ideias e pela ajuda em campo;

Agradeço a Aline, Mardiane, Thiago e Bruno pela enorme contribuição nas atividades de campo;

Agradeço, aos meus amigos e companheiros Ernane e Fabiane pela calorosa recepção e pela confiança em me receber em sua casa;

Agradeço a todos os meus companheiros de laboratório pela amizade, críticas e sugestões;

Por último, e não menos importante agradeço a enorme amizade, carinho e apoio oferecido incondicionalmente pela minha esposa Lenimar e meus melhores amigos Fred e Fernanda.

# ÍNDICE

|                                                                                                                                                   | Página    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| RESUMO .....                                                                                                                                      | v         |
| ABSTRACT .....                                                                                                                                    | vi        |
| INTRODUÇÃO GERAL .....                                                                                                                            | 01        |
| Referências bibliográficas .....                                                                                                                  | 03        |
| <b>CAPÍTULO 1: Impacto das saúvas (<i>Atta</i>: Formicidae) no consumo de sementes e na sobrevivência de plântulas no Cerrado .....</b>           | <b>06</b> |
| Resumo .....                                                                                                                                      | 07        |
| Introdução .....                                                                                                                                  | 08        |
| Métodos .....                                                                                                                                     | 11        |
| Resultados .....                                                                                                                                  | 18        |
| Discussão .....                                                                                                                                   | 23        |
| Conclusões .....                                                                                                                                  | 29        |
| Referências bibliográficas .....                                                                                                                  | 31        |
| <b>CAPÍTULO 2: Modificações nas condições ambientais e na vegetação encontradas sobre os saúveiros (<i>Atta</i>: Formicidae) no Cerrado .....</b> | <b>36</b> |
| Resumo .....                                                                                                                                      | 37        |
| Introdução .....                                                                                                                                  | 38        |
| Métodos .....                                                                                                                                     | 40        |
| Resultados .....                                                                                                                                  | 47        |
| Discussão .....                                                                                                                                   | 62        |
| Conclusões .....                                                                                                                                  | 69        |
| Referências bibliográficas .....                                                                                                                  | 69        |
| <b>CAPÍTULO 3: Dinâmica da vegetação sobre os saúveiros (<i>Atta</i>: Formicidae) no Cerrado .....</b>                                            | <b>75</b> |
| Resumo .....                                                                                                                                      | 76        |
| Introdução .....                                                                                                                                  | 77        |
| Métodos .....                                                                                                                                     | 79        |
| Resultados .....                                                                                                                                  | 89        |
| Discussão .....                                                                                                                                   | 98        |
| Conclusões .....                                                                                                                                  | 104       |
| Referências bibliográficas .....                                                                                                                  | 104       |
| CONCLUSÕES GERAIS .....                                                                                                                           | 108       |

## RESUMO

Costa, Alan N. 2013. Efeitos diretos e indiretos das formigas cortadeiras de folhas (*Atta*) sobre a dinâmica da vegetação em uma savana Neotropical. Tese de Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 104p.

As formigas são peças fundamentais na dinâmica dos diversos ecossistemas terrestres. Na região Neotropical o grupo das saúvas se destaca porque a atividade de desfolha e construção dos ninhos por essas formigas podem afetar direta e indiretamente o crescimento, a reprodução e a sobrevivência das plantas. Entretanto, o impacto desses efeitos na dinâmica de recrutamento de plantas permanece obscuro para a maioria das espécies de saúva em diversos ambientes. Assim, o presente trabalho buscou determinar se a herbivoria e a construção dos ninhos pelas formigas cortadeiras de folha (*Atta*) influi sobre a estrutura e dinâmica da vegetação do cerrado. Mais especificamente buscou-se (a) determinar se a atividade de forrageio das saúvas tem impactos negativos no recrutamento de plântulas, (b) estabelecer se a presença dos ninhos modifica as condições ambientais na área próxima e (c) se as possíveis mudanças se refletem em alterações nos padrões da vegetação (abundância e riqueza de plantas) na área do sauveiro. Os resultados do presente trabalho mostram que ocorre uma maior remoção de propágulos nas áreas com atividade de saúvas e que o consumo destas formigas corresponde a um terço da remoção total de propágulos. Ainda, a desfolha das plântulas atacadas pelas saúvas tende a ser mais intensa do que aquela realizada pelos demais herbívoros, mas apenas em algumas espécies as plântulas apresentam menor sobrevivência devido à desfolha pelas saúvas. Nas fisionomias de cerrado *s.s.* ralo, cerrado *s.s.* denso e mata semidecídua a construção e manutenção dos ninhos pelas saúvas produziu modificações nas condições do ambiente, com redução da biomassa serapilheira, alteração da dureza do solo, elevação da temperatura, redução da umidade e diminuição da concentração de nutrientes (N, P, e K) no solo sobre o murundu dos sauveiros, quando comparado com o solo na área do entorno do ninho. Enquanto isso, a cobertura arbustivo-arbórea se manteve a mesma sobre o sauveiro e o entorno. Com isso, foram registrados diferentes padrões de vegetação sobre os sauveiros ativos, que em geral apresentam uma menor abundância e riqueza de espécies tanto de plantas pequenas (altura > 20 cm) quanto de grandes (altura entre 20 e 120 cm), existindo também uma vegetação menos densa e empobrecida sobre os sauveiros inativos. No monitoramento da dinâmica da vegetação sobre os sauveiros, em comparação com o entorno do ninho, foi possível observar que existe uma tendência de redução da emergência e ocorre uma pronunciada redução da sobrevivência de plântulas. Aparentemente, o impacto do sauveiro no recrutamento de plântulas se deve pelas condições microclimáticas menos amenas, da intensa desfolha e pelo soterramento das plantas no local, enquanto que a baixa concentração de nutrientes no solo parece não ter efeitos. Os resultados encontrados reforçam a importância do impacto das saúvas na dinâmica da vegetação e demonstram que a intensa atividade de forrageio aliada às modificações no ambiente em consequência da construção e manutenção dos sauveiros tem impactos negativos no recrutamento das plântulas no cerrado.

**Palavras-chave:** savana neotropical, recrutamento de plantas, saúva, herbivoria, engenharia de ecossistema, Cerrado.

## ABSTRACT

Costa, Alan N. 2013. Direct and indirect effects of leaf-cutting ants (*Atta*) on vegetation dynamic in a Neotropical savanna. Doct. thesis. UFU. Uberlândia-MG. 104p.

Ants are fundamental organisms in the dynamics of several terrestrial ecosystems. In the Neotropical region, leaf-cutting ants detach because their herbivory activity and nest construction have direct and indirect effects on grow, reproduction and survivor of plants. However, the impact of these effects on the dynamics of seedling recruitment remains poorly investigated for the majority of leaf-cutting ants species in many ecosystems. This study examined if herbivory and nest construction by leaf-cutting ants of the *Atta* genus, could modify the vegetation structure and dynamics in a Brazilian Cerrado, a savanna ecosystem. More specifically, it determined if (a) the foraging activity of leaf-cutting ants have negative impacts in seedling recruitment, (b) nest modify the environmental conditions and (c) the possible changes return different vegetation patterns (abundance and richness) on *Atta* nest mounds in some Cerrado's physiognomies. The results present that diaspore removal is higher at areas with leaf-cutting ants and consume of diaspores by this insects correspond one-third of the total removal at ground level. In addition, defoliation by leaf-cutting ants is more intense than by others herbivores, but just some species shown less survivor rates in unclosed seedling to *Atta* foraging. At all physiognomy studied (cerrado ralo, cerrado denso and mata semidecídua), nest construction and maintenance produced significant modifications on soil conditions on mound nest, including reduction of litterfall biomass, alteration of resistance to penetration, elevation of temperature, less humidity and low nutrients concentration (N, P e K), when compared with surrounding area. Also sample plots on active nests had different vegetation patterns, less abundance and richness of both small (height < 20 cm) and large plants (20 – 120 cm) on nest, when compared to the surrounding area. Abandoned nest and surrounding area had similar abundance of small plants, but species richness of small plants and abundance/richness of large plants was still reduced on nests. In the experiments with vegetation dynamics, it was possible to observe a tendency of reduction in emergency and a pronounced mortality of seedling on activity nests. The negative impact of nests on seedling recruitment appear to come from the less mild micro-climate conditions, intense defoliation and burial, while low nutrients concentration had no significant effects. The findings in this study indicate that intense foraging activity and nest presence may reduce the seedling recruitment in savanna environment and reinforce the relevance of leaf-cutting, and possibly of others organisms, on vegetation dynamics in the Cerrado.

**Key-words:** Neotropical savanna, plant recruitment, herbivory, ecosystem engineer, Cerrado.

## INTRODUÇÃO GERAL

As formigas (Formicidae: Hymenoptera) compõem um grupo altamente diverso, com cerca de 12.500 espécies descritas, mas com estimativa de existir até 25 mil espécies (Lach et al. 2010). Entre essa enorme diversidade existe um grupo distinto denominado de “formigas agricultoras” (Myrmicinae; Attini), no qual todas as espécies cultivam um fungo simbiote que representa a principal fonte de alimento para os membros da colônia (Hölldobler & Wilson 1990). As formigas cortadeiras de folhas, gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, cultivam esse fungo sobre um substrato formado exclusivamente por material vegetal coletado na vegetação ou na serapilheira (Cherrett 1989, Wirth et al. 2003). As 15 espécies que compõem o gênero *Atta*, popularmente conhecidas no Brasil como saúvas, apresentam uma distribuição geográfica restrita ao continente americano, como todas as demais espécies da tribo Attini (Weber 1966).

As saúvas em função do seu aparente papel como “herbívoros”, podem apresentar estreita relação com a estrutura e composição da vegetação (Rao et al. 2002, Terborgh et al. 2006). A desfolha pode alterar o crescimento, reprodução e sobrevivência das plantas atacadas (Cherrett 1986, Vasconcelos & Cherrett 1997, Meyer et al. 2011b, Mundim et al. 2012). A remoção da folhagem no dossel pode aumentar a penetração de luz no sub-bosque potencialmente favorecendo determinadas espécies vegetais (Corrêa et al. 2010, Wirth et al. 2003). Além disso, a manipulação e dispersão de sementes por essas formigas podem modificar as taxas de germinação (Leal & Oliveira 1998, Christianini & Oliveira 2009), o recrutamento (Farji-Brener & Silva 1996, Silva et al. 2007) e a distribuição espacial de algumas espécies de plantas (Christianini & Oliveira 2010, Dalling & Wirth 1998, Silva et al. 2007).

Aliado dos impactos causados pela herbivoria, as saúvas também podem afetar a dinâmica da vegetação através da construção dos seus ninhos. As colônias dessas formigas se abrigam em ninhos subterrâneos, com numerosas câmaras e galerias escavadas pelas operárias, as quais depositam a terra solta na superfície do solo formando enormes elevações de terra denominadas de murundu. Com isso, as saúvas se enquadram na categoria de engenheiros de ecossistema, que inclui todos os organismos que promovem mudanças pronunciadas no ambiente, terminando por interferir direta ou indiretamente na disponibilidade dos recursos para outras espécies, através da modificação, manutenção ou criação de habitats (Jones et al. 1994, 2010, Wright & Jones 2006). A engenharia desempenhada por algumas espécies de saúvas inclui mudanças na cobertura e características físico-químicas do solo (revisado por Farji-Brener 1992, Folgarait 1998), além de alterações nas condições microclimáticas na área do ninho e suas imediações (Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011a). Tais alterações no ambiente terminam por contribuir para a formação de diferentes padrões de vegetação registrados sobre os ninhos dessas formigas. Assim, a engenharia de ecossistema das saúvas pode influir sobre o desempenho das plantas, podendo impactar a diversidade e dinâmica da vegetação na escala da paisagem (Bieber et al. 2011, Farji-Brener & Silva 1995, Jonkman 1978, Sosa & Brazeiro 2012). Porém, as generalizações em relação ao impacto da engenharia das saúvas em diferentes ambientes devem ser cautelosas, porque os dados disponíveis até o presente se referem a poucas espécies de saúvas e advêm de estudos realizados principalmente em ambientes de floresta tropical úmida. Assim, estudos sistemáticos, com mais espécies de saúvas e em diversos ambientes, possibilitariam o melhor entendimento do papel dessas formigas na dinâmica da vegetação e como isto mudaria em diferentes ecossistemas.

O Cerrado brasileiro representa um interessante ecossistema para o estudo dos impactos da herbivoria e da engenharia das saúvas na vegetação. Primeiro, porque esses

insetos estão cotados como um dos principais grupos de herbívoros encontrados no Cerrado, consumido entre 13 e 17% da produção de folhas (Costa et al. 2008). Segundo, porque os saúveiros são elementos comuns na paisagem, ocorrendo densidades que chegam a 7 colônias adultas ha<sup>-1</sup> (Costa et al. 2008, Schoereder & Coutinho 1990, Viana et al. 2004). Por último, a paisagem em mosaico característico do Cerrado, que varia entre ambientes abertos dominados por gramíneas até ambientes fechados típicos de floresta (Oliveira-Filho & Ratter 2002), possibilita estudos sistemáticos comparando os impactos das saúvas na vegetação de ambientes de savana e floresta dentro de uma mesma localidade.

Assim, o objetivo do presente estudo foi determinar os efeitos diretos e indiretos das formigas cortadeiras de folha (*Atta* spp.) sobre a estrutura e a dinâmica de estabelecimento e recrutamento de plantas na vegetação de Cerrado. Mais especificamente, buscou-se (a) determinar se a atividade de forrageio das saúvas tem impactos negativos no recrutamento de plântulas, (b) estabelecer se a presença dos ninhos modica as condições ambientais na área próxima e (c) se as possíveis mudanças se refletem em alterações nos padrões da vegetação (abundância e riqueza de plantas) na área do saúveiro.

## Referências bibliográficas

- BIEBER, A.G.D., M. A. OLIVEIRA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2011. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? *Austral Ecol.* 36: p.220–232.
- CHERRETT, J., 1986. The biology, pest status and control of leaf-cutting ants. *Agric. Zool. Rev.* 1:: p.1–37.
- CHERRETT, J.M., 1989. Leaf-cutting ants. *In* H. Lieth and M. J. A. Werger (Eds.) *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studie.* pp. 473–488, Amsterdam: Elsevier.
- CHRISTIANINI, A. V, AND P.S. OLIVEIRA, 2009. The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. *Oecologia* 160: p.735–45.

- CHRISTIANINI, A. V., AND P.S. OLIVEIRA, 2010. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 98: p.573–582.
- CORRÊA, M.M., P.S.D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: p.103–115.
- COSTA, A.N., H.L. VASCONCELOS, E.H.M. VIEIRA-NETO, AND E.M. BRUNA, 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *J. Veg. Sci.* 19: p.849–854.
- DALLING, J., AND R. WIRTH, 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *J. Trop. Ecol.* p.705–710.
- FARJI-BRENER, A., AND J. SILVA, 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *J. Trop. Ecol.* 11: p.651–669.
- FARJI-BRENER, A.G., 1992. Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. *Ecol. Austral* 2: p.87–94.
- FARJI-BRENER, A.G., AND J. SILVA, 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *J. Trop. Ecol.* 12: p.163–168.
- FOLGARAIT, P., 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. Conserv.* 7: p.1221–1244.
- HÖLLDOLBLER, B., AND E.O. WILSON, 1990. *The Ants*, Cambridge: Belknap Press.
- JONES, C.G., J.L. GUTIÉRREZ, J.E. BYERS, J.A. CROOKS, J.G. LAMBRINOS, AND T.S. TALLEY, 2010. A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119: p.1862–1869.
- JONES, C.G., J.H. LAWTON, AND M. SHACHAK, 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *OIKOS* 69: p.373–386.
- JONKMAN, J., 1978. Nest of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *ZEITSCHRIFT FÜR Angew. Entomol. Appl. Entomol.* 86: p.25–34.
- LACH, L., C.L. PARR, AND K.L. ABBOTT, 2010. *Ant Ecology*, New York: Oxford University Press.
- LEAL, I., AND P. OLIVEIRA, 1998. Interactions between fungus growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 30: p.170–178.
- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011a. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecol. Entomol.* 36: p.14–24.

- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011b. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecol.* 36: p.779–790.
- MUNDIM, F.M., E.M. BRUNA, E.H.M. VIEIRA-NETO, AND H.L. VASCONCELOS, 2012. Attack frequency and the tolerance to herbivory of Neotropical savanna trees. *Oecologia* 168: p.405–14.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., AND J.T. RATTER, 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 91–120, New York: Columbia University Press.
- RAO, M., J. TERBORGH, AND P. NUÑEZ, 2002. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conserv. Biol.*
- SCHOEREDER, J.H., AND L.M. COUTINHO, 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. *Rev. Bras. Entomol.* 35: p.229–236.
- SILVA, P.D., I.R. LEAL, R. WIRTH, AND M. TABARELLI, 2007. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. *Rev. Bras. Botânica* 30: p.553–560.
- SOSA, B., AND A. BRAZEIRO, 2012. Local and landscape-scale effects of an ant nest construction in an open dry forest of Uruguay. *Ecol. Entomol.* 37: p.252–255.
- TERBORGH, J., K. FEELEY, M. SILMAN, P. NUNEZ, AND B. BALUKJIAN, 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *J. Ecol.* 94: p.253–263.
- VASCONCELOS, H.L., AND J.M. CHERRETT, 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *J. Trop. Ecol.* 13: p.357–370.
- VIANA, L., J. SANTOS, AND L. ARRUDA, 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith)(Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. *Neotrop. Entomol.* p.1999–2001.
- WEBER, N., 1966. Fungus-growing ants. *Sci. (New York, NY)* 153: p.587–604.
- WIRTH, R., H. HERZ, R.J. RYEL, W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOLBLER, 2003. *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama* Ecological., Berlin: Springer.
- WRIGHT, J.P., AND C.G. JONES, 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years On: progress, limitations, and challenges. *Bioscience* 56: p.203.

## **CAPÍTULO 1**

### **Impacto das saúvas (*Atta*: Formicidae) no consumo de sementes e na sobrevivência de plântulas em vegetação de cerrado**

## Resumo

As saúvas são consideradas os herbívoros dominantes na região Neotropical, mas o impacto da atividade dessas formigas na estrutura e dinâmica da vegetação foi pouco estudado nos diversos ambientes em que estas são encontradas. No Cerrado Brasileiro, tem-se dado grande ênfase a influência dos fatores físicos nos padrões encontrados na vegetação, desconsiderando a importância das interações planta-animal como relevantes e ignorando a ação dos herbívoros como as saúvas. No presente trabalho, utilizou-se da manipulação experimental de diásporos e plântulas de doze diferentes espécies para determinar se a atividade das saúvas reduz o estoque de sementes e a abundância de plântulas em vegetação de cerrado. Os resultados dos experimentos mostram que ocorre uma maior remoção de diásporos de quase todas as espécies testadas nas áreas com atividade de saúvas em relação às áreas sem saúvas, existindo uma importante variação na remoção entre as espécies. Em média, esse acréscimo correspondeu a um terço da remoção total de diásporos registrada, estabelecendo a importância do consumo das saúvas na redução dos estoques de sementes. O experimento com transplante de plântulas demonstrou que a desfolhada pelas saúvas foi mais intensa do que aquela realizada pelos demais herbívoros, porém essa herbivoria tem, aparentemente, um reduzido impacto na sobrevivência das plantas atacadas. Com isso, não se observou uma redução significativa na abundância de plântulas nas áreas com saúvas. Os resultados encontrados reforçam a importância do impacto das saúvas na dinâmica da vegetação, com possíveis efeitos no recrutamento de plântulas, principalmente através da massiva predação de sementes, tendo a desfolha um efeito menos pronunciado.

## Introdução

As formigas cortadeiras de folhas do gênero *Atta* (saúvas) são consideradas os “herbívoros dominantes” na região Neotropical (Cherrett 1989), consumindo mais material vegetal que qualquer outro grupo de diversidade semelhante (Hölldobler & Wilson 1990). Uma única colônia adulta desses insetos pode coletar entre 50 e 500 kg de biomassa vegetal seca por ano em ambientes de savana (Costa et al. 2008), chegando a quase uma tonelada em ambientes de floresta (Wirth et al. 2003). Além de folhas verdes, o material coletado pelas saúvas inclui também frutos e sementes, flores, ramos e até material não verde recolhido da serapilheira (Costa et al. 2008, Falcão et al. 2011, Wirth et al. 2003). Todo esse material provem de uma enorme variedade de espécies vegetais, sendo atribuído para as saúvas o papel ecológico de “herbívoros generalistas” (Rockwood 1977). Contudo, ainda não se definiu precisamente qual a profundidade do impacto da intensa e ampla atividade de herbivoria desempenhada pelas saúvas na estrutura e dinâmica da vegetação em alguns ecossistemas na região Neotropical.

Nos ecossistemas savânicos que ocorrem na América do Sul, como o Cerrado Brasileiro, a herbivoria das saúvas pode ser um importante agente modificador da vegetação ao longo da paisagem. O Cerrado representa a principal extensão de savanas na América do Sul, com quase 2 milhões de km<sup>2</sup>, cobrindo quase 20% do território brasileiro. Neste ecossistema ocorrem cinco espécies de saúva, *Atta goiana* Gonçalves, *Atta capiguara* Gonçalves, *Atta bisphaerica* Forel, *Atta sexdens* L. e *Atta laevigata* F. Smith. As duas espécies com maior distribuição são *A. sexdens* e *A. laevigata* (Mariconi 1970), podendo ser encontrada altas densidades (entre 2,7 a 7 ninhos ha<sup>-1</sup>) das duas espécies em algumas localidades do Cerrado (Costa et al. 2008, Schoereder & Coutinho 1990, Viana et al. 2004). A herbivoria foliar dessas formigas fica entre 13 e 17% da produção anual de folhas no cerrado,

chegando a quase quatro vezes a desfolha causada por todos os outros insetos herbívoros juntos (Costa et al. 2008). Porém, na literatura há grande ênfase para a influência da longa estação seca, da frequente ocorrência de fogo e da baixa disponibilidade de nutrientes no solo na sobrevivência e distribuição das plantas do cerrado (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Em contrapartida, se ignora a ação dos herbívoros (tais como as saúvas) e outras interações planta-animal como relevantes para os padrões encontrados na vegetação (Marquis et al. 2002).

A massiva predação de sementes seria uma forma pela qual as saúvas poderiam influir na abundância das plantas na vegetação, principalmente no estrato regenerativo. As sementes coletadas pelas saúvas são transportadas para o interior do ninho onde podem ser utilizadas como substrato para o cultivo do fungo simbiote ou serem descartadas em cavidades profundas junto com o resto do lixo da colônia (Hölldobler & Wilson 1990). Naturalmente, nestas condições as sementes têm a sua sobrevivência comprometida. Outra parte das sementes coletadas não termina efetivamente predada pelas saúvas, sendo estas despulpadas e posteriormente descartadas na superfície do solo, principalmente na área próximo ao ninho (Dalling & Wirth 1998, Leal & Oliveira 1998, Silva et al. 2007, Christianini & Oliveira 2010). A limpeza dessas sementes pode reduzir a incidência de ataques por patógenos e favorecer a germinação das sementes (Christianini et al. 2007, Leal & Oliveira 1998). Independente do destino da semente, na Mata Atlântica brasileira, a atividade de coleta das saúvas parece contribui para a redução do estoque de sementes nas áreas forrageadas, terminando por afetar a quantidade de plântulas germinadas e empobrecendo a vegetação no local (Silva et al. 2012). Recentemente, demonstrou-se que são mantidas altas taxas de remoção de sementes ao longo dos diferentes ambientes que compõem a paisagem do Cerrado e que a exclusão dos predadores pode resultar em um aumento do número de plântulas estabelecidas (Vaz Ferreira et al. 2011). Porém, ainda não foi determinado no Cerrado se as

saúvas efetivamente elevam as taxas de remoção de sementes nas áreas onde forrageiam ou se na sua ausência esta remoção de sementes seria suplementada pela atividade de outros organismos.

A redução da sobrevivência das plântulas desfolhadas pelas saúvas poderia também contribuir para a redução da abundância de plantas no estrato regenerativo. Nas florestas tropicais, as plântulas desfolhadas pelas saúvas apresentam menor crescimento e sobrevivência do que as plântulas não atacadas (Meyer et al. 2011, Vasconcelos & Cherrett 1997). Ainda, muitas espécies de saúvas são seletivas e atacam com maior frequência plantas de algumas espécies do que de outras (Falcão et al. 2011, Vasconcelos & Fowler 1990). Como consequência dessa seleção das plantas atacadas realizada pelas saúvas nas florestas, o impacto da desfolha na sobrevivência varia entre diferentes espécies, com registro de maior mortalidade nas espécies mais frequentemente atacadas (Vasconcelos & Cherrett 1997). Os fatores que determinam quais as plantas a serem atacadas incluem a quantidade de nutrientes presentes nas folhas, a qualidade e quantidade de compostos secundários, a dureza e o conteúdo de água (Howard 1987, 1988, Hubbell & Wiemer 1983, Rockwood 1975). No Cerrado, as saúvas desenvolvem o mesmo forrageio seletivo (Costa 2007), concentrando sua desfolha principalmente nas espécies cujas plantas apresentam maior concentração de nutrientes nas folhas (Mundim et al. 2009). O potencial impacto das saúvas na sobrevivência de plântulas de diferentes espécies e o reflexo da seleção na composição da vegetação ainda carece de serem investigados no Cerrado.

Nas últimas décadas, observou-se um progressivo aumento da pressão antrópica sobre o Cerrado, com a substituição de mais de 50% do ambiente natural por áreas de cultivo ou pastagens, estando menos de 2,2 % da área legalmente protegida (Klink & Machado 2005). Sabe-se que a abundância de colônias de saúvas tende a aumentar em consequência da perturbação ou degradação da vegetação (Dohm et al. 2011, Farji-Brener 2001, Rao 2000,

Vasconcelos et al. 2006, Wirth et al. 2007). Com isso, pode-se supor que a relevância das saúvas na dinâmica da vegetação esteja crescendo com a fragmentação da paisagem do Cerrado, ocorrendo um progressivo aumento da pressão desses insetos sobre o recrutamento de plantas. Assim, o presente estudo investigou se as saúvas são capazes de reduzir o estoque de sementes e a abundância de plântulas nas áreas de forrageio das colônias.

Para estabelecer qual o papel desempenhado pelas saúvas na remoção de sementes e sobre a abundância de plântulas do Cerrado, o presente trabalho teve como objetivos: a) determinar as taxas de remoção de diásporos de diferentes espécies de plantas entre áreas com e sem presença de saúvas; b) estabelecer se a desfolha diminui a taxa de sobrevivência de plântulas dessas mesmas espécies e c) estimar se a composição da vegetação no Cerrado poderia ser modificada pela remoção de sementes e mortalidade das plântulas desfolhadas nas áreas com atividade de saúvas em comparação com aquelas sem atividade.

## **Material e Métodos**

### ***Área de estudo***

O presente trabalho foi realizado na Estação Ecológica do Panga (19°10'45''S, 48°23'44''O) com área de 404 ha localizada a 30 km do município de Uberlândia-MG. O clima local é subtropical com duas estações bem definidas: a estação seca (de maio a setembro) e a estação chuvosa (de outubro a abril). Na região a temperatura média e a precipitação anual são de 23° C e 1600 mm, respectivamente (Dados da Estação Climatológica do Campus Santa Mônica da Universidade Federal de Uberlândia no período de 2001 – 2010). O solo predominante na reserva é o latossolo vermelho-amarelo de baixa fertilidade e com acidez variando entre moderada a alta (Embrapa 1982).

Na reserva ocorre uma vegetação típica do Cerrado Brasileiro, com as formações savânicas denominadas de cerrado *stricto sensu* cobrindo 78% da área (Cardoso et al. 2009). Tipicamente, essa fisionomia apresenta variação na densidade de arbustos e árvores (Ribeiro & Walter 1998), sendo que no local onde foi realizado o presente trabalho a cobertura arbustivo-arbórea média é de 67% (variando entre 33 e 90%, N = 40 fotos) segundo dados de fotos da cobertura analisadas no programa Adobe Photoshop seguindo a metodologia estabelecida por Engelbrecht & Herz (2001) para câmeras regulares de 35 mm.

Na reserva, as colônias de saúva encontradas na fisionomia de cerrado *stricto sensu* são em maioria da espécie *A. laevigata*, apesar de ocorrer algumas poucas colônias de *A. sexdens* (Costa et al. 2008). O ninho de *A. laevigata*, como nas demais espécies de saúvas, é escavado ativamente no subsolo pelas operárias da colônia, sendo formado por inúmeras câmaras conectadas por uma extensa rede de galerias (Moreira et al. 2004). Algumas dessas galerias abrem-se na superfície do solo em olheiros, de onde partem trilhas de forrageio utilizadas para o transporte de material vegetal coletado longe do saúveiro. Essas trilhas são formadas com a remoção dos detritos sobre o solo pelas operárias da colônia. O forrageio das saúvas é agregado no espaço, sendo tanto maior a chance de uma semente ser coletada ou de uma plântula ser cortada quanto menor for a distância dessas em relação a uma trilha de forrageio (Vasconcelos 2002). Assim, a presença de trilhas ativas foi utilizada como referência para escolha das locais específicos para realização dos experimentos.

### ***Seleção das espécies de plantas***

Entre os arbustos e árvores mais abundantes na fisionomia de Cerrado estudada foram selecionadas doze espécies focais (TABELA 1) para coleta de diásporos (frutos e sementes) para teste de remoção e obtenção de sementes para produção de mudas para transplante. Todas as espécies selecionadas, referidas a partir daqui por seu nome genérico, são zoocóricas

e entre estas ocorre uma grande variação na forma e no tamanho dos seus diásporos (FIGURA 1). Em *Maprounea*, *Matayba*, *Siparuna* e *Virola* ocorrem frutos deiscentes que liberam sementes no ambiente contendo arilos para atração de dispersores, enquanto que as demais espécies liberam frutos carnosos, com uma ou mais sementes dependendo da espécie. A variação da massa dos diásporos entre as espécies foi de 28 a 7400 mg (N = 30 diásporos pesados por espécie).

**TABELA 1:** Espécies utilizadas nos experimentos de remoção de diásporos e transplante de plântulas entre locais com e sem atividade de saúvas (*Atta*) numa área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

| Família         | Espécie                                              |
|-----------------|------------------------------------------------------|
| Anacardiaceae   | <i>Tapirira guianensis</i> Aubl.                     |
| Euphorbiaceae   | <i>Maprounea guianensis</i> (Aubl.) M. Arg.)         |
| Melastomataceae | <i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana                 |
| Moraceae        | <i>Brosimum gaudichaudii</i> Tréc.                   |
| Myristicaceae   | <i>Virola sebifera</i> Aubl.                         |
| Myrtaceae       | <i>Eugenia calycina</i> Camb.                        |
| Myrtaceae       | <i>Myrcia rostrata</i> DC.                           |
| Nyctaginaceae   | <i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schimidt) Lund |
| Siparunaceae    | <i>Siparuna guianensis</i> Aubl.                     |
| Rubiaceae       | <i>Alibertia myrciifolia</i> K. Schum.               |
| Rubiaceae       | <i>Coussarea hydrangeaefolia</i> Benth. & Hook. f.   |
| Sapindaceae     | <i>Matayba guianensis</i> Aubl.                      |

### **Quantificação da remoção de diásporos**

Diásporos das espécies focais de plantas foram utilizados para determinar as taxas de remoção em áreas com e sem atividade de forrageio de saúvas. O experimento consistiu em expor diásporos para remoção nas áreas próximas às trilhas de forrageio e em áreas sem atividade de saúvas longe dessas mesmas trilhas, a não mais que a 20 m de distância. Os diásporos foram expostos sobre 20 placas plásticas transplantadas ( $\Theta = 10$  cm), recobertas com

solo ou serapilheira, organizadas em dois grides: um gride próximo à trilha e outro longe da trilha (FIGURA 2). As placas foram distribuídas de forma a constituir um gride com área de 10 m<sup>2</sup> (2 x 5 m). Ao longo de um transecto de aproximadamente 2 km foram colocados quinze pares de grides próximos às trilhas ativas de diferentes colônias de *A. laevigata* (uma por colônia). A remoção dos diásporos das espécies focais, uma por vez, foi acompanhada nestes grides por 24h, registrando-se no final o número de diásporos removidos.

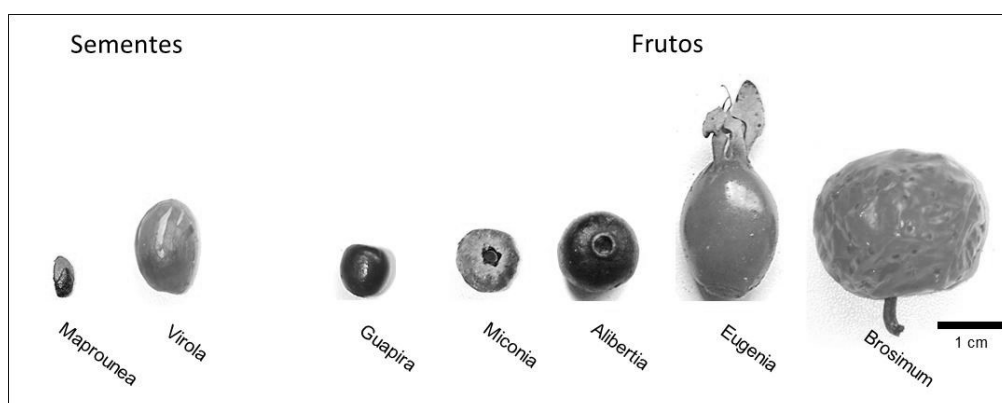


**FIGURA 1:** Diásporos de sete das doze espécies focais de plantas utilizadas no experimento de remoção de diásporos realizado por saúvas (*Atta*) em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

Os testes foram realizados entre agosto de 2011 e outubro de 2012 no período de disponibilidade dos frutos de cada espécie. Em decorrência do longo período de realização do experimento, muitas trilhas tornaram-se inativas entre o teste de diferentes espécies, sendo necessária a mudança de local dos grides. Devido as dimensões dos diásporos, nos testes com *Eugenia* e *Brosimum* foi utilizado apenas um diásporo por placa, totalizando 10 diásporos por gride (1 diásporo/m<sup>2</sup>). Enquanto isso, para as demais espécies com diásporos menores, foram colocados três por placa, totalizando 30 diásporos por gride (3 diásporos/m<sup>2</sup>).

A influência da massa do diásporo de cada espécie sobre a taxa de remoção por saúvas foi testada usando-se uma regressão linear. Para as espécies que apresentam diásporos carnosos que possuíam múltiplas sementes e que eram fragmentados pelas saúvas antes do

transporte, utilizou-se o valor médio da massa de cada semente na regressão. Para *Alibertia* e *Eugenia* esse valor foi obtido com a pesagem em separado de 30 sementes em separado e para *Miconia* foram pesadas 100 sementes em conjunto. As médias de diásporos removidos de cada espécie entre áreas com e sem saúvas foram comparadas com teste *t* (paramétrico) e teste de Mann-Whitney (não paramétrico). Nas análises com *Siparuna* e *Virola* os dados foram transformados ( $\log_{10} + 1$ ) para obtenção de distribuição normal e homogeneidade de variância.

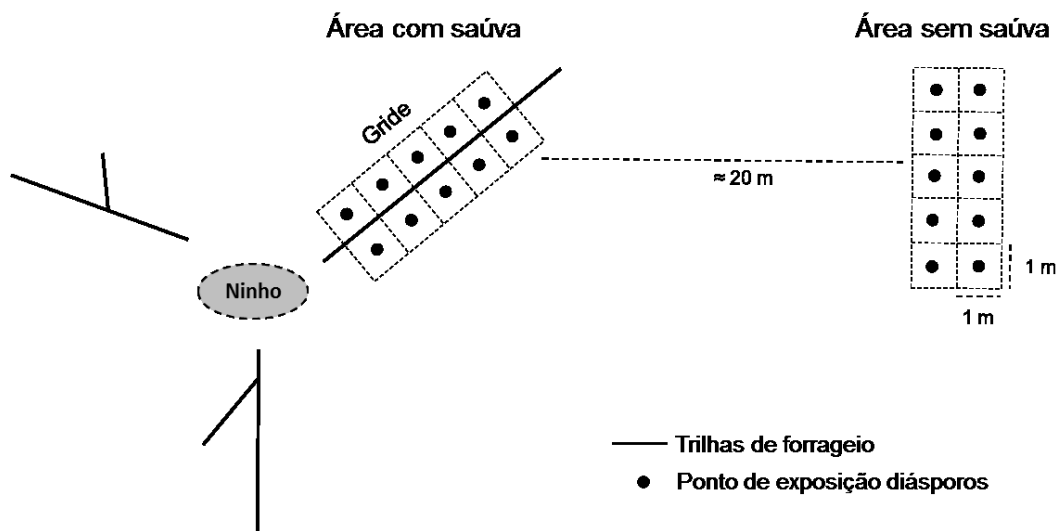


**FIGURA 2:** Esquema do gride de pontos realizado para experimento de remoção de diásporos de 12 espécies de plantas em áreas com e sem a atividade de forrageio da saúva *Atta laevigata* em uma área de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

### ***Quantificação da sobrevivência de plântulas desfolhadas***

Para estabelecer se a desfolha diminui a taxa de sobrevivência das espécies focais, foram transplantadas plântulas destas para o interior de 40 parcelas (área = 1,21 m<sup>2</sup> cada: Figura 3A) próximo de 20 trilhas ativas de 10 diferentes colônias de *A. laevigata*. Próximo a cada trilha foram estabelecidas duas parcelas (Figura 3A) separadas por não mais que 1,0 m para evitar efeitos da variação no ambiente sobre a sobrevivência na comparação entre os

tratamentos. Cada trilha selecionada tinha origem em um olheiro independente e os dois olheiros escolhidos por colônia estavam separados por uma distância mínima de 30 m. As parcelas receberam 36 plântulas cada, três plântulas de cada espécie focal, sendo que a posição de plantio destas dentro da parcela foi aleatorizada através de sorteio entre 49 possibilidades (FIGURA 3B). A densidade de plântulas em cada parcela foi de aproximadamente 30 plântulas/m<sup>2</sup>, densidade esta inferior àquela registrada na fisionomia de cerrado *stricto sensu* (34 plantas/m<sup>2</sup>; veja dados do Capítulo 3) no local de estudo. As 120 plântulas utilizadas por espécie foram obtidas a partir de sementes coletadas na área de estudo e germinadas em casa de vegetação entre os meses de setembro de 2010 e janeiro de 2011. Após a germinação, todas as plântulas foram mantidas na estufa, em sacos plásticos contendo solo coletado numa área de cerrado *stricto sensu* próximo à estufa, até a realização do transplante em fevereiro e março de 2011.

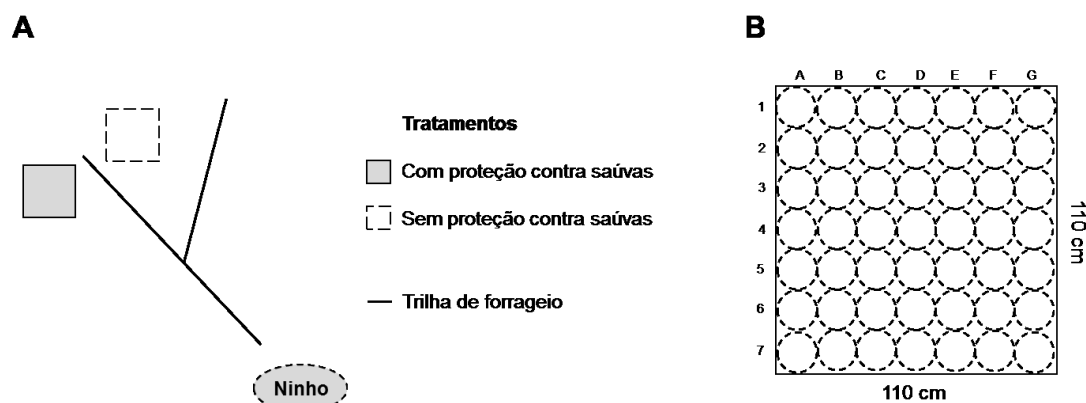


**FIGURA 3:** A: Esquema indicando a posição das duas parcelas (com e sem isolamento) estabelecidas próximo a cada uma das 20 trilhas de forrageio da saúva *Atta laevigata* em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. B: Esquema das 49 posições possíveis para plantio das 36 plântulas das espécies focais utilizadas no estudo. A posição de cada uma das plântulas foi determinada por sorteio.

Metade das parcelas, uma por trilha, receberam uma barreira em forma de fosso para impedir o acesso das saúvas às plântulas (FIGURA 4). Essa barreira foi confeccionada com

quatro barras de PVC (10 mm x 20 cm), dobradas e presas nos vértices por cola plástica. Uma camada de substância adesiva (Tangeofoot®) foi adicionada na parte interna da barreira para impedir o acesso das saúvas ao interior da parcela, não sendo necessário renovar essa camada durante o período de observação. Na outra parcela foi utilizada uma barreira controle que não impedia o acesso da saúva, sendo esta usada apenas para padronizar possíveis efeitos da estrutura plástica entre os dois tratamentos. Ambas as barreiras foram enterradas até o nível do solo para não dificultar a entrada no interior das parcelas de outros potenciais herbívoros.

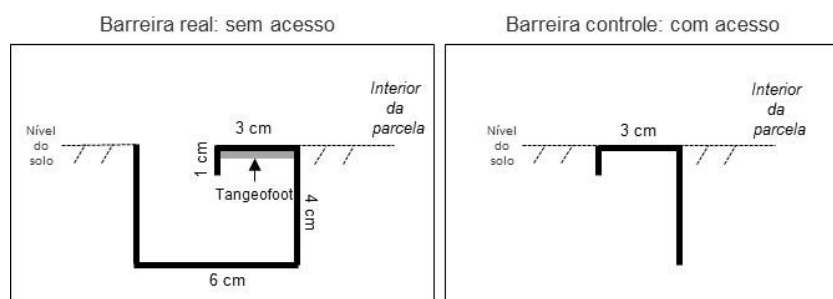


**FIGURA 4:** Diagrama das barreiras real e controle usadas nos tratamentos de parcelas com e sem proteção contra saúvas, respectivamente, delimitadas próximas a trilhas de forrageio ativas de saúveiros de *Atta laevigata* em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. As barreiras foram enterradas até o nível do solo.

A sobrevivência das plântulas foi monitorada quinzenalmente, entre abril de 2011 e março de 2012. O número de plântulas vivas de cada espécie focal foi comparado entre os tratamentos com e sem proteção contra saúvas utilizando-se o teste  $\chi^2$ . A abundância geral de plântulas (todas as espécies focais juntas) nas parcelas isoladas e não isoladas foi comparadas utilizando o teste  $t$ . Adicionalmente, em cada monitoramento foram registradas as plântulas desfolhadas por saúvas ou outros herbívoros (mastigadores, raspadores e minadores). A área foliar perdida pela plântula nestes ataques foi visualmente categorizada entre quatro níveis de dano em intervalos de 25% (1 – 25, ... , 76 – 100%). A frequência de plântulas nas diferentes categorias de dano entre os ataques de saúvas e outros herbívoros foi comparada com teste  $\chi^2$ .

## Resultados

### *Remoção de sementes*

No geral, quase 53% do total de diásporos expostos nos grids (n = 9.600) foram removidos após 24h. Em *Alibertia*, *Eugenia* e *Miconia* (espécies que apresentam diásporos com mais de uma semente) observou-se que os frutos muitas vezes foram fragmentados e transportados em porções menores por formigas de tamanho muito reduzido, apesar das dimensões relativamente grandes dos diásporos. A variação na taxa de remoção entre as espécies focais foi explicada em parte pela variação na massa dos diásporos (média na proporção de diásporos removidos =  $0,987 - 0,214 \times \log(\text{massa da semente})$ ;  $R^2 = 0,595$ ,  $F_{1,10} = 14,673$ ,  $P = 0,003$ ; FIGURA 5).

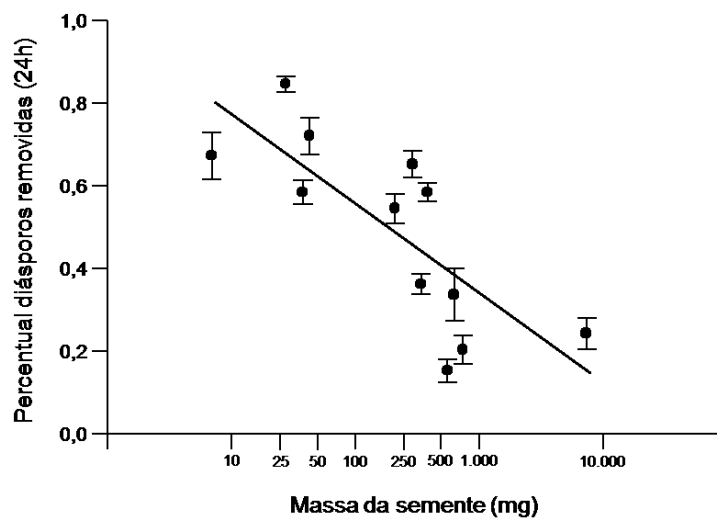


**FIGURA 5:** Relação entre a massa do diásporo (fruto ou sementes) e a taxa de remoção de em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. Os pontos indicam a média e linhas verticais indicam o desvio padrão em torno da média. Os dados os grids com e sem atividade de saúvas foram consideradas em conjunto para cada ponto.

A quantidade total de diásporos removidos nos grids instalados próximas às trilhas de forrageio (n = 3030) foi quase 50% maior que aquela registrada nos grids longe das trilhas (n = 2022). Entre as espécies, o percentual médio de remoção de diásporos nas áreas com atividade de saúvas variou entre 22 e 90% (média de 59%) enquanto nas áreas sem atividade das saúvas entre 5 e 81% (média de 39%). Em onze das espécies focais, o percentual médio de diásporos removidos nas áreas com atividade de saúvas foi maior que aquele registrado nas áreas sem atividade, sendo essa diferença significativa em oito das espécies e, ainda, marginalmente significativa em *Miconia* e *Siparuna* (FIGURA 6). O acréscimo na taxa de remoção de diásporos nas áreas com atividade de saúvas variou entre as espécies focais, indicando que a remoção por estas formigas é mais representativa para algumas espécies do que outras. Em *Myrcia* foi registrado o maior acréscimo na taxa de remoção (50%), seguida por *Alibertia* (30%), Tapirira (29%), *Guapira* (27%) e *Coussarea* (25%). Com isso, a proporção entre as espécies focais no estoque residual de diásporos foi alterada nas áreas com atividade de saúvas, quando comparadas com as áreas sem saúvas.

### ***Desfolha das plântulas***

Nas parcelas sem proteção contra saúvas, quase 45% (n = 323) das plântulas transplantadas foram atacadas pelas saúvas durante os doze meses de monitoramento. Ainda, nove plântulas distribuídas em sete das parcelas sem acesso para saúvas também foram cortadas pelas saúvas, sendo estas removidas das análises de comparação entre parcelas com e sem proteção contra saúvas. O número total de plântulas desfolhadas nas parcelas sem proteção foi muito variado entre as 12 espécies focais (Figura 7), sendo que cada plântula foi desfolhada pelas saúvas uma única vez.

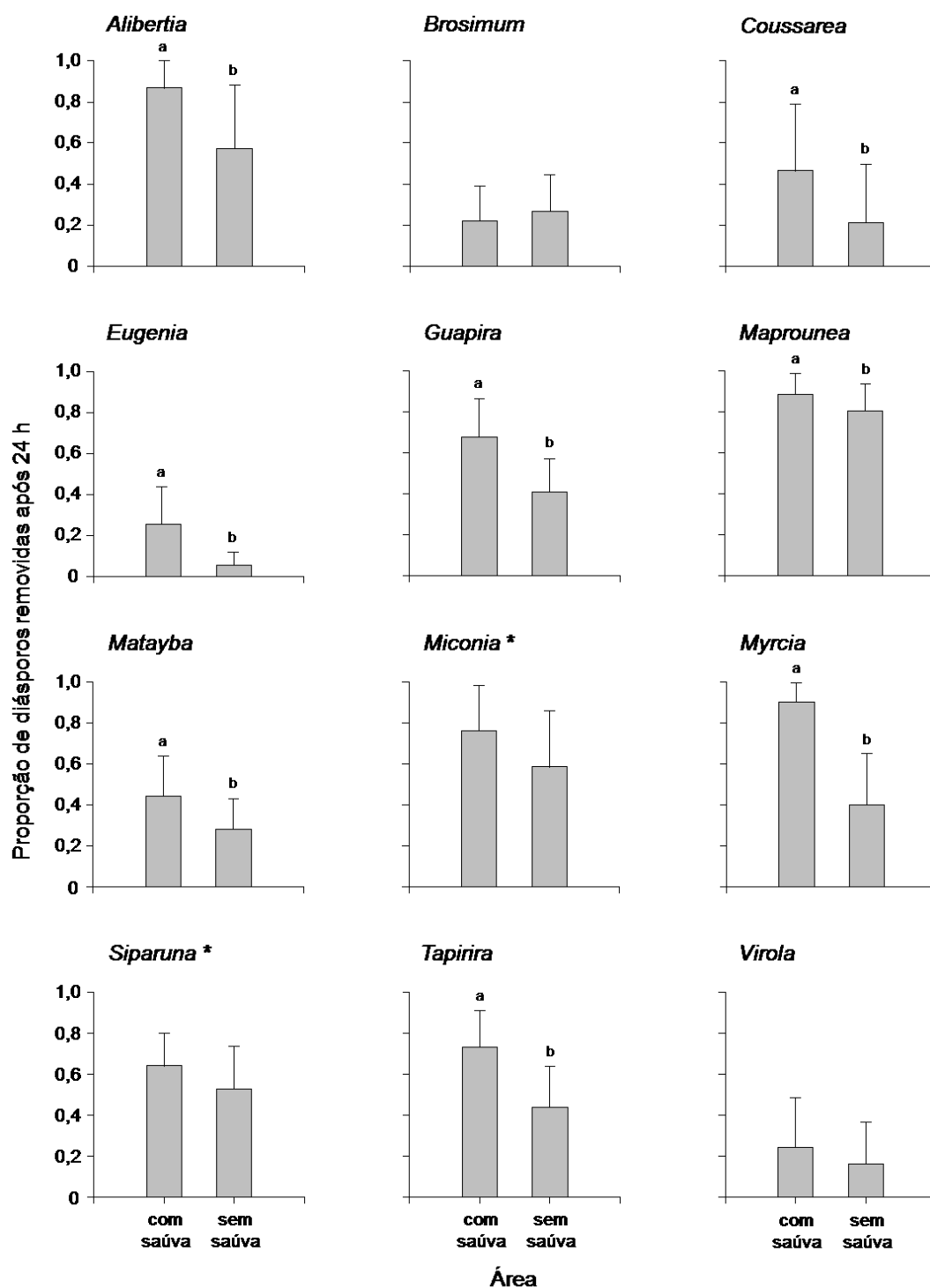


**FIGURA 6:** Comparação da proporção de sementes removidas de doze espécies de plantas entre áreas próximas (com saúva) e longe (sem saúva) de trilhas de forrageio ativas de colônias de *Atta laevigata* em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias (teste *t* e Mann-Whitney,  $n = 30$ ,  $P < 0,04$ ). \* Diferença apenas marginalmente significativa ( $P \leq 0,074$ ).

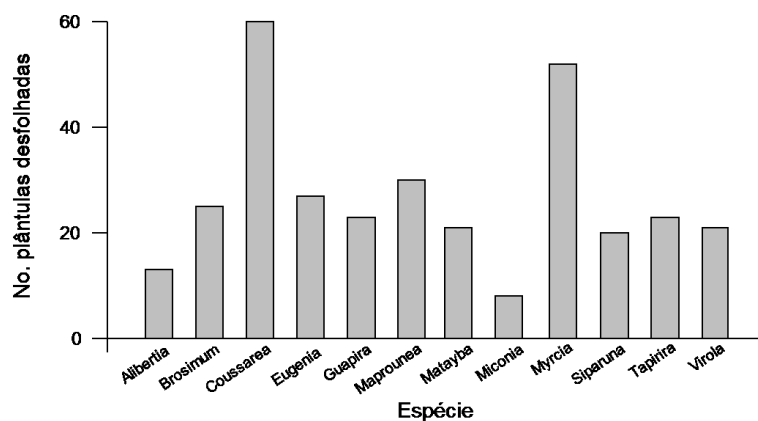


**FIGURA 7:** Comparação da quantidade de plântulas de 12 diferentes espécies atacadas pela saúva *Atta laevigata* durante 12 meses (entre abril de 2011 e março de 2012) em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. As plântulas foram transplantadas para áreas com intensa atividade dessas formigas.

Distribuição de frequência do dano foliar provocada pelas saúvas às plântulas atacadas foi significativamente diferente daquela registrada para os danos causados outros herbívoros ( $\chi^2 = 824,337$ , g.l. = 3 e  $P < 0,001$ ; FIGURA 8). O dano foliar por saúvas na maioria das plântulas atacadas (69%) foi severo (entre 75 a 100% de remoção da área foliar), enquanto que em 86% das plântulas atacadas por outros herbívoros ( $n = 883$ ) foi removida apenas uma pequena parcela da área foliar (entre 1 e 25%).

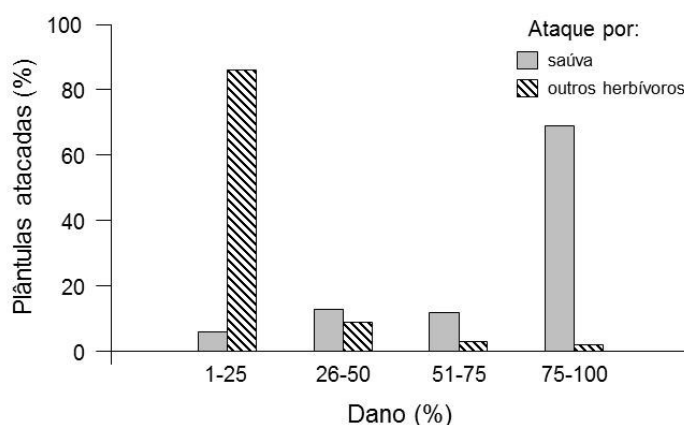


**FIGURA 8:** Distribuição da frequência de dano foliar registrado nos ataques por saúvas e por outros herbívoros em plântulas de 12 espécies transplantadas para uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. As plântulas foram monitoradas por doze meses (entre abril de 2011 e março de 2012)

## Sobrevivência de plântulas

Doze meses após o transplante 893 plântulas ainda estavam vivas, correspondendo a 62% do total transplantado. Ao longo do período de acompanhamento a mortalidade das plântulas ocorreu de forma gradativa em *Alibertia*, *Brosimum* e *Matayba*, se intensificando nas demais espécies durante a estação seca (FIGURA 9). Em média a quantidade de plântulas sobreviventes foi menor nas parcelas sem proteção contra saúvas do que naquelas com proteção (FIGURA 10), mas essa diferença não foi estatisticamente significativa ( $t = -1,228$ , g.l. = 38 e  $P = 0,227$ ).

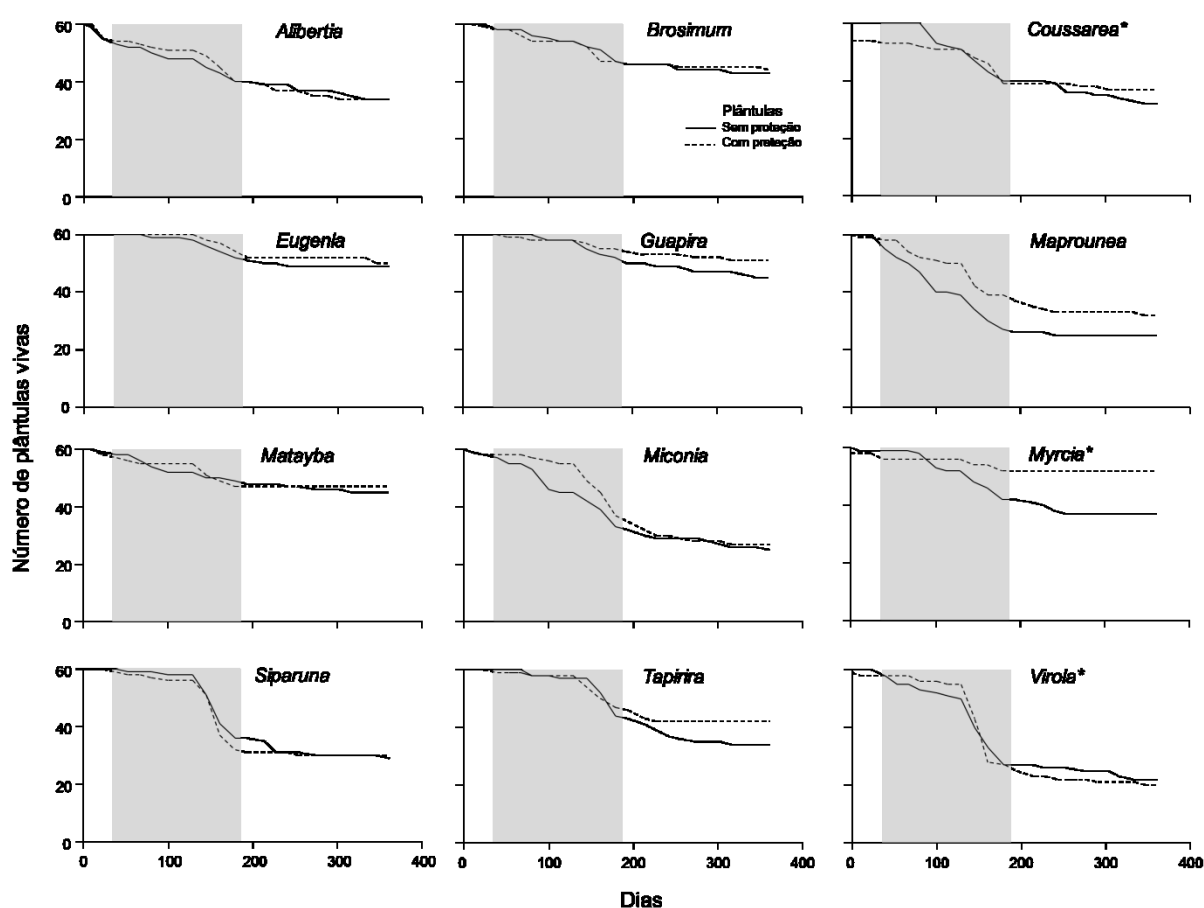


**FIGURA 9:** Curvas de sobrevivência de plântulas de doze espécies lenhosas transplantadas para parcelas com e sem proteção contra saúvas próximas a trilhas de 10 colônias ativas de *Atta laevigata* em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. Área cinza indica estação seca (entre maio e setembro). \* Indica espécies com número inicial de plântulas protegida menor que 60.

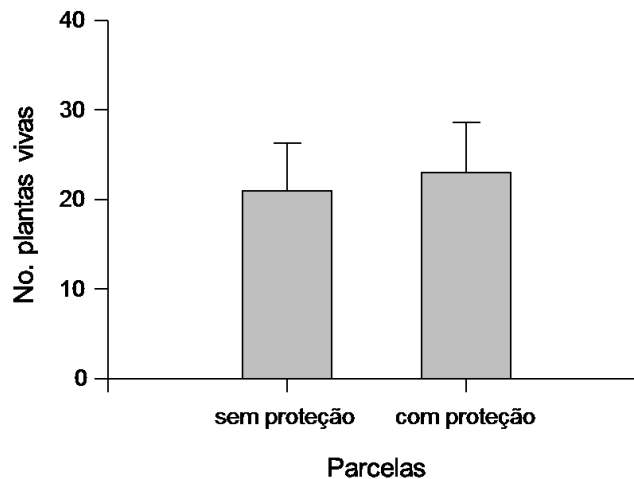


**FIGURA 10:** Número de plântulas sobreviventes nas parcelas não isoladas e isoladas de saúvas após doze meses de transplante em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão.

## Discussão

Compreender os fatores que determinam a abundância e distribuição das plantas tropicais tem sido uma prioridade entre os ecólogos. Em savanas neotropicais, os padrões que emergem na vegetação dependem principalmente da disponibilidade de água e nutrientes no solo, podendo o efeito destes ser influenciado pela intensidade e frequência de ocorrência de fogo ou pelo tipo e extensão do consumo realizado pelos herbívoros (Frost et al. 1986). Os resultados do presente estudo demonstram que a intensa atividade de forrageio das saúvas, previamente registrada no Cerrado (Costa et al. 2008), poderia influir na abundância de plântulas, principalmente, através do consumo de sementes, que se somaria a um efeito da desfolha na sobrevivência de plântulas de algumas espécies, levando a uma possível redução na abundância de plantas na vegetação do Cerrado.

### ***Remoção de sementes***

A remoção geral de diásporos (considerando todos os tratamentos e espécies) ao nível do solo após 24h registrada no presente trabalho (49%) se assemelha a outras estimativas disponíveis para a fisionomia de cerrado *stricto sensu*. Tais estimativas variam entre 42% (remoção total após 24 h; Christianini et al. 2007) e 55% (remoção total após 96 h; Vaz Ferreira et al. 2011). Nestes trabalhos as formigas foram os principais consumidores ao nível do solo, ocorrendo pouca ou nenhuma adição às taxas de remoção para a maioria das espécies de plantas por agentes vertebrados como roedores e pássaros (Christianini et al. 2007, Vaz Ferreira et al. 2011). A diferença nas taxas de remoção entre áreas com (59%) e sem (39%) presença de saúvas encontrada no presente trabalho demonstra que somente esse gênero de formigas, que na maior parte do Cerrado corresponde apenas duas espécies *A. laevigata* e *A. sexdens* (Mariconi 1970), pode contribuir com o aumento em um terço da remoção de diásporos ao nível do solo, possivelmente contribuindo com a redução do estoque de sementes nas áreas forrageadas.

Aparentemente, nem todas as sementes coletadas pelas saúvas são efetivamente predadas, podendo colônias de *A. laevigata* e *A. sexdens* descartar sementes despolpadas em pilhas de detritos ao redor de alguns olheiros do ninho (Leal & Oliveira 1998, Silva et al. 2007). A limpeza da semente contribui para a germinação (Christianini et al. 2007, Leal & Oliveira 1998) e essa realocação das sementes pode influir na demografia de determinadas espécies em ambientes de savana (Christianini & Oliveira 2010, Farji-Brener & Silva 1996). A outra parte das sementes coletadas que não termina abandonada fora do ninho seria incluída no substrato para cultivo do fungo ou vai para as câmaras de lixo a grande profundidade no subsolo, local totalmente inviável para o estabelecimento de plântulas. Com isso, as saúvas assumem duplo papel (dispersor/consumidor), fato que levanta duas importantes questões para melhor definição do impacto dessas formigas na vegetação do Cerrado: a) qual o

percentual de sementes que são apenas dispersas em relação ao total consumido? e b) quantas espécies realmente se beneficiam do descarte de sementes nas pilhas de lixo?

Vaz-Ferreira et al. (2011), testando a remoção de sementes de diferentes espécies no Cerrado observaram que o transporte por saúva ocorre até por longas distâncias, entre 1 a 14 m de distância, quando comparado com outras espécies de formiga de menor porte. Além disso, a totalidade das sementes testadas teve como destino final o ninho, sem observação em visitas subsequentes do descarte sobre os ninhos de sementes das espécies testadas (Vaz-Ferreira et al. 2011). Com base nestes resultados, a resposta à primeira pergunta seria de que as saúvas atuam primordialmente como consumidoras e a dispersão de sementes por descarte ocorreria eventualmente. Quanto ao número de espécies que se beneficiariam dessa eventual dispersão, até o presente momento, a lista no Cerrado tem apenas *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. (Melastomataceae; Christianini & Oliveira 2010) e *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae; Christianini & Oliveira 2010) e mais estudos são necessários para determinar os efeitos sobre outras espécies. Ainda cabe colocar que a agregação de sementes sobre os ninhos, caso ocorre descarte de sementes em massa no local, pode ter impactos negativos causando redução na germinação e no recrutamento de plântulas (Silva et al. 2007).

Estudos demonstraram que o consumo de sementes pode afetar o recrutamento de plântulas de diversas espécies em diferentes ambientes (DeMattia et al. 2006, Edwards & Crawley 1999, Kauffman & Maron 2006, Louda 1982, Orrock et al. 2006, Paine & Beck 2007). Para muitas espécies, o recrutamento pode ser limitado pela disponibilidade de sementes, sendo que a redução no estoque de sementes no ambiente implica na redução da abundância de plântulas germinadas (revisado por Crawley 2000). No Cerrado, a exclusão dos consumidores de sementes ao nível do solo pode elevar de 2 a 6 vezes a germinação de algumas espécies, chegando a aumentar em até 75% a abundância de plântulas na comunidade

(Vaz Ferreira et al. 2011). Os resultados do presente trabalho mostram que um terço do consumo pode ser realizado pelas saúvas. Com isso, as saúvas podem ser um dos principais agentes responsáveis pelo controle no recrutamento de plântulas nas áreas ao redor das colônias.

### ***Desfolha das plântulas***

Na floresta Amazônica, a desfolha pelas saúvas pode reduzir entre 30 e 80% as taxas de sobrevivência de plântulas de diferentes espécies (Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011, Silva et al. 2012, Vasconcelos & Cherrett 1997). Diferente disso, a herbivoria das saúvas parece não ter um pronunciado efeito nas taxas de sobrevivência das plântulas do Cerrado. Em algumas espécies observou-se uma sensível redução no número de plântulas vivas nas parcelas sem proteção contra saúvas ao final do período de monitoramento, em relação às parcelas com proteção do forrageio destas formigas. Contudo, apenas em *Myrcia* essa diferença foi suficientemente alta para um resultado estatisticamente significativo. Tais resultados podem ter ocorrido em consequência de uma série de fatores, como por exemplo, baixa atratividade de plântulas como recurso em função do porte muito reduzido (maioria < 10 cm), que se somou a uma possível baixa palatabilidade das plântulas de algumas espécies. Todas as espécies de plantas focais selecionadas são comuns na área de estudo, mas algumas como *Alibertia*, *Eugenia* e *Matayba* raramente são desfolhadas pelas saúvas (Costa et al, 2008).

A variação espacial na atividade de forrageio das colônias de saúva também pode ter contribuído para o reduzido impacto da desfolha na sobrevivência de plântulas. As saúvas buscam concentrar seu forrageio nas áreas mais produtivas ou com recursos de melhor qualidade (Fowler & Stiles 1980, Shepherd 1985, Vasconcelos & Fowler 1990, Wirth et al. 2003,). Com isso, as colônias tendem a mudar continuamente seus locais de forrageio,

abandonando as trilhas estabelecidas e criando outras nas novas áreas de coleta (Farji-Brener & Sierra 1993, Shepherd 1982, Vasconcelos 1990, Wirth et al. 2003). Tal variação espacial na atividade de forrageio também ocorre nas colônias de *A. laevigata* (Vasconcelos 2002) e foi observada durante o monitoramento das plântulas transplantadas. Todos os olheiros e trilhas estabelecidos na proximidade das parcelas foram abandonados durante o período de monitoramento, sendo alguns reativados por breves períodos e outros não. No fim, onze das parcelas não isoladas apresentaram atividade de saúvas nas proximidades em apenas metade das 24 observações realizadas e nenhuma durante todo o período de monitoramento. Essa variação na atividade das saúvas ao redor das parcelas experimentais pode ter favorecido para um baixo número de plântulas atacadas na maioria das espécies e para a não ocorrência de desfolhas consecutivas.

Com grande frequência as saúvas removeram todas as folhas das plântulas atacadas e somente com o início da estação chuvosa (a partir de novembro) as plântulas sobreviventes emitiram novas folhas. Além disso, todas as plântulas de *Brosimum* e parte das plântulas de *Guapira* e *Maprounea* apresentaram deciduidade, perdendo as folhas no decorrer da estação seca e emitindo nova folhagem também com início da estação chuvosa. Em decorrência da variação espacial da atividade de forrageio, a partir de novembro, menos de dois terços das parcelas não isoladas já não apresentavam atividade de saúvas nas proximidades. Assim, a deciduidade pode ter contribuído para evitar que algumas plântulas fossem atacadas e o retardo na emissão de novas folhas reduziu as chances de um novo ataque, sendo que desfolhas consecutivas poderiam aumentar a probabilidade de morte da planta (Meyer et al. 2011, Mundim et al. 2012, Vasconcelos & Cherrett 1997).

A resposta à herbivoria pelas saúvas pode variar entre diferentes espécies de planta, sendo algumas mais tolerantes a desfolha do que outras (Mundim et al. 2012 Vasconcelos & Cherrett 1997). *Coussarea* foi a única espécie com todas as plântulas não isoladas atacadas,

mas com uma redução apenas marginalmente significativa na taxa de sobrevivência. Isto evidencia certa resistência das plântulas dessa espécie a desfolha pelas saúvas, que também foi compartilhada por *Brosimum* e *Eugenia*, espécies as quais menos de 10% das plântulas atacadas vieram a morrer. A outra espécie com grande número de plântulas atacadas foi *Myrcia*, mas a desfolha nesta teve um efeito significativo, reduzindo a taxa de sobrevivência das plântulas não isoladas em relação às isoladas. Duas outras espécies, *Miconia* e *Tapirira*, apresentaram grande mortalidade das plântulas atacadas (> 80%) sugerindo que essas espécies são também sensíveis à desfolha pelas saúvas. Contudo, ambas apresentaram reduzido número de plântulas atacadas e a grande mortalidade de plântulas de *Miconia* durante a estação seca pode ter encoberto qualquer efeito da desfolha.

A variação na disponibilidade de água pode afetar a sobrevivência das plântulas no Cerrado mesmo na estação chuvosa (Hoffmann 1996) e a redução severa da umidade durante a estação seca assume grande importância na dinâmica do recrutamento de plântulas neste ecossistema (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Os resultados encontrados confirmam que a estação seca tem um profundo impacto na sobrevivência das plântulas no Cerrado. De fato, em média 73% da mortalidade de plântulas de todas as espécies, tanto no interior das parcelas com e sem acesso a saúvas, ocorreu durante os meses da estação seca (maio a setembro; FIGURA 9). Aparentemente, a desfolha pela saúva aumentou a susceptibilidade das plântulas de *Coussarea*, *Guapira*, *Maprounea* e *Myrcia* aos efeitos da estação seca, período no qual se observou a maior diferenciação na sobrevivência entre plântulas isoladas e não isoladas destas espécies. Estes resultados confirmam que a herbivoria pode em períodos de estresse pode aumentar o risco de morte das plantas de algumas espécies no Cerrado, como já observado em plantas adultas dessas e de outras espécies em experimentos de desfolha artificial (Mundim et al. 2012).

Com o baixo impacto da atividade das saúvas na sobrevivência de plântulas das espécies testadas, somado a enorme variação no número de plântulas sobreviventes entre parcelas (variação: de 10 a 32), não se registrou efeito significativo da desfolha na abundância. Em uma área de floresta em regeneração na Amazônia foram registrados resultados semelhantes, não havendo um significativo aumento da abundância de plântulas com a exclusão das saúvas em função da enorme variação espacial na emergência, apesar das saúvas causarem grande mortalidade em plântulas de diferentes espécies testadas separadamente (Vasconcelos & Cherrett 1997). Contudo, o impacto da desfolha das saúvas não deve ser desconsiderado, existindo uma clara tendência de redução da abundância, visto que foi observado um menor número de plântulas em 75% das 20 parcelas não isoladas, quando estas foram comparadas par a par com as parcelas isoladas ao lado. Essa redução da abundância de plântulas em consequência da desfolha, apesar de pequena (em média de 12%), representa apenas o último de uma série de impactos das saúvas no recrutamento de plântulas no Cerrado, sendo este precedido pela redução da produção de sementes com a desfolha das plantas adultas (Mundim et al. 2012) e pelo grande consumo de sementes registrado no presente trabalho. A soma destes três efeitos poderia levar a redução da abundância e na riqueza de plântulas nas áreas de forrageio das saúvas no Cerrado. Na Mata Atlântica estas mudanças na vegetação foram observadas e a atividade de forrageio das saúvas foi, aparentemente, responsável pela redução em 1/3 da riqueza e em 1/2 a abundância de plântulas nas áreas forrageadas, acarretando empobrecimento e homogeneização da vegetação nestes locais quando comparados com áreas sem atividade de forrageio das saúvas (Silva et al. 2012).

## **Conclusões**

No Cerrado Brasileiro, o impacto da herbivoria na dinâmica da vegetação tem sido negligenciado (Gardner 2006), provavelmente devido à baixíssima abundância de grandes e conspícuos herbívoros neste ecossistema, quando comparado com as savanas Africanas (Marinho-Filho et al. 2002). Contudo, o consumo de sementes e a herbivoria por parte dos insetos pode ter grande impacto na vegetação das savanas, tanto naquelas com grandes mamíferos herbívoros quanto naquelas sem (Andersen & Lonsdale 1990). No Cerrado, em função da sua grande abundância, as saúvas são importantes consumidores de material vegetal (Costa et al. 2008) e sua atividade de desfolha pode afetar o crescimento, reprodução e sobrevivência das plantas adultas (Mundim et al. 2012). Os resultados do presente trabalho demonstram que as saúvas são importantes consumidores de frutos e sementes, reduzindo substancialmente o estoque de sementes, o que pode impactar o recrutamento de plântulas no Cerrado (Vaz Ferreira et al. 2011). Além disso, a desfolha por essas formigas pode afetar a sobrevivência de plântulas de algumas espécies, criando uma tendência de redução geral na abundância de plântulas nas áreas forrageadas pelas colônias.

## **Referências bibliográficas**

- ANDERSEN, A., AND W. LONSDALE, 1990. Herbivory by insects in Australian tropical savannas: a review. *J. Biogeogr.* 17: p.433–444.
- CARDOSO, E., M.I.C. MORENO, E.M. BRUNA, AND H.L. VASCONCELOS, 2009. Mudanças fitosisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia - MG. *CAMINHOS Geogr.* 10: p.254–268.
- CHERRETT, J.M., 1989. Leaf-cutting ants. *In* H. Lieth and M. J. A. Werger (Eds.) *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studie.* pp. 473–488, Amsterdam: Elsevier.
- CHRISTIANINI, A. V., A.J. MAYHÉ-NUNES, AND P.S. OLIVEIRA, 2007. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *J. Trop. Ecol.* 23: p.343.

- CHRISTIANINI, A. V., AND P.S. OLIVEIRA, 2010. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 98: p.573–582.
- CORRÊA, M.M., P.S.D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: p.103–115.
- COSTA, A.N., 2007. *Padrões de forrageamento e biomassa vegetal consumida por Atta laevigata (Hymenoptera: Formicidae) em uma área do Cerrado Brasileiro*. Universidade Federal de Uberlândia.
- COSTA, A.N., H.L. VASCONCELOS, E.H.M. VIEIRA-NETO, AND E.M. BRUNA, 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *J. Veg. Sci.* 19: p.849–854.
- CRAWLEY, M.J., 2000. Seed predators and plant population dynamics. *In* M. Feener (Ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. pp. 157 – 192, CABI.
- DALLING, J., AND R. WIRTH, 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *J. Trop. Ecol.* p.705–710.
- DEMATTIA, E., B. RATHCKE, AND L. CURRAN, 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38: p.196–202.
- DOHM, C., I.R. LEAL, M. TABARELLI, S.T. MEYER, AND R. WIRTH, 2011. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? *J. Trop. Ecol.* 27: p.645–649.
- EDWARDS, G., AND M. CRAWLEY, 1999. Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia* 118: p.288–296.
- EMBRAPA, 1982. *Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras do Triângulo Mineiro*, Rio de Janeiro: Serviço Nacional Levantamento Conservação de Solos.
- ENGELBRECHT, B.M.J., AND H.M. HERZ, 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 17: p.207–224.
- FALCÃO, P.F., S.R.R. PINTO, R. WIRTH, AND I.R. LEAL, 2011. Edge-induced narrowing of dietary diversity in leaf-cutting ants. *Bull. Entomol. Res.* 101: p.305–311.
- FARJI-BRENER, A.G., 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: p.169–177.
- FARJI-BRENER, A.G., AND C. SIERRA, 1993. Distribution of attacked plants along trails in leaf-cutting ants (Hymenoptera, Formicidae) - consequences in territorial strategies. *Rev. Biol. Trop.* 41: p.891–896.

- FARJI-BRENER, A.G., AND J. SILVA, 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *J. Trop. Ecol.* 12: p.163–168.
- FOWLER, H.G., AND E.W. STILES, 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology* 5: p.25–41.
- FROST, P., J. MENAUT, B. WALKER, E. MEDINA, O. SOLBRIG, AND M. SWIFT, 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *IUBS Speci.* p.1–82.
- GARDNER, T. A., 2006. Tree-grass coexistence in the Brazilian cerrado: demographic consequences of environmental instability. *J. Biogeogr.* 33: p.448–463.
- HOFFMANN, W., 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 84: p.383–393.
- HÖLLDOLBLER, B., AND E.O. WILSON, 1990. *The Ants*, Cambridge: Belknap Press.
- HOWARD, J., 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology* 68: p.503–515.
- HOWARD, J., 1988. Leafcutting and diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69: p.250–260.
- HUBBELL, S.P., AND D.F. WIEMER, 1983. Host plant selection by an attine ant. *In Social insects in the tropics.* pp. 133–154, Paris: University of Paris Press.
- KAUFFMAN, M.J., AND J.L. MARON, 2006. Consumers limit the abundance and dynamics of a perennial shrub with a seed bank. *Am. Nat.* 168: p.454–70.
- KLINK, C. A., AND R.B. MACHADO, 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv. Biol.* 19: p.707–713.
- LEAL, I., AND P. OLIVEIRA, 1998. Interactions between fungus growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 30: p.170–178.
- LOUDA, S., 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monogr.* 52: p.25–41.
- MARICONI, F.A.M., 1970. *As saúvas*, São Paulo: Agronômica Ceres.
- MARINHO-FILHO, J., F.H.G. RODRIGUES, AND K.M. JUAREZ, 2002. The Cerrado Mammals: Diversity, Ecology, and Natural History. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil.* pp. 266–285, New York: Columbia University Press.
- MARQUIS, R.J., H.C. MORAIS, AND I.R. DINIZ, 2002. Interactions among Cerrado plants and their herbivores: unique or typical? *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil.* pp. 306–328, New York: Columbia University Press.

- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecol.* 36: p.779–790.
- MOREIRA, A., L.C. FORTI, A.P. ANDRADE, M.A. BOARETTO, AND J. LOPES, 2004. Nest Architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 39: p.109–116.
- MUNDIM, F.M., E.M. BRUNA, E.H.M. VIEIRA-NETO, AND H.L. VASCONCELOS, 2012. Attack frequency and the tolerance to herbivory of Neotropical savanna trees. *Oecologia* 168: p.405–14.
- MUNDIM, F.M., A.N. COSTA, AND H.L. VASCONCELOS, 2009. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomol. Exp. Appl.* 130: p.47–54.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., AND J.T. RATTER, 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 91–120, New York: Columbia University Press.
- ORROCK, J.L., D.J. LEVEY, B.J. DANIELSON, AND E.I. DAMSCHEN, 2006. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *J. Ecol.* 94: p.838–845.
- PAINE, C., AND H. BECK, 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology* 88: p.3076–3087.
- RAO, M., 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *J. Trop. Ecol.* 16: p.209–225.
- RIBEIRO, J.F., AND B.M.T. WALTER, 1998. Fitofisionomias do cerrado. *In* S. M. Sano and S. P. Almeida (Eds.) *Cerrado: ambiente e flora*. pp. 87–166, Planaltina: Embrapa.
- ROCKWOOD, L.L., 1975. The effects of seasonality on foraging of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 7: p.176–193.
- ROCKWOOD, L.L., 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rican leaf cutting ants. *J. New York Entomol. Soc.* 85: p.222–233.
- SCHOEREDER, J.H., AND L.M. COUTINHO, 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. *Rev. Bras. Entomol.* 35: p.229–236.
- SHEPHERD, J., 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: p.77–84.
- SHEPHERD, J., 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17: p.245–252.

- SILVA, P.D., I.R. LEAL, R. WIRTH, AND M. TABARELLI, 2007. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. *Rev. Bras. Botânica* 30: p.553–560.
- SILVA, P.S.D., I.R. LEAL, R. WIRTH, F.P.L. MELO, AND M. TABARELLI, 2012. Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 28: p.361–368.
- VASCONCELOS, H.L., 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the Central Amazon. *Insectes Soc.* 37: p.131–145.
- VASCONCELOS, H.L., 2002. Variação espaço-temporal na atividade forrageira da saúva (*Atta laevigata*). *Acta Amaz.* 32: p.141–154.
- VASCONCELOS, H.L., AND J.M. CHERRETT, 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *J. Trop. Ecol.* 13: p.357–370.
- VASCONCELOS, H.L., AND H.G. FOWLER, 1990. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. *In* R. K. van Der Meer, K. Jaffe, and A. Cedeno (Eds.) *Applied myrmecology: a world perspective*. pp. 410–419, Boulder.
- VASCONCELOS, H.L., E.H.M. VIEIRA-□NETO, F.M. MUNDIM, AND E.M. BRUNA, 2006. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in Neotropical savannas. *Biotropica* 38: p.661–665.
- VAZ FERREIRA, A., E.M. BRUNA, AND H.L. VASCONCELOS, 2011. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos* 120: p.1013–1022.
- VIANA, L., J. SANTOS, AND L. ARRUDA, 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith)(Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. *Neotrop. Entomol.* p.1999–2001.
- WIRTH, R., H. HERZ, R.J. RYEL, W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOLBLER, 2003. *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama* Ecological., Berlim: Springer.
- WIRTH, R., S.T. MEYER, W.R. ALMEIDA, M.V. ARAÚJO, V.S. BARBOSA, AND I.R. LEAL, 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 23: p.501.

## **CAPÍTULO 2**

### **Modificações nas condições ambientais e na vegetação encontradas sobre os saueiros (*Atta*: *Formicidae*) no Cerrado**

## Resumo

Muitas espécies de saúvas (*Atta*) apresentam ninhos com enormes dimensões, sendo atribuída a essas formigas grande importância como modificadoras do solo em diversos ambientes. Nas savanas neotropicais, os saueiros são elementos comuns na paisagem, mas poucos trabalhos estudaram o impacto dessas estruturas na dinâmica da vegetação nestes ecossistemas. No presente trabalho, foi examinado se determinadas condições ambientais e se a vegetação difere entre o saueiro e a área do entorno em três diferentes fisionomias do Cerrado Brasileiro. Comparou-se a cobertura arbustivo-arbórea, a biomassa de serapilheira, as características físico-químicas do solo (dureza, temperatura, umidade e concentração de elementos químicos), a abundância e a riqueza de plantas lenhosas (< 120 cm altura) entre parcelas de 2,0 m<sup>2</sup> estabelecidas sobre, próximo e longe do murundu de 60 saueiros (metade destes ativos e metade inativos). A cobertura arbustivo-arbórea não foi diferente entre o saueiro e o entorno, mas a biomassa de serapilheira nos arredores dos ninhos ativos foi entre 4 e 6 vezes maior que aquela acumulada sobre o murundu, com essa diferença sendo menor nos ninhos inativos. A dureza do solo no murundu não apresentou um padrão bem definido e variou entre ambientes e tipos de ninhos. Nos saueiros ativos, registrou-se um solo menos ácido, mais pobre em nutrientes (P e K), com menor teor de matéria orgânica e com baixa concentração de Al em comparação com o entorno. O solo no ninho ativo ainda apresentou maior temperatura (entre 4 a 23° C maior) e menor teor de umidade. A vegetação registrada sobre os saueiros ativos apresentou uma menor biomassa de gramíneas, além de uma reduzida abundância e riqueza de plantas (altura < 120 cm) em todos os ambientes. A densidade de plantas encontradas sobre os saueiros inativos foi relativamente semelhante com o entorno, mas a vegetação ainda se apresentava com uma menor riqueza de espécies. Os resultados do presente trabalho demonstram que a construção e a manutenção dos ninhos pelas saúvas geram acentuadas modificações nas condições ambientais na área dos saueiros no Cerrado, com aparentes reflexos negativos na diversidade de plantas, que persistem por determinado período de tempo após o ninho se tornar inativo por morte ou migração da colônia.

## Introdução

Todos os organismos modificam, em menor ou maior grau, as condições abióticas no ambiente em que vivem, mas alguns promovem mudanças mais pronunciadas que terminam por interferir direta ou indiretamente na disponibilidade dos recursos para outras espécies. Os organismos com esse talento de modificar, manter ou criar habitats são chamados de engenheiros de ecossistema (Jones et al. 1994, 2010, Wright & Jones 2006). Nos ecossistemas terrestres, as condições físicas e químicas do solo são modificadas por uma ampla diversidade de microrganismos, vermes, artrópodes, vertebrados e plantas que atuam como importantes engenheiros de ecossistema (Jones et al. 1994). As formigas que constroem seus ninhos subterrâneos escavando e revolvendo o solo tem grande potencial de atuar como engenheiros do solo devido a sua grande abundância e sua ampla distribuição pelos ecossistemas terrestres (Hölldobler & Wilson 1990). Contudo, pouco se conhece do impacto dessa engenharia na dinâmica de muitos ecossistemas.

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* Fabricius (saúvas) provavelmente figuram entre as espécies com maior impacto como engenheiras de solo. Colônias gigantescas de saúvas, com até milhões de indivíduos (Cherrett 1989), constroem ninhos com centenas de galerias e câmaras escavadas a grandes profundidades no solo (Autuori 1942, 1947, Coutinho 1984, Moreira et al. 2004a, 2004b, Moutinho et al. 2003, Sousa-Souto et al. 2007). Toda a terra escavada na construção do ninho é depositada na superfície do solo formando uma grande elevação de terra denominada de murundu, que representa um novo horizonte no perfil do solo com propriedades químicas e físicas potencialmente distintas da área do entorno (Alvarado et al. 1981, Meyer et al. 2011a). Essas mudanças aliadas a uma condição microclimática diferenciada e a intensa desfolha podem ter um profundo impacto no recrutamento de plantas na área do saúveiro, gerando modificações no padrão de abundância e

riqueza da vegetação no local (Bieber et al. 2011, Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011a, 2011b). Entretanto, até o presente momento foram desenvolvidos apenas poucos estudos em relação o impacto dos saueiros na vegetação, com a maior parte do conhecimento disponível se concentrando em duas espécies de saúvas que ocorrem exclusivamente em ambientes de floresta tropical (Bieber et al. 2011, Corrêa et al. 2010, Farji-Brener 2005, Garrettson et al. 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Meyer et al. 2011b, Saha et al. 2012).

Os resultados desses estudos mostram que a vegetação estabelecida sobre os saueiros ativos de *Atta colombica* Guérin e *Atta cephalotes* L. tende a ser menos abundante e com menor número de espécies do que na área do entorno dos ninhos (Corrêa et al. 2010, Garrettson et al. 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Saha et al. 2012). As mudanças na vegetação subsequentes ao saueiro se tornar inativo, por morte ou migração da colônia, podem seguir mais de um caminho distinto. Em comparação com o entorno, a vegetação sobre os saueiros pode se tornar mais diversa (Garrettson et al. 1998), chegar aos mesmos patamares (Farji-Brener 2005) ou manter-se menos abundante e empobrecida em função da redução do recrutamento no local (Bieber et al. 2011). Assim, os padrões da vegetação sobre o saueiros mudam em função do estado do ninho (ativo e inativo) e podem variar em diferentes localidades. Contudo, decorrente de inerentes diferenças na dinâmica da vegetação entre distintos ecossistemas, não se pode prever se os ninhos de outras espécies de saúvas teriam o mesmo impacto em outros ambientes, como por exemplo, nas savanas neotropicais.

Na região neotropical, a savana é o segundo bioma em extensão, cobrindo cerca de 3 milhões de km<sup>2</sup>, incluindo desde pequenas áreas à grandes extensões de vegetação contínua como o Cerrado, os Lhanos e os Chacos (Pennington et al. 2006). Nestes ambientes, os saueiros podem ser elementos igualmente ou até mais comuns na paisagem (2 a 7 ninhos ha<sup>-1</sup>; Costa et al. 2008, Farji-Brener & Silva 1995, Schoereder & Coutinho 1990, Viana et al. 2004) do que nas florestas tropicais (0,5 a 5 ninhos ha<sup>-1</sup>; Cherrett 1989, Herz et al. 2007,

Wirth et al. 2003, 2007). Alguns estudos indicam que sauveiros podem agir como facilitadores para o estabelecimento de arbustos e árvores em ambientes dominados por gramíneas influenciando assim a sucessão (Farji-Brener & Silva 1995b, Jonkman 1978, Sosa & Brazeiro 2010). Entretanto, apenas um trabalho, com metodologia compatível com aqueles executados em floresta tropical úmida, foi realizado até o presente momento em regiões com ambiente não florestal. Tal estudo avaliou as modificações ambientais que podem ser encontradas nos sauveiros de *Atta vollenweideri* Forel e seus impactos na vegetação em uma área de savana dominada por gramíneas no Uruguai (Sosa & Brazeiro 2012). Estes resultados não permitem grande generalização em frente à diversidade de espécies de saúvas e a enorme heterogeneidade da paisagem, que podem ser encontradas nas savanas neotropicais.

No Cerrado Brasileiro ocorrem cinco espécies de saúvas, sendo *Atta bisphaerica* Forel, *Atta capiguara* Gonçalves, *Atta goiana* Gonçalves, *Atta laevigata* F. Smith e *Atta sexdens* L., mas apenas as duas últimas espécies citadas apresentam ampla distribuição neste ecossistema, com as outras três ocorrendo em pequenas manchas nos estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo (veja Mariconi 1970). Um estudo sistemático dos padrões de vegetação encontrados sobre os ninhos dessas espécies no Cerrado permitiria uma interessante comparação dos efeitos dos sauveiros entre ambientes de savana e floresta. Isso porque esse ecossistema apresenta uma paisagem estruturada em mosaico, que inclui desde ambientes abertos dominados por vegetação de gramíneas, até ambientes fechados com vegetação tipicamente florestal (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Além disso, a literatura disponível tem poucos exemplos de fatores biológicos, como a herbivoria ou a engenharia de ecossistema, como influentes na estrutura e dinâmica da vegetação do Cerrado. A disponibilidade de água, a concentração de nutrientes no solo e a ocorrência de fogo são geralmente os únicos fatores considerados como relevantes na determinação dos padrões de vegetação ao longo da paisagem (Gardner 2006, Henriques & Hay 2002, Hoffmann &

Moreira 2002). Entretanto é provável que organismos como as saúvas, com seus enormes ninhos no solo e ocorrendo em altíssimas densidades, também tenham influência na dinâmica do ambiente e na diversidade da vegetação do Cerrado, mesmo numa escala local como ocorre em outros ambientes de savana.

Para avaliar qual o impacto dos saueiros na vegetação do Cerrado, o presente trabalho buscou responder a duas perguntas: 1) se a cobertura arbustivo-arbórea, as propriedades físico-químicas do solo e as condições microclimáticas (temperatura e umidade) sobre os saueiros ativos e inativos diferem daquelas do entorno em três fisionomias estruturalmente diferentes no Cerrado; 2) se as possíveis mudanças encontradas resultam em diferentes padrões da vegetação (abundância e riqueza de plantas) entre os saueiros e o entorno nas mesmas fisionomias. As respostas a essas perguntas tem uma particular relevância para a conservação do Cerrado. Isto porque esse ecossistema sofre há décadas com um acelerado processo de fragmentação e conversão da paisagem natural em áreas destinadas a atividades agropecuárias (Klink & Machado 2005). Tal perturbação parece levar a alterações na dinâmica das populações de saúvas no Cerrado (Vasconcelos et al. 2006), o que em outros ecossistemas favorece o aumento das populações dessas formigas (Rao 2000, Vasconcelos & Cherrett 1995, Wirth et al. 2007) e, conseqüentemente, seu impacto na dinâmica do ecossistema levando a profundas mudanças na vegetação (Bieber et al. 2011, Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011a, Silva et al. 2012, Terborgh et al. 2006).

## **Material e Métodos**

### ***Área de estudo***

O presente trabalho foi realizado em dois locais de estudo (FIGURA 1). O primeiro local foi a Estação Ecológica do Panga – EEP (19°10'45''S, 48°23'44''O), uma reserva de vegetação nativa com 404 ha localizada a 30 km do município de Uberlândia-MG. O segundo

local correspondeu a um fragmento de floresta semidecídua com 200 ha na Fazenda Água Fria – FAF (18°29'50''S, 48°23'06''O) localizada a 50 km do município de Araguari-MG. Os dois locais de estudo são próximos e estão sujeitos ao mesmo clima característico do Cerrado Brasileiro, com as estações bem definidas: a estação seca (de maio a setembro) e a estação chuvosa (outubro a abril). A precipitação anual da região é de aproximadamente 1600 mm e a temperatura média anual fica em torno dos 23° C (Dados da Estação Climatológica do Campus Santa Mônica da Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia – MG, entre o período de 2001 a 2010).



**FIGURA 1:** Mapa indicando a localização das áreas de estudo na região do Triângulo Mineiro no estado de Minas Gerais. FAF: Fazenda Água Fria, Araguari – MG; EEP: Estação Ecológica do Panga – MG.

### ***Tipos de ambientes e espécies de saúva***

As colônias de saúvas foram localizadas em três tipos de ambientes, que diferem em relação à estrutura da vegetação, correspondendo a três fitofisionomias típicas do Cerrado, sendo estas a) o cerrado ralo, b) cerrado denso e c) mata semidecídua. Os dois primeiros

ambientes foram estudados na EEP e o terceiro na FAF. No cerrado ralo a vegetação dominante corresponde a um denso estrato herbáceo-graminoso, com arbustos e árvores (altura geralmente inferior a 3 m) esparsamente distribuídos e cobrindo menos de 30% da área (FIGURA 2A). No cerrado denso, a vegetação apresenta reduzida presença de gramíneas contra uma alta densidade de arbustos e árvores (altura média de 6 m) cobrindo mais que 60% da área (FIGURA 2B). A mata semidecídua representa um ambiente florestal, com árvores com alturas entre 12 a 25 m e cujas copas formam um dossel quase contínuo cobrindo mais de 80% da área. Na mata existe um sub-bosque esparsos de herbáceas, arbustos e árvores jovens e quase ausência de gramíneas (FIGURA 2C).

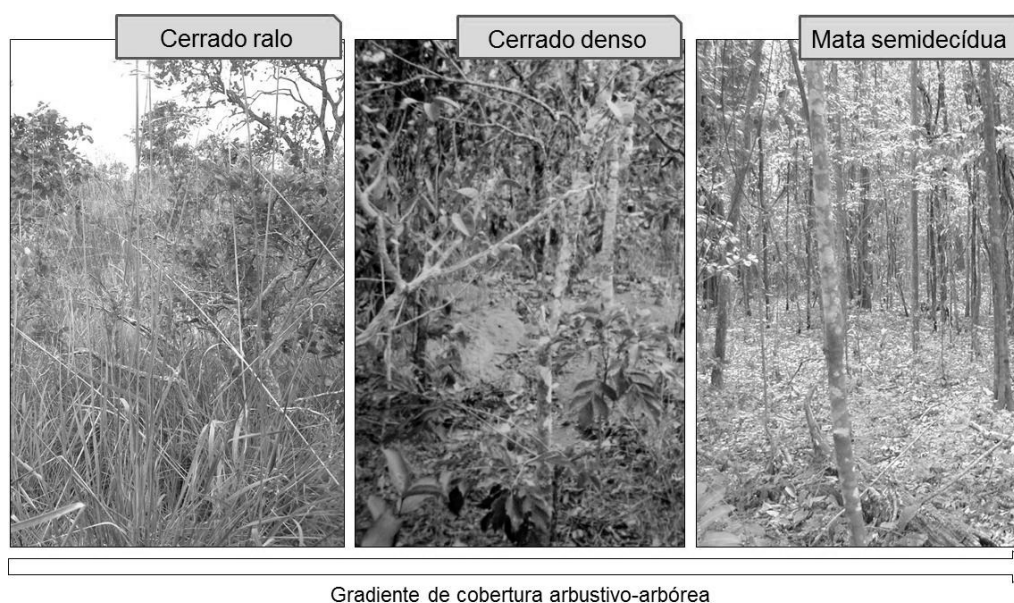


**FIGURA 2:** Representação do gradiente ambiental onde os saueiros foram selecionados para estudo. Cerrado ralo tem uma vegetação dominada por gramíneas e com árvores baixas e esparsas (Local: Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG); Cerrado denso tem poucas gramíneas e um denso extrato arbustivo-arbóreo (Local: Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG); Mata semidecídua tem árvores altas formando um dossel contínuo e quase ausência de gramíneas (Local: Reserva Legal da Fazenda Água Fria, Araguari – MG).

Em cada tipo de ambiente focal foram selecionados aleatoriamente 20 ninhos com murundu com área entre 5 e 77 m<sup>2</sup>. Nos ambientes de cerrado ralo e cerrado denso, durante o estudo, foram encontrados apenas ninhos de *A. laevigata* e na mata apenas ninhos de *A. sexdens*. Metade dos ninhos escolhidos em cada ambiente foi de colônias ativas, enquanto que a outra metade foi de ninhos inativos. O formato e as dimensões dos murundus dos saueiros diferem entre as espécies de saúvas (Autuori 1942, Mariconi 1970), mas foram muito semelhantes entre as espécies focais desse estudo. Os murundus são os depósitos da terra escavada pela colônia na construção do ninho no subsolo e podem ser vistos na paisagem do Cerrado como morros conspícuos de dezenas a centenas de m<sup>2</sup> de área (FIGURA 3A e B). As operárias de *A. laevigata* tendem a concentrar o depósito de terra escavada no mesmo local, formando de início um único murundu (FIGURA 3C). Na manutenção e aumento do ninho, o solo escavado é depositado sobre o murundu pré-existente, acarretando um acréscimo mais lento na área ocupada. No caso de *A. sexdens*, a deposição do solo escavado de início ocorre em morros menores e próximos uns dos outros, que a medida que se tornam maiores podem se fundir formando um murundu único e grande (FIGURA 3D). Com o crescimento da colônia e aumento do ninho, novos morros são criados ao lado do murundu pré-existente o que acarreta um aumento mais em área do que em altura. Apesar das diferenças no processo e formação, os saueiros acompanhados, de ambas as espécies focais, representavam enormes elevações de terra, com os ninhos de *A. laevigata* apresentando área entre 7 e 47 m<sup>2</sup> (média = 18 m<sup>2</sup>, n = 40) e os ninhos de *A. sexdens* com área entre 7 a 77 m<sup>2</sup> (média = 29 m<sup>2</sup>, n = 20).

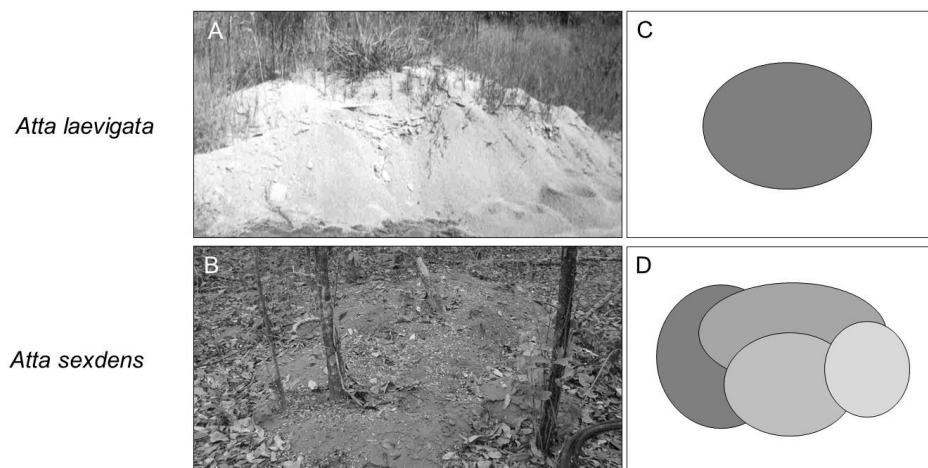


**FIGURA 3:** Murundus de saueiros das espécies *Atta laevigata* e *A. sexdens* estudados em área de Cerrado na região do Triângulo Mineiro – MG. A – foto do murundu de ninho ativo de *A. laevigata* em uma área de cerrado ralo na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG ; B – foto do murundu de ninho ativo de *A. sexdens* em uma área de mata semidecídua na reserva legal da Fazenda Água Fria, Araguari – MG ; C – representação do murundu único de *A. laevigata*; D – representação da estrutura do murundu único de *A. sexdens* formado por fusão de vários morros menores (diferentes cores).

### ***Medidas ambientais e caracterização da vegetação***

Para caracterização das condições ambientais e da vegetação foram estabelecidas três parcelas (1 m x 2 m) por ninho para comparação entre a área do murundu e os arredores (FIGURA 4). A primeira parcela foi posicionada no centro do murundu, a segunda na área imediatamente fora do murundu (doravante “próxima”) e a última cerca de 10 m da borda do murundu (doravante “longe”) e todas em paralelo. No caso especial dos sete ninhos (entre todos os acompanhados) que apresentavam múltiplos murundus, fenômeno registrado em ninhos de ambas as espécies focais de saúva, a parcela central foi estabelecida sobre o murundu com as maiores dimensões. Dentro de cada parcela foi medida uma série de variáveis ambientais para comparação entre as condições de microambiente sobre o murundu com aquelas presentes nos arredores. As medidas de (a) cobertura arbustivo-arbórea, (b) biomassa de serapilheira e (c) resistência do solo foram feitas para os ninhos ativos e inativos na estação chuvosa. Nos ninhos ativos também se mediu (d) composição química do solo, (e)

temperatura do solo superficial e (f) umidade do solo superficial (0 a 20 cm) e (g) solo profundo (40 a 60 cm) no final da estação seca (entre os meses de agosto e setembro). Essas foram consideradas variáveis importantes para o recrutamento de plântulas no Cerrado e poderiam explicar possíveis diferenças encontradas na vegetação entre o murundu e as áreas do entorno.

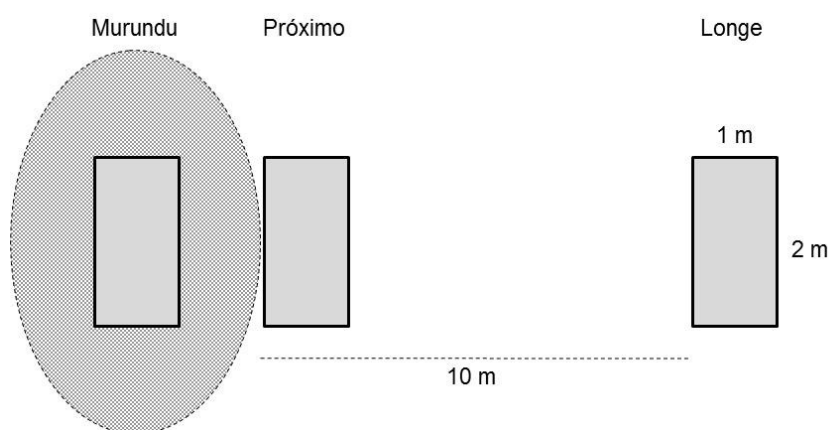


**FIGURA 4:** Esquema representando posicionamento das parcelas onde foram realizadas as mediadas das condições ambientais e de caracterização da vegetação sobre os sauveiros (murundu) e na área ao redor do ninho (próximo e longe do murundu).

A cobertura arbustiva-arbórea sobre os murundus foi determinada a partir de duas fotos tiradas sobre cada parcela no horário próximo ao amanhecer (6h) ou entardecer (18h) com uma câmera digital (Nikon Colpax-950: 35 mm) posicionada a 50 cm de altura. As fotos foram analisadas no programa Adobe Photoshop (Adobe Systems Inc., San Jose, California, USA) seguindo a metodologia estabelecida por Engelbrecht & Herz (2001). A serapilheira presente na metade de cada parcela (1 x 1 m) foi recolhida e, em laboratório, foi seca a 50° C por 72 h para determinação da biomassa. A resistência do solo foi considerada como sendo a média de três medidas de profundidade do solo penetrada por uma barra de ferro (1 m comprimento x 5 mm diâmetro) liberada verticalmente a 50 cm de altura do chão no interior de cada parcela.

Na composição química do solo foram analisados o pH, teor de matéria orgânica e a concentração de macro (P – K – Ca – Mg) e micronutrientes (Al) em 45 amostras compostas seguindo o protocolo estabelecido pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuárias (Embrapa 1997). Em cada ambiente focal, foram coletadas 10 amostras de solo divididas igualmente em dois locais de coleta: metade sobre o murundu ativo e a outra metade longe do murundu (cerca de 10 m distância). Cada amostra foi composta por cinco sub-amostras coletadas próximas aos vértices e no centro de cada parcela na profundidade de 0-10 cm.

Em cada ninho a temperatura do solo foi medida em dia de céu limpo entre os meses de agosto e setembro de 2011, no horário de pico de aquecimento entre 12-14h, com uso de um termômetro de mercúrio com o bulbo totalmente enterrado no solo ( $\pm 5$  mm). A umidade do solo foi medida coletando se amostras entre 0-20 cm (solo superficial) e entre 40-60 cm (solo profundo) de profundidade entre os meses de agosto e setembro de 2010 e 2011. O material coletado foi primeiramente pesado e depois seco a 50° C por 96 h e repesoado para determinação do conteúdo de água.

Para determinação da vegetação dentro de cada parcela mediu-se (a) biomassa de gramíneas e (b) diversidade de herbáceas e plantas lenhosas em conjunto. Na medida de biomassa de gramíneas cortou-se a parte aérea das gramíneas em metade da parcela (1 x 1m), sendo o material coletado seco a 50° C por 72h e pesado. Ademais, todas as plantas herbáceas e lenhosas (altura  $\leq 120$  cm) presentes no interior de cada parcela foram registradas e identificadas. Com amostras destas plantas permitiu a criação de um catálogo de morfo-espécies e a comparação da diversidade das parcelas entre ninhos e ambientes.

### ***Análise estatística***

Na análise de comparação entre médias das variáveis ambientais foram usados métodos estatísticos paramétricos (teste *t* e ANOVA) e não paramétricos (teste de Mann-

Whitney e Kruskal-Wallis), com uso de testes de Tukey e o teste de comparação múltipla não paramétrica para comparações par a par.

Para a análise da abundância e riqueza de vegetação dentro das parcelas amostradas dividiu-se as plantas registradas em duas categorias de tamanho: (a) pequenas (altura  $\leq 20$  cm) e (b) grandes (altura entre 20 e 120 cm). Tal divisão foi baseada na possibilidade de existir uma diferença na influência do murundu entre as categorias de plantas. Isso porque a categoria de plantas pequenas abrangeu principalmente herbáceas e plântulas, possivelmente com sistema radicular menos profundo e diretamente instalado no solo do murundu. Em plantas grandes ficaram as herbáceas perenes, arbustos e arvoretas jovens, possivelmente com sistema radicular profundo atingindo o solo abaixo do murundu, talvez menos susceptíveis às condições do ambiente sobre o saúveiro. Nas comparações das médias entre os tratamentos os dados de abundância foram transformados usando  $\log_{10}(\text{no. plantas} + 1)$  e de riqueza usando raiz quadrada ( $\text{no. espécies} + 0,5$ ) para redução do efeito de valores extremos. Com os dados transformados foram usados os mesmos testes de comparação entre médias citados anteriormente.

## **Resultados**

A presença do murundu dos ninhos ativos afetou algumas das variáveis ambientais medidas em comparação com o entorno (próximo e longe) dos ninhos e algumas dessas modificações persistiram nos ninhos inativos após a migração ou morte das colônias.

O saúveiro não afetou a cobertura arbustivo-arbórea (TABELA 1), ocorrendo uma porcentagem de cobertura similar sobre o murundu e o entorno nos dois tipos de ninhos nos três ambientes estudados (FIGURA 5). De forma diferente, a biomassa de serapilheira diferiu significativamente entre as parcelas nos ninhos ativos e inativos em quase todos os ambientes

(TABELA 1). Nos ninhos ativos em média a biomassa de serapilheira dos arredores foi de 4,1 a 5,8 vezes maiores que aquela acumulada sobre o murundu (FIGURA 6). Essa diferença se reduziu nos ninhos inativos, sendo a biomassa de serapilheira registrada sobre o murundu em média pouco mais que metade daquela acumulada nas parcelas próximas e longe do murundu (FIGURA 6), mas a diferença ainda foi significativa no cerrado denso e não mata semidecídua, e não mais no cerrado ralo (TABELA 1). Independente do ambiente, em geral, nos ninhos ativos a serapilheira, quando presente, formava uma camada descontínua deixando exposta a maior parte do solo. Assim, o maior contraste entre o murundu e o entorno foi percebido no cerrado denso e na mata, ambientes onde a camada de serapilheira sobre o solo no entorno formava uma camada espessa e quase contínua.

**TABELA 1:** Valores (F) dos testes de Anova para comparação de variáveis ambientais medidas no centro, próximo e longe do murundu de saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG.

| Variável ambiental                             | Ninho   | Ambiente                |                       |                       |
|------------------------------------------------|---------|-------------------------|-----------------------|-----------------------|
|                                                |         | Cerrado ralo            | Cerrado denso         | Mata semidecídua      |
| Cobertura arbustivo-arbórea                    | ativo   | n.s.                    | n.s.                  | n.s.                  |
|                                                | inativo | n.s.                    | n.s.                  | n.s.                  |
| Biomassa de serapilheira                       | ativo   | 7,261 <sup>**</sup>     | 27,899 <sup>***</sup> | 37,143 <sup>***</sup> |
|                                                | inativo | n.s.                    | 3,782 <sup>*</sup>    | 8,301 <sup>**</sup>   |
| Resistencia à penetração                       | ativo   | 15,932 <sup>***</sup>   | n.s.                  | 11,390 <sup>***</sup> |
|                                                | inativo | n.s.                    | n.s.                  | 6,213 <sup>**</sup>   |
| * P < 0,04      ** P < 0,01      *** P < 0,001 |         | n.s.: não significativo |                       |                       |

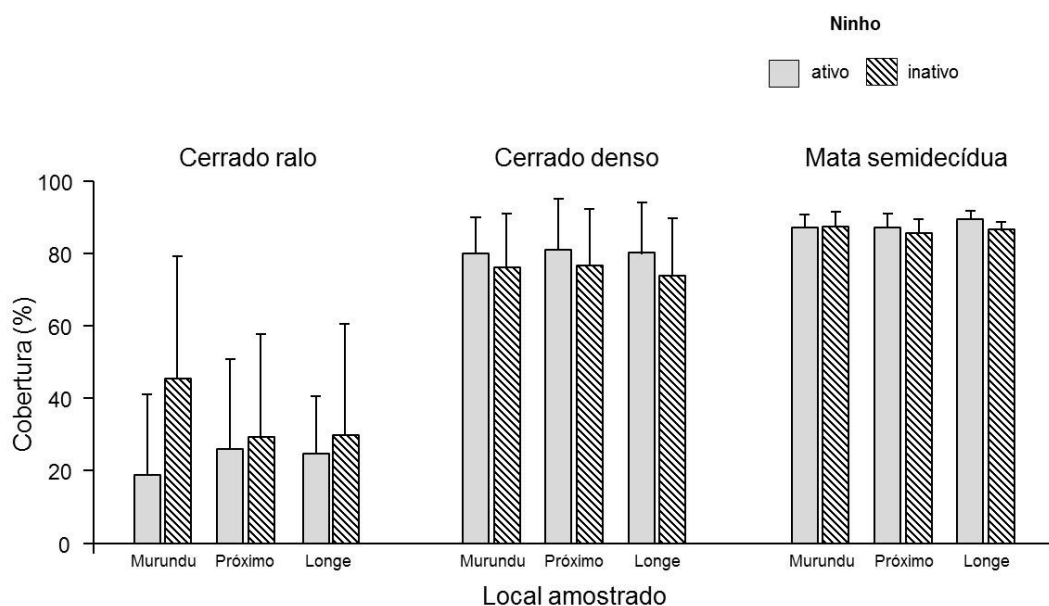


**FIGURA 5:** Cobertura arbustivo-arbórea encontrada sobre o murundu e no entorno (próximo e longe) de saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão.

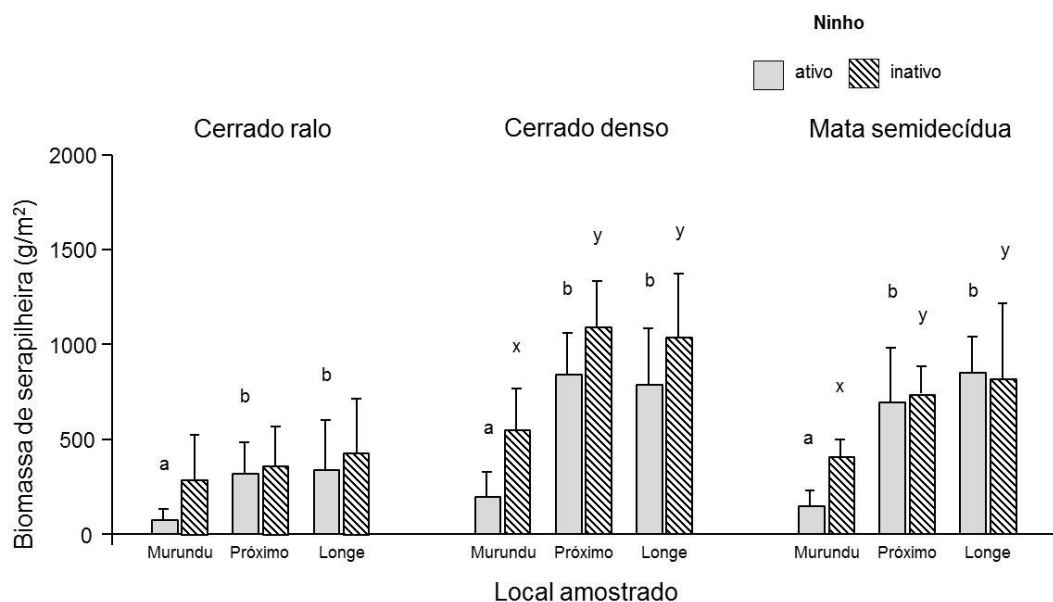


**FIGURA 6:** Biomassa de serapilheira encontrada sobre o murundu e no entorno (próximo e longe) de saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias.

A resistência à penetração ou dureza do solo foi diferente entre as parcelas nos ninhos ativos no cerrado ralo e em ambos os tipos de ninhos na mata (TABELA 1). No cerrado ralo, a resistência do solo do murundu nos ninhos ativos foi, em média, menor que no entorno, com quase todos os ninhos apresentando solo recentemente escavado na superfície, enquanto que não se registrou diferença nos ninhos inativos (FIGURA 7). O solo do murundu dos ninhos ativos no cerrado denso apresentou grande variação na resistência à penetração – profundidade penetrada entre 2,2 e 16,3 cm – ocorrendo apenas em quatro ninhos solo mais resistente à penetração no murundu e com ausência de deposição de solo recentemente escavado. A resistência do solo, em média, foi semelhante entre o murundu e entorno em ambos os tipos de ninhos no cerrado denso (FIGURA 7). Na mata, o solo no murundu dos ninhos ativos foi menos resistente que no entorno, enquanto que nos ninhos inativos ocorreu o inverso (FIGURA 7).

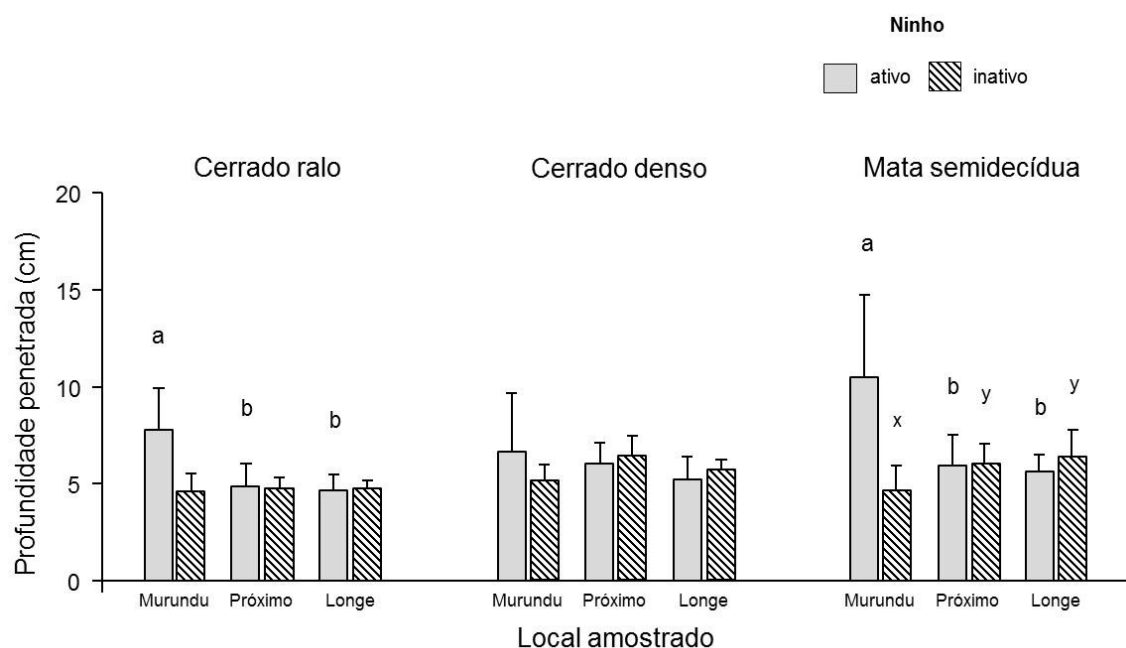


**FIGURA 7:** Resistência a penetração do solo sobre o murundu e no entorno (próximo e longe) de saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. Maior profundidade penetrada equivale a menor resistência do solo. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias.

O solo do murundu apresentou diferenças na composição química em relação ao solo do entorno em todos os ambientes (TABELA 2). No cerrado ralo, o solo do murundu diferiu no conteúdo de fósforo, alumínio e de matéria orgânica, enquanto que no cerrado denso ainda ocorreu diferença no pH e, na mata, também no pH e no conteúdo de potássio. De forma geral, o solo do murundu tendeu a ser menos ácido, pobre em macro nutrientes (fósforo e potássio), com menor conteúdo de matéria orgânica e com menor presença de alumínio do que o solo do entorno em todos os ambientes. Porém, essas diferenças na química do solo entre murundu e entorno foram mais marcantes no ambiente de mata, porque os solos no entorno dos ninhos neste ambiente são ricos que no cerrado ralo e denso.

**TABELA 2:** Características químicas do solo superficial (0-10 cm) do murundu e entorno de saueiros ativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. Desvio padrão entre parênteses. Nas linhas, letras sobrescritas distintas indicam diferenças significativas entre as médias em cada ambiente (teste *t* e  $P < 0,032$ ).

| <b>Ambiente:</b> | <b>Cerrado ralo</b>          |                              | <b>Cerrado denso</b>         |                              | <b>Mata semidecídua</b>       |                               |
|------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| Local:           | Murundu                      | Entorno                      | Murundu                      | Entorno                      | Murundu                       | Entorno                       |
| Matéria orgânica | 1,18 <sup>a</sup><br>(±0,30) | 2,26 <sup>b</sup><br>(±0,82) | 1,10 <sup>a</sup><br>(±0,21) | 1,88 <sup>b</sup><br>(±0,27) | 1,48 <sup>a</sup><br>(±0,19)  | 5,52 <sup>b</sup><br>(±0,52)  |
| Fósforo          | 0,56 <sup>a</sup><br>(±0,36) | 1,34 <sup>b</sup><br>(±0,30) | 0,96 <sup>a</sup><br>(±0,38) | 1,46 <sup>b</sup><br>(±0,21) | 1,22 <sup>a</sup><br>(±0,70)  | 3,90 <sup>b</sup><br>(±0,35)  |
| Potássio         | 31,20<br>(±11,00)            | 24,60<br>(±4,39)             | 24,60<br>(±9,23)             | 25,20<br>(±3,42)             | 30,80 <sup>a</sup><br>(±7,79) | 56,60 <sup>b</sup><br>(±5,03) |
| Cálcio           | 0,72<br>(±0,22)              | 0,60<br>(±0,07)              | 0,56<br>(±0,05)              | 0,52<br>(±0,04)              | 1,96<br>(±0,32)               | 0,90<br>(±1,06)               |
| Magnésio         | 0,12<br>(±0,11)              | 0,10<br>(±0,07)              | 0,08<br>(±0,04)              | 0,10<br>(±0,00)              | 0,22<br>(±0,10)               | 0,66<br>(±0,36)               |
| Alumínio         | 0,30 <sup>a</sup><br>(±0,11) | 0,74 <sup>b</sup><br>(±0,04) | 0,39 <sup>a</sup><br>(±0,06) | 0,85 <sup>b</sup><br>(±0,03) | 0,05 <sup>a</sup><br>(±0,00)  | 1,03 <sup>b</sup><br>(±0,59)  |
| pH               | 5,2<br>(±0,2)                | 5,0<br>(±0,1)                | 5,1 <sup>a</sup><br>(±0,2)   | 4,8 <sup>b</sup><br>(±0,1)   | 5,2 <sup>a</sup><br>(±0,1)    | 4,7 <sup>b</sup><br>(±0,4)    |

Matéria orgânica em dag/kg; Fósforo e Potássio em mg/dm<sup>3</sup>; Cálcio, Magnésio e Alumínio em cmol/dm<sup>3</sup>

As condições de temperatura e umidade no murundu dos ninhos ativos apresentaram algumas diferenças significativas em relação ao entorno (TABELA 3). A temperatura da superfície do solo no murundu entre 12 e 14h variou entre 50 a 63° C no cerrado ralo, entre 34 a 58° C no cerrado denso e entre 28 e 34° C na mata. Enquanto isso, a temperatura do solo do entorno se manteve entre 25 e 39° C, independente do ambiente, sempre próximo a temperatura do ar no momento da medição. Com esses resultados, observou-se que o solo do murundu atinge temperaturas mais elevadas do que o entorno, sendo a maiores diferenças observadas no cerrado ralo, em média de 23° C, seguido pelo cerrado denso, em média de 12,5° C (FIGURA 8). Na mata semidecídua o solo do murundu apresentou sempre temperatura igual a do ar no momento da medição, enquanto que o solo do entorno se manteve alguns graus abaixo, resultado em uma diferença, em média, de apenas 4° C (FIGURA 8). A umidade do solo superficial também foi diferente, sendo em média 28% menor no solo do murundu do que no entorno nos ninhos do cerrado ralo, 32% no cerrado denso e 16% menor na mata (FIGURA 9A). Contudo, nos três ambientes a umidade presente no solo profundo nos murundus dos saueiros não diferiu do solo do entorno (FIGURA 9B).

**TABELA 3:** Valores (F) dos testes de Anova para comparação da temperatura e umidade no solo no murundu com a área do entorno de saueiros ativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. As medidas foram feitas durante a estação seca (agosto e setembro de 2010 e 2011).

| Variável ambiental                                        | Ambiente     |               |                  |
|-----------------------------------------------------------|--------------|---------------|------------------|
|                                                           | Cerrado ralo | Cerrado denso | Mata semidecídua |
| Temperatura solo                                          | 148,406**    | 18,272**      | 29,699**         |
| Umidade solo superficial                                  | 9,176**      | 7,877*        | 4.849*           |
| Umidade solo profundo                                     | n.s.         | n.s.          | n.s.             |
| * P < 0,02      ** P < 0,001      n.s.: não significativo |              |               |                  |

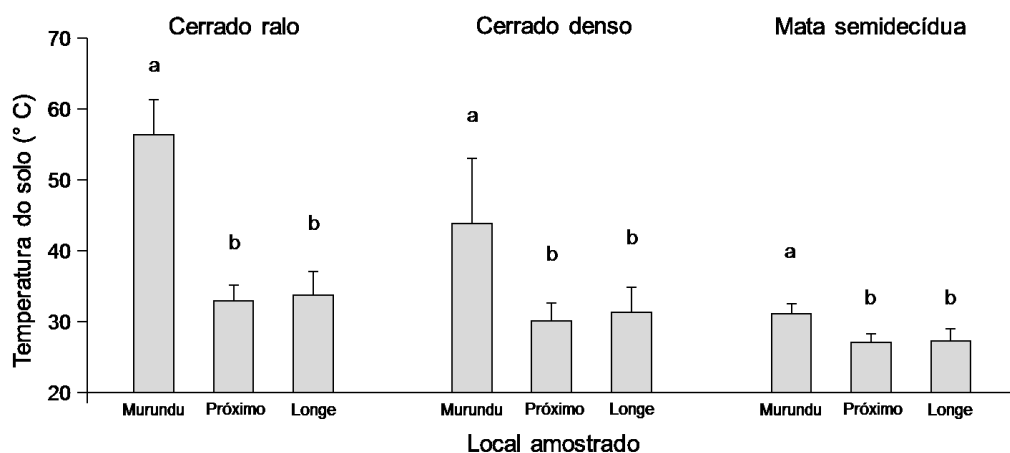


**FIGURA 8:** Temperatura da superfície do solo entre 12-14h no final da estação seca (agosto e setembro de 2011) sobre o murundu e entorno de saueiros ativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias.

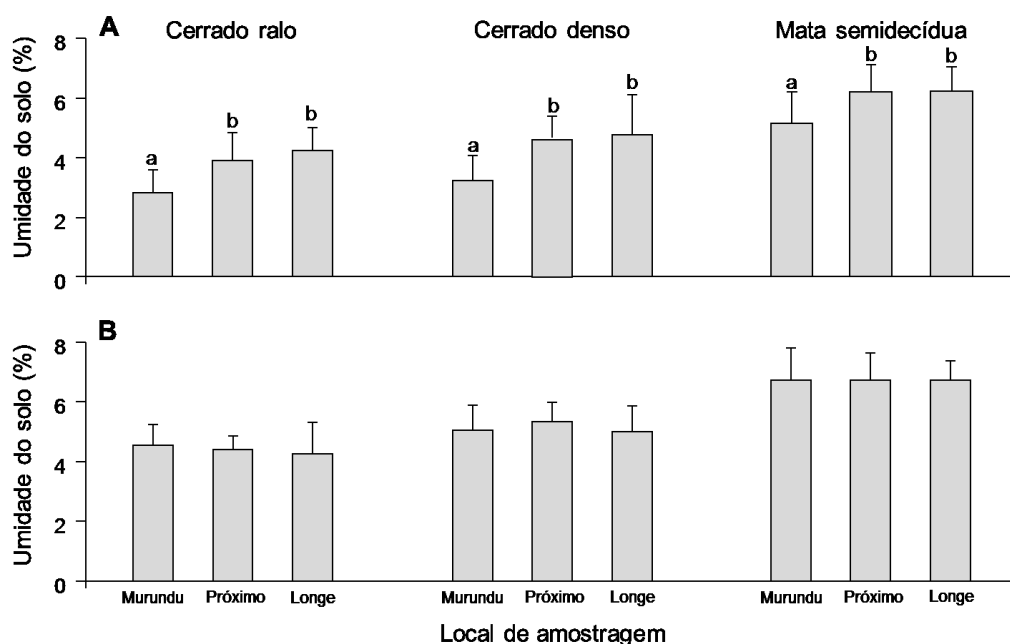


**FIGURA 9:** Umidade do solo superficial (A) e profundo (B) em saueiros ativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG no final da estação seca (agosto e setembro de 2010 e 2011). Solo superficial de 0–20 cm e profundo de 40–60 cm. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias.

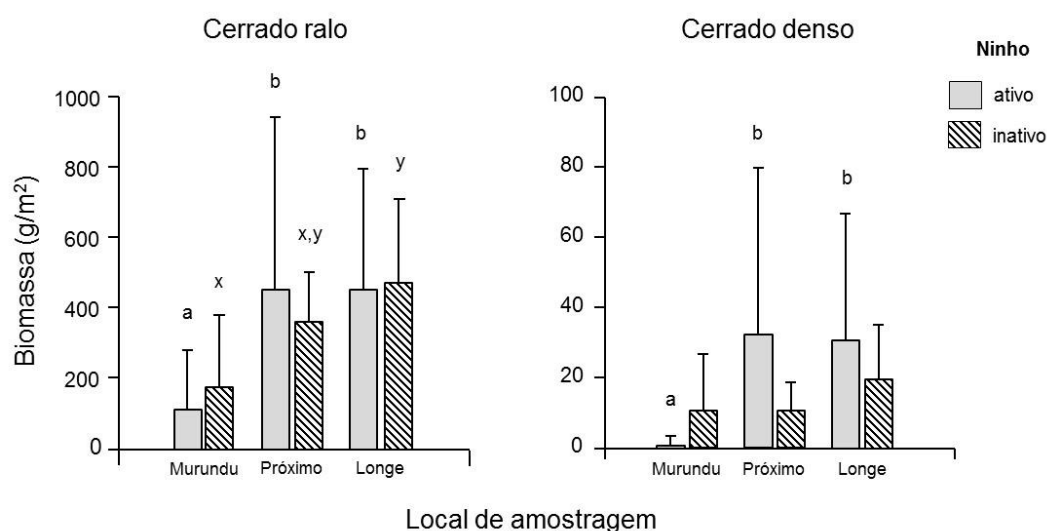


**FIGURA 10:** Biomassa de gramíneas (acima do solo) encontrada sobre o murundu e entorno (próximo e longe) de saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias, considerando  $P < 0,05$ .

A vegetação estabelecida sobre os murundus apresentou marcantes diferenças com o entorno (próximo e longe dos murundus). Para os ninhos ativos, apenas 14% das 3253 plantas registradas estavam estabelecidas sobre os murundus, contra 41% e 45% nas parcelas próximas e longe do ninho, respectivamente. Em cada ambiente estudado, a abundância média de plantas por parcela foi significativamente afetada pela posição da parcela em relação ao ninho, tanto para plantas pequenas ( $< 20$  cm) quanto para grandes (entre 20 e 120 cm) (TABELA 4). A maior diferença na densidade de plantas pequenas ocorreu no cerrado ralo, com uma média de 7,7 vezes mais plantas estabelecidas no entorno do que sobre o ninho, seguido pelos ambientes de mata (2,2 vezes) e cerrado denso (1,9 vezes), respectivamente (FIGURA 11). A redução na abundância de plantas grandes foi mais marcante do que de plantas pequenas, sendo que, na mata, a vegetação do entorno apresentou uma densidade de plantas grandes 8,2 vezes maior que no murundu, seguido por cerrado denso (6,2 vezes) e cerrado ralo (4,7 vezes), respectivamente (FIGURA 11).

**TABELA 4:** Resultados dos testes de Anova (F) e Kruskal-Wallis (H) para comparação das características da vegetação estabelecida sobre o murundu e áreas no entorno (próximo e longe) de saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. Na mata semidecídua não se registrou a presença de gramíneas dentro das parcelas amostradas.

| Variável da vegetação | Ninho   | Ambiente      |               |                  |
|-----------------------|---------|---------------|---------------|------------------|
|                       |         | Cerrado ralo  | Cerrado denso | Mata semidecídua |
| Biomassa de gramíneas | ativo   | H = 10,414**  | H = 16,324*** | -----            |
|                       | inativo | H = 10,418**  | n.s.          | -----            |
| No. plantas pequenas  | ativo   | F = 14,044*** | F = 4,952*    | H = 6,876*       |
|                       | inativo | n.s.          | n.s.          | n.s.             |
| No. plantas grandes   | ativo   | H = 18,371*** | F = 21,934*** | H = 18,985***    |
|                       | inativo | H = 9,859***  | H = 18,606**  | F = 7,851**      |
| No. espécies pequenas | ativo   | H = 19,514*** | F = 11,830*** | H = 13,921***    |
|                       | inativo | F = 8,827***  | n.s.          | F = 9,583***     |
| No. espécies grandes  | ativo   | H = 18,525*** | F = 25,754*** | F = 14,688***    |
|                       | inativo | H = 10,438**  | H = 18,511*** | F = 5,634**      |

\* P < 0,05      \*\* P < 0,01      \*\*\* P < 0,001      n.s.: não significativo

A única exceção aos padrões encontrados foi registrada no cerrado denso, onde a densidade média de plantas pequenas foi semelhante entre o murundu e a área amostrada próxima ao ninho (FIGURA 11B). Neste ambiente, sobre o murundu de três dos ninhos estudados, foi observada grande emergência de plântulas de *Pavonia rosa-campestris* A. St. Hil. (Malvaceae), *Sclerolobium paniculatum* Vog. (Caesalpinaceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) contra a pouca ou nenhuma emergência dessas espécies nas proximidades dos ninhos. A emergência de plântulas dessas espécies sobre o murundu dos ninhos em questão ocorreu, provavelmente, como consequência da concentração de sementes através do descarte pela própria colônia. Também se observou atividade de forrageio em muitas das colônias focais de *A. laevigata* nas áreas imediatamente ao redor dos ninhos, o que

pode ter contribuído para a redução da abundância de plantas no local, reduzindo a diferença entre murundu e a área imediatamente próxima em alguns ninhos no cerrado denso.

O efeito do ninho ativo na abundância das plantas teve reflexos na riqueza de espécies, ocorrendo apenas 87 morfo-espécies sobre o murundu contra 217 e 206 morfo-espécies próximo e longe do ninho, respectivamente. Assim, nos três ambientes estudados a riqueza de plantas foi significativamente diferente entre as parcelas amostradas (TABELA 4). No cerrado ralo a densidade de espécies de plantas pequenas no entorno do ninho foi 5,3 vezes maior que sobre o murundu, seguida pelo ambiente de mata (3,7 vezes) e o cerrado denso (2,4 vezes; FIGURA 12). Sobre a densidade de espécies de plantas grandes, o efeito da presença do ninho ativo foi muito semelhante entre os ambientes, com registro de 4,8 a 5,1 mais espécies de plantas na vegetação do entorno do ninho que sobre os murundus (FIGURA 12).

No total, a abundância de plantas sobre os ninhos após a migração ou morte das colônias continuou menor que na vegetação do entorno. Das 3375 plantas registradas apenas 24% estavam estabelecidas sobre os murundus, enquanto que as parcelas próximas e longe tiveram, igualmente, 38% das plantas. Contudo, em média, a abundância de plantas pequenas sobre o murundu dos ninhos inativos não diferiu significativamente do entorno em nenhum dos ambientes estudados, enquanto que o contrário foi encontrado para as plantas grandes (TABELA 4). A maior diferença na abundância de plantas grandes ocorreu no cerrado denso, com 9 vezes mais plantas grandes estabelecidas no entorno do que sobre o ninho, seguida pela mata (3,1 vezes) e no cerrado ralo (2,4 vezes; FIGURA 13).

O total de espécies de plantas registradas sobre os murundus foi de 121 morfo-espécies contra 200 e 209 nas áreas amostradas próximas e longe dos ninhos inativos, respectivamente. Em geral, nos ninhos inativos, a diferença na riqueza de espécies de plantas entre o murundu e o entorno diminuiu. No cerrado ralo, ocorreu diferença significativa no número de morfo-espécies entre os tratamentos, tanto para plantas pequenas, quanto para

grandes (TABELA 4), sendo densidade média de espécies no entorno dos ninhos de 2,3 a 2,4 maiores que sobre o murundu, para plantas pequenas e grandes, respectivamente (FIGURA 14A). No cerrado denso, a diferença na riqueza existente entre o murundu e entorno foi significativo apenas para plantas grandes (TABELA 4), com uma média de 8 vezes mais espécies no entorno do que sobre o murundu (FIGURA 14B). Por fim, a riqueza foi significativamente diferente entre os locais amostrados na mata, tanto para plantas pequenas quanto para grandes (TABELA 4). Contudo, ocorreu uma exceção e a diferença não foi significativa entre o murundu e a área próxima para plantas pequenas (14C). Nas áreas no entorno dos ninhos inativos na mata, a densidade média de espécies de plantas pequenas e grandes foi 1,4 e 3,5 vezes maiores do que nos murundus, respectivamente (FIGURA 14C).

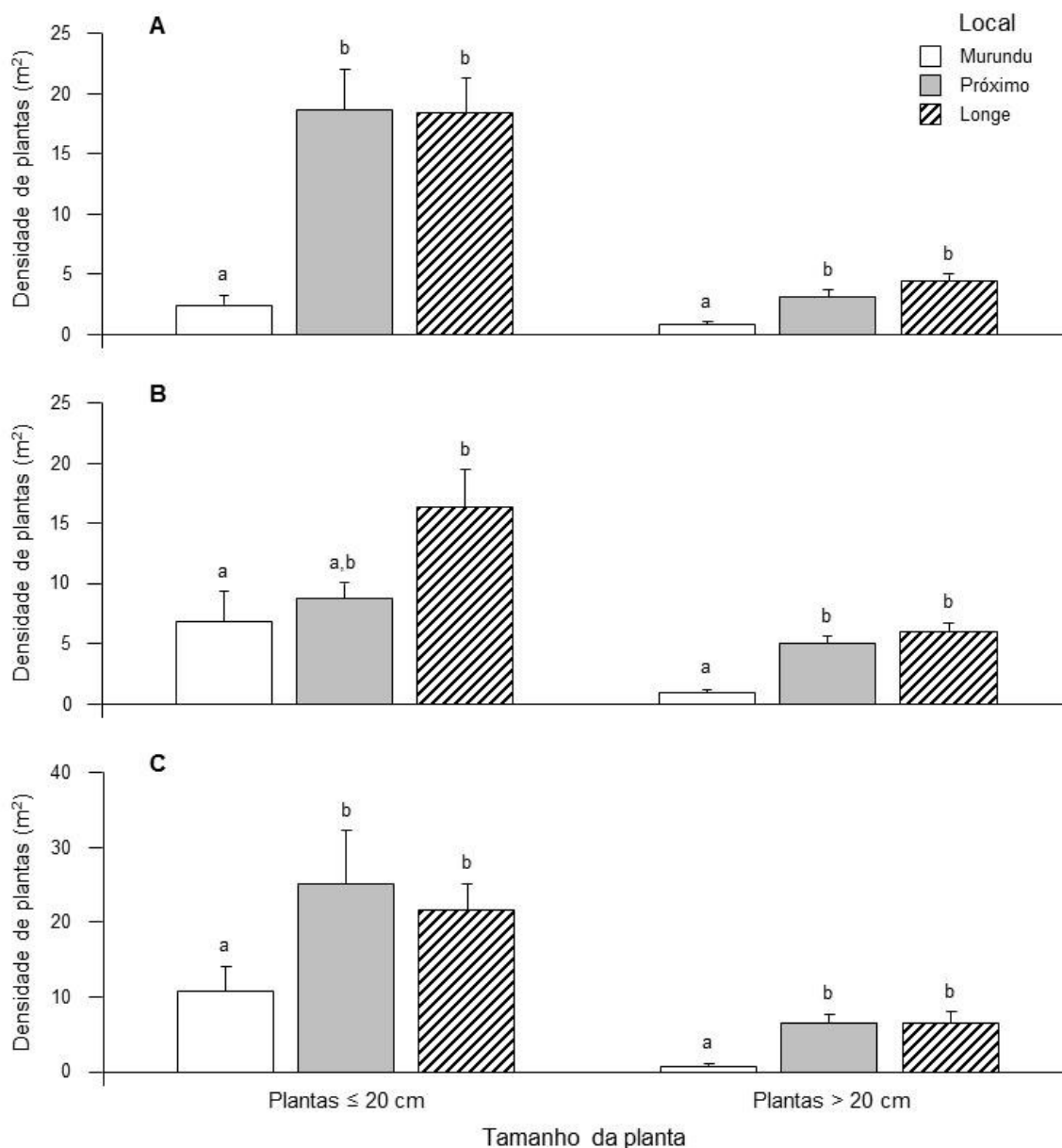


**FIGURA 11:** Densidade de plantas pequenas ( $\leq 20$  cm) e grandes ( $> 20$  cm) estabelecidas sobre o murundu e entorno (próximo e longe) de saueiros ativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. A. Cerrado ralo; B. Cerrado denso; C. Mata semidecídua. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as médias, considerando  $P < 0,05$ .

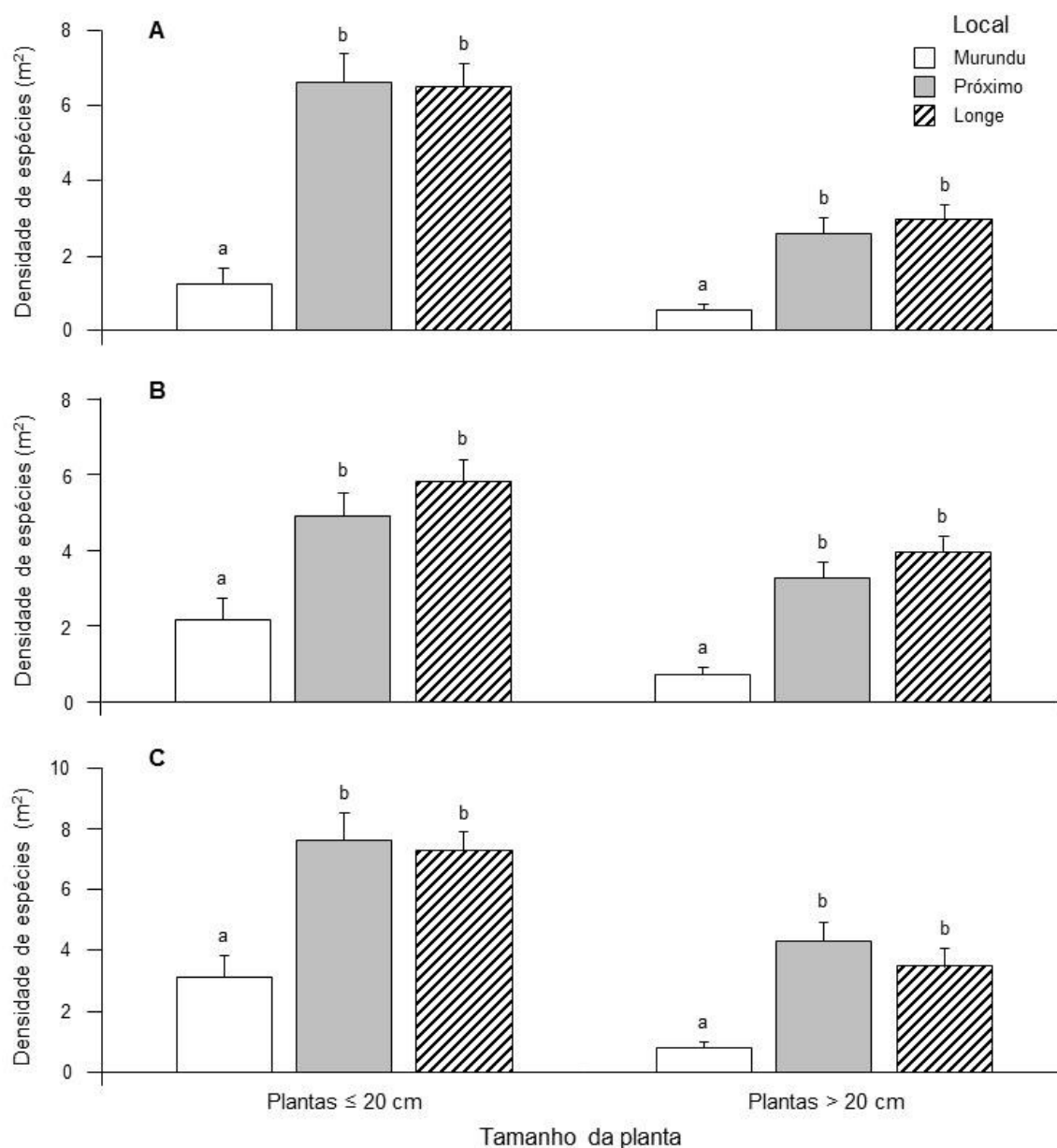


**FIGURA 12:** Densidade de espécies de plantas pequenas ( $\leq 20$  cm) e grandes ( $> 20$  cm) estabelecidas sobre o murundu e entorno (próximo e longe) de saueiros ativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. A. Cerrado ralo; B. Cerrado denso; C. Mata semidecídua. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as médias, considerando  $P < 0,05$ .

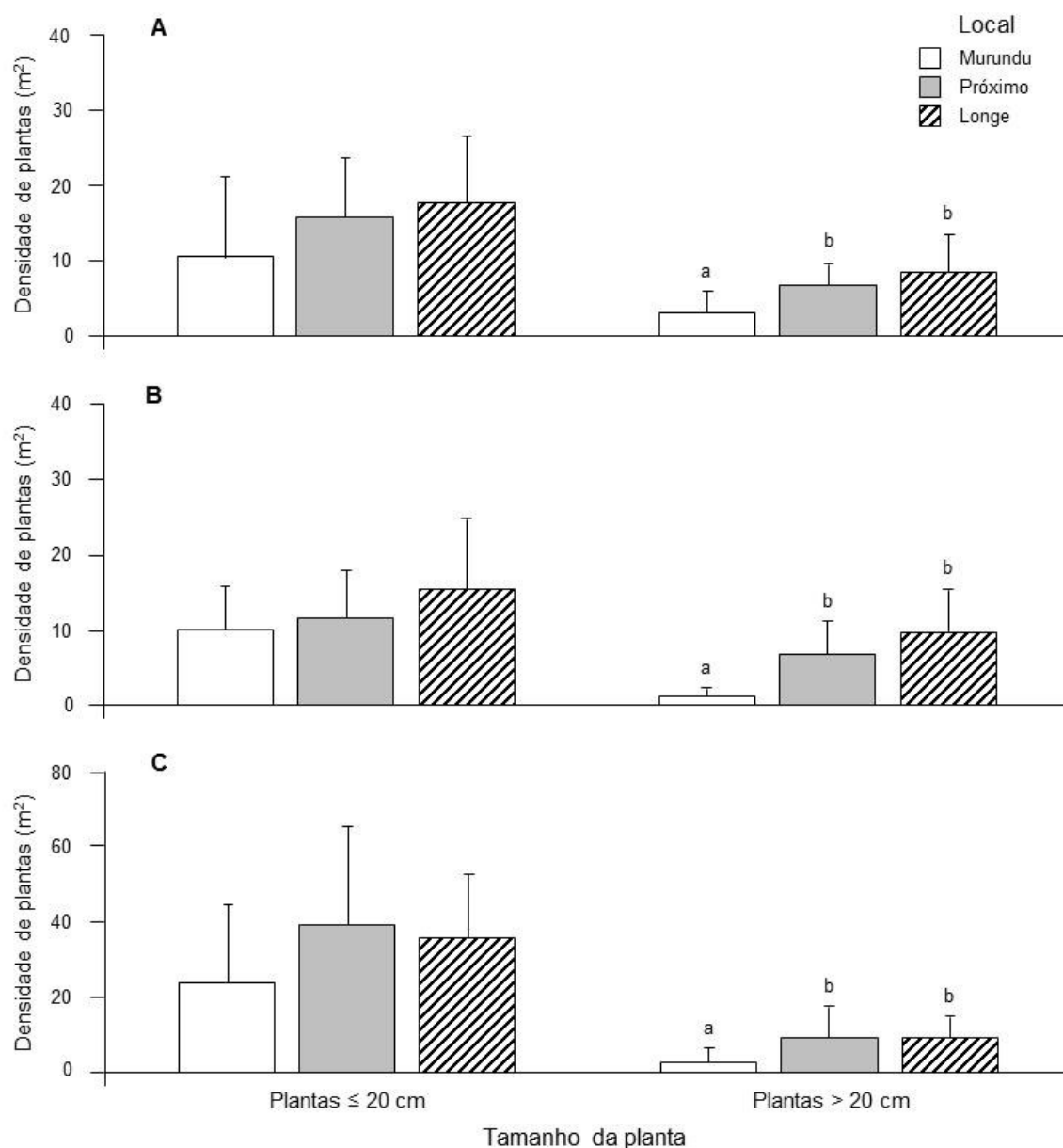


**FIGURA 13:** Densidade de plantas pequenas ( $\leq 20$  cm) e grandes ( $> 20$  cm) estabelecidas sobre o murundu e entorno (próximo e longe) de saueiros inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. A. Cerrado ralo; B. Cerrado denso; C. Mata semidecídua. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as médias, considerando  $P < 0,05$ .

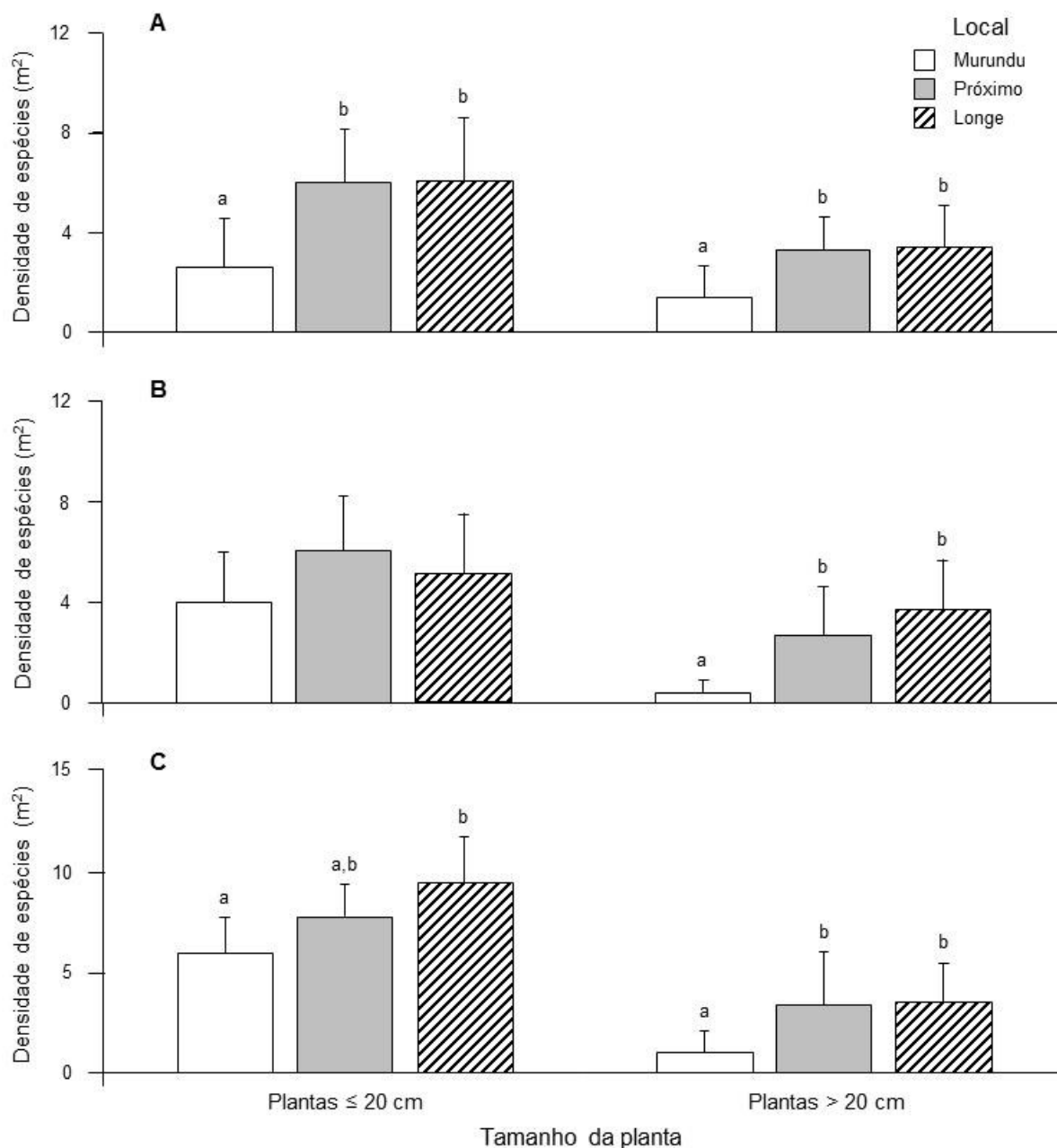


**FIGURA 14:** Densidade de espécies de plantas pequenas ( $\leq 20$  cm) e grandes ( $> 20$  cm) estabelecidas sobre o murundu e entorno (próximo e longe) de saueiros inativos de *Atta laevigata* nas fisionomias de cerrado ralo e denso na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia – MG e de *Atta sexdens* na fisionomia de mata semidecídua na Fazenda Água Fria em Araguari – MG. A. Cerrado ralo; B. Cerrado denso; C. Mata semidecídua. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as médias, considerando  $P < 0,05$ .

## Discussão

As formigas de solo podem ser consideradas como importantes componentes dos ecossistemas em função do seu relevante efeito de engenharia, modificando as características físico-químicas do solo, influenciando na ciclagem de nutrientes e no fluxo de energia (revisado por Folgarait 1998, Leal et al. 2012). Em ecossistemas abertos, como nos campos e savanas sul-americanos, as modificações ambientais causadas pelas formigas cortadeiras, aparentemente, são positivos para a vegetação lenhosa. Os ninhos desse tipo de formiga parecem facilitar o estabelecimento de arbustos e árvores em meio à paisagem dominada por herbáceas e gramíneas (Farji-Brener & Silva 1995b, 1996, Farji-Brener & Ghermandi 2000, Farji-brener et al. 2004, Jonkman 1978, Sosa & Brazeiro 2012). Entretanto, os resultados do presente trabalho demonstram que, no Cerrado Brasileiro, a maior extensão de savana na região Neotropical, a presença de saueiros de certas espécies modifica as condições do ambiente, mas com reflexos negativos sobre a diversidade a vegetação na área do ninho, com resultados iguais entre fitofisionomias estruturalmente abertas ou fechadas. Resultados estes, mais semelhantes aos efeitos registrados para certas espécies de saúvas em ambientes de floresta tropical úmida (Bieber et al. 2011, Corrêa et al. 2010, Garrettson et al. 1998, Meyer et al. 2011b)

### *Saueiros e as mudanças no ambiente*

Os murundus dos saueiros ativos se apresentaram como “clareiras de solo” nas três fisionomias de Cerrado estudadas. Nesta clareira, o solo estava quase ou totalmente exposto, de forma semelhante ao que ocorre em Florestas Tropicais Úmidas (Farji-Brener & Illes 2000, Meyer et al. 2011a). Obviamente, essas clareiras tiveram início com a gradativa deposição da terra escavada sobre o solo, com o soterramento da serapilheira e da vegetação no local.

Existem evidências de que algumas espécies entre a flora do Cerrado podem sobreviver ao soterramento, graças a adaptações específicas no caule ou raízes (Coutinho 1982). Porém, pode-se supor que as plantas que não apresentam essas adaptações, possivelmente a maior parte das espécies, morrem em consequência do soterramento pelo murundu. Tal mortalidade, por si só, poderia responder por grande parte da redução da abundância e da riqueza de plantas registrada sobre os saúvas no presente estudo.

Na Mata Atlântica, a perturbação do solo e a frequente desfolha das plantas pelas colônias de *A. cephalotes* levam as árvores próximas aos ninhos à morte, acarretando a abertura do dossel e o aumento da incidência de luz nos arredores dos saúvas (Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011a). Porém, nos três ambientes do presente estudo, o percentual de cobertura arbórea sobre os ninhos das espécies focais de saúva foi similar ao registrado no entorno. Aparentemente, em parte este resultado decorreu do fato das colônias dessas espécies não concentrarem sua atividade de forrageio a partir dos ninhos (Costa et al. 2008, Silva 1975). Durante o presente estudo, as colônias focais apresentaram a maior parte das trilhas de forrageio a partir de olheiros localizados a certa distância dos ninhos, dando início a sua atividade de forrageio longe do murundu.

As colônias também removem ativamente a serapilheira acumulada e desfolham as plantas que diretamente sobre os saúvas (Meyer et al. 2011a, 2013). A manutenção desta “clareira de solo” sobre o saúva pode criar condições microclimáticas desfavoráveis para o estabelecimento e crescimento de plântulas sobre a vegetação. A camada de serapilheira pode agir como uma barreira, prevenindo a dessecação de sementes e plântulas, por limitar a elevação da temperatura e a redução da umidade do solo (Facelli & Pickett 1991). Nos ambientes de cerrado ralo e denso, a vegetação naturalmente mais aberta permitiu a incidência direta da luz do sol sobre o solo exposto do murundu, que no auge da seca chegou a temperatura máxima de 64° C no cerrado ralo e 58° C no cerrado denso, próximo ao meio do

dia. Paralelamente, a umidade do solo superficial foi cerca de 30% menor no solo dos sauveiros, em comparação com o entorno, nestas mesmas fisionomias. As condições de elevada temperatura e reduzida umidade podem ser estressantes para plantas jovens no cerrado, com impacto negativo para o desenvolvimento da vegetação. A redução na umidade do solo nos sauveiros no Cerrado contrasta com o que ocorre na savana dominada por gramíneas nos Llanos Uruguaios (Sosa & Brazeiro 2010). Neste ecossistema o solo dos sauveiros ativos de *A. vollenweideri* tem maior umidade do que os solos não perturbados do entorno do ninho, em virtude da formação de uma crosta salina na superfície do murundu que reduz a evaporação e retém a água no solo (Sosa & Brazeiro 2010). Sob uma vegetação fechada típica de floresta, com reduzida incidência direta de luz solar, o aquecimento do solo nos sauveiros na mata semidecídua não superou a temperatura ambiente, podendo este resultado ser atribuído unicamente a ausência de cobertura do solo pela serapilheira.

Na comparação da resistência do solo entre o sauveiro o entorno os padrões observados não são claros. Nos sauveiros ativos com deposição recente de terra escavada, maioria no cerrado ralo e na mata semidecídua, a superfície do murundu se apresentou menos resistente a penetração do que o solo do entorno. Nos ninhos de *Atta vollenweideri* nos Llanos Uruguaios, o murundu menos compacto parece favorecer o estabelecimento da vegetação arbustiva no local (Sosa & Brazeiro 2010). No Cerrado, o solo menos compacto em alguns murundus poderia favorecer a retenção de sementes e oferecer menos resistência ao crescimento de raízes das plântulas germinadas no local. Contudo, o solo menos compacto pode também apresentar maior evaporação e reter uma menor umidade (Blomqvist et al. 2003). Nos sauveiros, ainda que ativos, que não apresentavam deposição recente de terra escavada, a resistência do solo à penetração foi semelhante ao entorno, indicando que ocorre uma rápida estabilização do solo no murundu caso não ocorra nova perturbação pela colônia. Sendo assim, torna-se difícil determinar se a menor resistência do solo, mesmo que

temporária, ofereceria algum benefício para o estabelecimento de plântulas sobre os saúvas ativos. Apenas na mata semidecídua, os saúvas inativos apresentaram solo mais resistente à penetração do que no entorno. O mesmo aumento da compactação do solo em ambientes florestais também foi encontrado em saúvas inativos de *Atta cephalotes* na Mata Atlântica, o que parece ser um obstáculo para regeneração da vegetação no local (Bieber et al. 2011).

As formigas modificam as características químicas do solo ao coletar e concentrar uma grande quantidade de matéria orgânica dentro ou próximo aos ninhos (Folgarait 1998). No caso dos saúvas de *A. sexdens* em Florestas Tropicais (Moutinho et al. 2003, Verchot et al. 2003) e de *A. laevigata* nas savanas, as mudanças operadas correm na direção do enriquecimento do solo profundo, próximo às câmaras de lixo e de cultivo do fungo, por matéria orgânica e elementos como o cálcio, o magnésio, o fósforo e o potássio. Em contraste, o subsolo escavado e depositado na superfície pelas saúvas tende a apresentar pouca matéria orgânica, sendo pobre em nutrientes para as plantas (Bieber et al. 2011, Hudson et al. 2009, Jiménez et al. 2008, Meyer et al. 2013, Verchot et al. 2003, Sousa-Souto et al. 2008). Nos três ambientes do presente estudo, o solo dos saúvas de *A. laevigata* e *A. sexdens* apresentaram essas mesmas características, podendo ser considerados como “manchas superficiais” de solo pobre em matéria orgânica e em macronutrientes, principalmente, fósforo e potássio. Possivelmente, isto desfavorece o estabelecimento de vegetação sobre o murundu em comparação com o solo não perturbado do entorno do ninho. Nas fisionomias abertas como cerrado ralo e no cerrado denso, onde naturalmente ocorre um solo oligotrófico pobre em matéria orgânica e macronutrientes, as diferenças entre o murundu e o entorno foram menos marcantes do que na mata semidecídua, um ambiente florestal com solo mesotrófico mais rico (Motta et al. 2002).

As colônias de *A. colombica* em Florestas Tropicais depositam todo o seu lixo fora do ninho sobre o murundu e arredores (Hart & Ratnieks 2002) levando ao enriquecimento do

solo superficial associado às pilhas de detritos (Hudson et al. 2009). Diferente disso, as colônias de *A. laevigata* e *A. sexdens* depositam seu lixo dentro do ninho, em câmaras profundas escavadas abaixo das câmaras de cultivo do fungo (Autuori 1942, Moutinho et al. 2003, Moreira et al. 2004a). Em algumas das colônias ativas, de ambas as espécies acompanhadas, foram observadas pequenas pilhas de fragmentos de folhas e ramos recém-cortados, que foram descartadas sobre os murundus ao redor de alguns olheiros. Essas pequenas pilhas de detritos cobriam apenas uma pequena parte da superfície dos murundus e a decomposição desse material parece não favorecer significativamente o enriquecimento do solo dos sauveiros no Cerrado. Contudo, esse enriquecimento parece ocorrer em sauveiros de *A. laevigata* associados a manchas de vegetação arbórea em áreas de savanas na região dos Llanos Venezuelanos (Farji-Brener & Silva 1995a, b, 1996)

Assim, para uma planta se estabelecer sobre um sauveiro ativo de *A. laevigata* e *A. sexdens* no Cerrado ela deve ser capaz de sobreviver a eventuais soterramentos, resistir a constantes desfolhas, tolerar o frequente aquecimento do solo, superar a pronunciada redução da umidade do solo na estação seca e, por fim, superar as deficiências de um solo pobre em nutrientes. As plântulas sobre o sauveiro podem ser favorecidas somente pela breve redução da resistência do solo e pela menor concentração de alumínio, o que, para muitas plantas resistentes a sua ação tóxica nem chega a ser uma vantagem (Haridasan 1982, Franco 2002). O acúmulo de serapilheira observado nos sauveiros inativos indica que a “clareira de solo” se mantém por determinado período de tempo sobre o murundu após a migração ou morte da colônia, mas com os impactos dos efeitos negativos do aquecimento, da reduzida umidade e da baixa concentração de nutrientes regredindo ao longo do tempo com a formação de uma nova cobertura sobre o solo.

#### ***A vegetação sobre os sauveiros***

Os resultados do presente estudo indicam que os saueiros ativos de *A. laevigata* e *A. sexdens* tem impacto negativo sobre a vegetação ao longo das diferentes fisionomias do Cerrado. A diversidade de plantas registrada sobre os murundus dos saueiros ativos dessas duas espécies foi muito menor do que aquela encontrada no entorno do ninho, tanto para plantas pequenas (altura menor que 20 cm) quanto para grandes (altura entre 20 e 120 cm). Resultados semelhantes, nos quais uma vegetação com menor número de plantas e um menor número de espécies sobre o murundu também foi encontrada sobre os saueiros ativos de *A. colombica* nas florestas do Panamá (Hull-Sanders & Howard 2003) e de *A. cephalotes* nas florestas da Costa Rica (Garrettson et al. 1998) e do Brasil (Corrêa et al. 2010, Saha et al. 2012).

Nos saueiros ativos de *A. cephalotes* na Mata Atlântica, as plantas tem que sobreviver à desfolha frequente e à condições de temperatura elevada e umidade reduzida resultante da ausência de cobertura do solo e da maior incidência de luz solar na área do ninho (Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011a). Apenas nos saueiros ativos de *Atta vollenweideri*, em áreas de savana no Uruguai, foi registrada uma maior abundância de arbustos sobre os saueiros ativos do que no entorno, devido à reduzida compactação do solo e a maior umidade disponível no murundu (Sosa & Brazeiro 2010). No Cerrado, o soterramento, a desfolha, as características químicas do solo e as condições microclimáticas podem dificultar o estabelecimento e crescimento sobre os saueiros ativos de *A. laevigata* e *A. sexdens* de plantas ainda pequenas. A ação simultânea desses fatores, cada qual com maior ou menor importância dependendo do ambiente, seriam os responsáveis pela abundância e pela riqueza significativamente menor de plantas pequenas sobre os saueiros do que no entorno destes.

A ausência de diferenças significativas na abundância de plantas pequenas entre o saueiro inativo e o entorno indica que, com o cessar das atividades da colônia sobre o murundu (fim do soterramento e da desfolha) e com a recuperação de parte da cobertura do

solo (acúmulo de serapilheira), o estabelecimento de plantas no local volta a taxas semelhantes às aquelas que ocorrem no entorno. Essa semelhança no estabelecimento de plantas com o entorno, somada a ainda reduzida riqueza de espécies sobre o murundu (de 43 a 71% menor do que no entorno), evidencia que o saueiro inativo não representa um local especial de regeneração da vegetação em nenhuma das diferentes fisionomias do Cerrado. Resultados similares foram registrados em saueiros de *Atta colombica* em Florestas da Costa Rica (Farji-Brener 2005) e de *Atta cephalotes* na Mata Atlântica Brasileira (Bieber et al. 2011). Porém, uma maior abundância de plântulas foi também encontrada em saueiros inativos de *A. cephalotes* nas florestas da Costa Rica (Garrettson et al. 1998) e de *A. vollenweideri* nas savanas do Paraguai (Jonkman 1978, Bucher 1982) e do Uruguai (Sosa & Brazeiro 2012).

Nos saueiros ativos de *A. colombica*, nas florestas do Panamá, não foi registrada diferença na diversidade de plantas grandes (Hull-Sanders & Howard 2003). As plantas grandes, no presente estudo com altura entre 20 e 120 cm, possivelmente com sistema radicular mais profundo e que alcança o solo abaixo do murundu, podem se beneficiar do subsolo enriquecido do saueiro no Cerrado (Saha et al. 2012, Sousa-Souto et al. 2008, Sternberg et al. 2007). Este fato é evidenciado pela maior concentração de nutrientes nas folhas das plantas que crescem sobre o murundu (Sousa-Souto et al. 2007). As plantas escapariam então das condições desfavoráveis da química do solo e do microclima do murundu. Contudo, estas plantas ainda enfrentariam frequentes desfolhas sobre os murundus (Meyer et al. 2011b). Os resultados negativos dessa desfolha parecem sobressair as possíveis vantagens do subsolo enriquecido do ninho, visto que, a abundância e a riqueza de plantas grandes sobre o murundu foram menores do que no entorno. Além disso, as condições desfavoráveis do ninho seria um filtro ecológico impedindo o recrutamento da vegetação no local nas primeiras fases do desenvolvimento das plântulas, com reflexos tardios na diversidade de plantas grandes. A menor abundância (de 11 a 42% menor que no entorno) e a

menor riqueza (de 12 a 42% menor) de plantas grandes persistiram nos sauveiros inativos no Cerrado, provavelmente devido ao lento processo de recuperação da vegetação. No Cerrado, apenas nos sauveiros inativos de *Atta sexdens* presentes na mata semidecídua registrou-se o aumento da resistência do solo no murundu, o que, de forma semelhante ao que ocorre nos sauveiros inativos de *A. cephalotes* na Mata Atlântica (Bieber et al. 2011), deve dificultar o estabelecimento de plantas no local.

## Conclusões

Na comparação entre os resultados registrados em outras áreas de savanas neotropicais com os obtidos no presente trabalho, pode-se concluir que o impacto dos sauveiros na vegetação da savana depende do contexto, podendo variar entre espécies e entre localidades. Nos Llanos da Venezuela a ocorrência de sauveiros de *A. laevigata* facilita o estabelecimento de plantas lenhosas nas áreas abertas e contribui para formação de manchas arbustivo-arbóreas (Farji-Brener & Silva 1995b). No Uruguai e Paraguai, os sauveiros de *Atta vollenweideri* são pontos de maior estabelecimento de arbustos e árvores nas áreas de savana dominadas por gramíneas (Jonkman 1978, Bucher 1982, Sosa & Brazeiro 2010, 2012). No Cerrado, assim com nas florestas tropicais, os sauveiros ativos atuam como “clareiras na vegetação”, com reduzida abundância e menor riqueza de plantas do que o entorno (presente estudo, Bieber et al. 2011, Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011b, a). A persistência desses efeitos, mesmo após anos de cessada a interferência da colônia, evidencia que a recuperação da vegetação pode ser relativamente lenta.

## Referências bibliográficas

- ALVARADO, A., C. BERISH, AND F. PERALTA, 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anidepts in Costa Rica. *Soil Sci. Soc. Am.* 45: p.790–794.
- AUTUORI, E., 1942. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera - Formicidae). II O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Arq. do Inst. Biol.* 13: p.67–86.
- AUTUORI, E., 1947. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera - Formicidae). IV - O saúveiro depois da primeira revoada (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Arq. do Inst. Biol.* 18: p.39–70.
- BIEBER, A.G.D., M. A. OLIVEIRA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2011. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? *Austral Ecol.* 36: p.220–232.
- BLOMQUIST, M., H. OLFF, AND M. BLAAUW, 2003. Interactions between above and belowground biota: importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. *Oikos* 90: p.582–598.
- BUCHER, E., 1982. Chaco and Caatinga: South American arid savannas, woodlands and thickets. *In* B. Huntley and B. Walker (Eds.) *Ecology of tropical savannas*. pp. 48–59, Berlin: Springer-Verlag.
- CHERRETT, J.M., 1989. Leaf-cutting ants. *In* H. Lieth and M. J. A. Werger (Eds.) *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studie*. pp. 473–488, Amsterdam: Elsevier.
- CORRÊA, M.M., P.S.D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: p.103–115.
- COSTA, A.N., H.L. VASCONCELOS, E.H.M. VIEIRA-NETO, AND E.M. BRUNA, 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *J. Veg. Sci.* 19: p.849–854.
- COUTINHO, L.M., 1982. Aspectos ecológicos da saúva no Cerrado - os murundus de terra, as características psamofíticas das espécies de sua vegetação e a sua invasão pelo campim gordura. *Rev. Bras. Biol.* 42: p.147–153.
- COUTINHO, L.M., 1984. Aspectos ecológicos da saúva no Cerrado - a saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes minerais. *Boletins Zool. Univ. São Paulo* 8: p.1–9.
- ENGELBRECHT, B.M.J., AND H.M. HERZ, 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 17: p.207–224.
- FACELLI, J.M., AND S.T.A. PICKETT, 1991. Plant Litter : Its Dynamics and Effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: p.1–32.

- FARJI-BRENER, A., 2005. The effect of abandoned leaf-cutting ant nests on plant assemblage composition in a tropical rainforest of Costa Rica. *Ecoscience* 12: p.554–560.
- FARJI-BRENER, A., AND L. GHERMANDI, 2000. Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *J. Veg. Sci.* 11: p.453–460.
- FARJI-BRENER, A., AND A.E. ILLES, 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the evidence. *Ecol. Lett.* 3: p.219–227.
- FARJI-BRENER, A., AND J. SILVA, 1995a. Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27: p.250–254.
- FARJI-BRENER, A., AND J. SILVA, 1995b. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *J. Trop. Ecol.* 11: p.651–669.
- FARJI-BRENER, A.A.G., L. GHERMANDI, AND G. ALEJANDRO, 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants.* 15: p.823–830.
- FARJI-BRENER, A.G., AND J. SILVA, 1996. Leaf-cutter ants’ (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *J. Trop. Ecol.* 12: p.163–168.
- FOLGARAIT, P., 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. Conserv.* 7: p.1221–1244.
- FRANCO, A.C., 2002. Ecophysiology of woody plants. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 178–197, New York: Columbia University Press.
- GARDNER, T. A., 2006. Tree-grass coexistence in the Brazilian cerrado: demographic consequences of environmental instability. *J. Biogeogr.* 33: p.448–463.
- GARRETTSON, M., J.F. STETZEL, B.S. HALPERN, D.J. HEARN, B.T. LUCEY, AND M.J. MCKONE, 1998. Diversity and abundance of understorey plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *J. Trop. Ecol.* 14: p.17–26.
- HARIDASAN, M., 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant Soil* 273: p.265–273.
- HART, A., AND F. RATNIEKS, 2002. Waste management in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behav. Ecol.* 13: p.224–231.
- HENRIQUES, R.P.B., AND J.D. HAY, 2002. Patterns and dynamics of plant populations. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 140–158, New York: Columbia University Press.

- HERZ, H., W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOBLER, 2007. Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. *Biotropica* 39: p.482–488.
- HOFFMANN, W.A., AND A.G. MOREIRA, 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 159–177, New York: Columbia University Press.
- HÖLLDOBLER, B., AND E.O. WILSON, 1990. *The Ants*, Cambridge: Belknap Press.
- HUDSON, T.M., B.L. TURNER, H. HERZ, AND J.S. ROBINSON, 2009. Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. *Soil Biol. Biochem.* 41: p.1088–1093.
- HULL-SANDERS, H., AND J. HOWARD, 2003. Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a Neotropical forest. *Biotropica* 35: p.441–445.
- JIMÉNEZ, J.J., T. DECAËNS, AND P. LAVELLE, 2008. C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Appl. Soil Ecol.* 40: p.120–128.
- JONES, C.G., J.L. GUTIÉRREZ, J.E. BYERS, J.A. CROOKS, J.G. LAMBRINOS, AND T.S. TALLEY, 2010. A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119: p.1862–1869.
- JONES, C.G., J.H. LAWTON, AND M. SHACHAK, 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *OIKOS* 69: p.373–386.
- JONKMAN, J., 1978. Nest of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *ZEITSCHRIFT FÜR Angew. Entomol. Appl. Entomol.* 86: p.25–34.
- KLINK, C. A., AND R.B. MACHADO, 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv. Biol.* 19: p.707–713.
- LEAL, I.R., R. WIRTH, AND M. TABARELLI, 2012. Formigas-cortadeiras e a ambiguidade de suas relações com plantas. *In* K. Del-Claro and H. M. Torezan-Silingardi (Eds.) *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. pp. 215–239, Rio de Janeiro: Technical Books Editora.
- MARICONI, F.A.M., 1970. *As saúvas*, São Paulo: Agronômica Ceres.
- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011a. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecol. Entomol.* 36: p.14–24.
- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011b. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecol.* 36: p.779–790.

- MEYER, S.T., M. NEUBAUER, E.J. SAYER, I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecol. Entomol.* 38: p.497–504.
- MOREIRA, A. A., L.C. FORTI, M. A. C. BOARETTO, A. P.P. ANDRADE, J.F.S. LOPES, AND V.M. RAMOS, 2004. External and internal structure of *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests. *J. Appl. Entomol.* 128: p.204–211.
- MOREIRA, A., L.C. FORTI, A.P. ANDRADE, M.A. BOARETTO, AND J. LOPES, 2004. Nest Architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 39: p.109–116.
- MOTTA, P.E.F., N. CURI, AND D.P. FRANZMEIER, 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 13–32, New York: Columbia University Press.
- MOUTINHO, P., D. NEPSTAD, AND E. DAVIDSON, 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: p.1265–1276.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., AND J.T. RATTER, 2002. Vegetation physiognomies and woody flora o the cerrado biome. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 91–120, New York: Columbia University Press.
- PENNINGTON, T., G.P. LEWIS, AND J.A. RATTER, 2006. *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation*, Boca Raton: CRC Press.
- RAO, M., 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp .) densities in forest isolates : the potential role of predation. *J. Trop. Ecol.* 16: p.209–225.
- SAHA, A.K., K.S. CARVALHO, L.D.S.L. STERNBERG, AND P. MOUTINHO, 2012. Effect of leaf-cutting ant nests on plant growth in an oligotrophic Amazon rain forest. *J. Trop. Ecol.* 28: p.263–270.
- SCHOEREDER, J., AND L. COUTINHO, 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. *Rev. Bras. Entomol.* 34: p.561–568.
- SILVA, P.S.D., I.R. LEAL, R. WIRTH, F.P.L. MELO, AND M. TABARELLI, 2012. Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 28: p.361–368.
- SILVA, V., 1975. Contribuição ao estudo das populações de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, e *Atta laevigata* (Fr. Smith) no estado de São Paulo (Hym.: Formicidae. *Stud. Entomol.* 18: p.201–250.
- SOSA, B., AND A. BRAZEIRO, 2010. Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata*. *J. Veg. Sci.* 21: p.597–605.
- SOSA, B., AND A. BRAZEIRO, 2012. Local and landscape-scale effects of an ant nest construction in an open dry forest of Uruguay. *Ecol. Entomol.* 37: p.252–255.

- SOUSA-SOUTO, L., J.H. SCHOEREDER, AND C.E.G.R. SCHAEFER, 2007. Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. *Austral Ecol.* 32: p.758–765.
- SOUSA-SOUTO, L., J.H. SCHOEREDER, C.E.G.R. SCHAEFER, AND W.L. SILVA, 2008. Ant nests and soil nutrient availability: the negative impact of fire. *J. Trop. Ecol.* 24: p.639.
- STERNBERG, L., M.C. PINZON, M.Z. MOREIRA, P. MOUTINHO, E.I. ROJAS, AND E.A. HERRE, 2007. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proc. Biol. Sci.* 274: p.315–21.
- TERBORGH, J., K. FEELEY, M. SILMAN, P. NUNEZ, AND B. BALUKJIAN, 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *J. Ecol.* 94: p.253–263.
- VASCONCELOS, H., AND J. CHERRETT, 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Stud. Neotrop. Fauna ...*p.37–41.
- VASCONCELOS, H.L., E.H.M. VIEIRA-NEITO, F.M. MUNDIM, AND E.M. BRUNA, 2006. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in Neotropical savannas. *Biotropica* 38: p.661–665.
- VERCHOT, L. V., P.R. MOUTINHO, AND E. A. DAVIDSON, 2003. Leaf-cutting ant (*Atta Sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biol. Biochem.* 35: p.1219–1222.
- VIANA, L., J. SANTOS, AND L. ARRUDA, 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith)(Myrmicinae: Attini) in an area of cerrado vegetation. *Neotrop. Entomol.*p.1999–2001.
- WIRTH, R., H. HERZ, R.J. RYEL, W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOLBLER, 2003. *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama* Ecological., Berlim: Springer.
- WIRTH, R., S.T. MEYER, W.R. ALMEIDA, M.V. ARAÚJO, V.S. BARBOSA, AND I.R. LEAL, 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 23: p.501.
- WRIGHT, J.P., AND C.G. JONES, 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years On: progress, limitations, and challenges. *Bioscience* 56: p.203.

## **CAPÍTULO 3**

### **Dinâmica da vegetação sobre os saúveiros (*Atta:* *Formicidae*) no Cerrado**

## Resumo

A atividade das saúvas pode modificar a dinâmica da vegetação em diferentes ecossistemas, encontrando-se uma vegetação menos densa e empobrecida sobre os ninhos ativos dessas formigas. Contudo, o recrutamento de plantas sobre os saúveiros e quais os fatores que contribuem para modificar a vegetação no local ainda permanecem pobremente investigados. No presente trabalho, objetivou-se determinar a influência de diferentes fatores (condições climáticas, química do solo, soterramento e desfolha) no recrutamento de plântulas sobre os saúveiros no cerrado. Para tanto, foi monitorada a emergência e mortalidade de plantas sobre o murundu e o entorno de 15 ninhos ativos de *Atta laevigata*. Ainda, realizou-se uma sequência de experimentos com transplantes de sementes e plântulas (isoladas e não isoladas das saúvas) para tentar separar a influência de cada fator no recrutamento sobre os saúveiros e determinar se existe alguma variação do impacto destes na vegetação em diferentes ambientes. No monitoramento da dinâmica da vegetação, registrou-se uma enorme variação espacial no estabelecimento de plântulas na área de estudos, mas com uma clara tendência de redução da emergência de plântulas sobre murundu dos saúveiros ativos, que foi quase metade daquela registrada no entorno dos ninhos. A germinação do dobro de sementes de *Virola sebifera* plantadas fora do murundu confirma essa tendência e evidencia que as condições do saúveiro não são propícias para a germinação de algumas espécies. A sobrevivência sobre o murundu também foi menor, ocorrendo a morte de 71% das plantas estabelecidas no local em quinze meses, contra 39% no entorno. A sobrevivência das plântulas transplantadas das espécies de arbustos e árvores sofreram os mesmos efeitos, com quase o triplo de mortalidade sobre o murundu do que no entorno, possivelmente em função das condições microclimáticas desfavoráveis sobre os saúveiros, seguida da desfolha e do soterramento, sem aparente efeito da química do solo. Assim, no Cerrado os saúveiros são locais menos propícios para a germinação e o estabelecimento de plântulas, sendo que o impacto dos distintos fatores que influem sobre o recrutamento pode mudar entre diferentes fisionomias em função da variação na cobertura arbustivo-arbórea.

## Introdução

As formigas cortadeiras de folhas do gênero *Atta* Fabricius (saúvas) são encontradas em diversos ambientes distribuídos pela América tropical e subtropical, aproximadamente dentro da latitude de 35° sul a 40° norte (Weber 1966). Dentro dessa ampla distribuição geográfica, as saúvas são consideradas os herbívoros dominantes em muitas localidades (Bucher 1982, Cherrett 1989, Costa et al. 2008, Urbas et al. 2007, Wirth et al. 2003). Estas formigas podem também desempenhar uma importante função como engenheiras de ecossistema, incluindo diversas mudanças nas condições do ambiente (revisado em Leal et al. 2012). Contudo, esse segundo papel ecológico recebeu a devida atenção apenas recentemente, existindo pouco conhecimento em relação a sua relevância na dinâmica de alguns ecossistemas onde as saúvas são encontradas.

A atividade de engenharia promovida pelas saúvas resulta tanto do corte da vegetação quanto da construção dos ninhos (sauveiros), atividades estas que determinam diversas mudanças nas condições físicas do ambiente. Primeiro, a desfolha das plantas leva a abertura de clareiras no dossel e o aumento da incidência de luz no sub-bosque sobre e na proximidade dos sauveiros em ambientes florestais (Corrêa et al. 2010, Hull-Sanders & Howard 2003, Meyer et al. 2011a). Segundo, a atividade da colônia gera a realocação e concentração de grande quantidade de matéria orgânica na superfície e no subsolo dos sauveiros (Farji-Brener & Medina 2000, Hart & Ratnieks 2002, Moutinho et al. 2003, Sousa-Souto et al. 2008, Sternberg et al. 2007, Verchot et al. 2003, Wirth et al. 2003). Por último, a construção e manutenção dos ninhos resultam na modificação da cobertura e das características físico-químicas do solo (Alvarado et al. 1981, Bieber et al. 2011, Carvalho et al. 2012, Farji-Brener & Silva 1995a, Farji-Brener & Illes 2000, Jiménez et al. 2008, Meyer et al. 2013, Sosa &

Brazeiro 2012, Capítulo 2). Tais alterações contribuem para o aumento da heterogeneidade do ambiente, resultando em mudanças na dinâmica da vegetação (revisado por Leal et al. 2012).

Na floresta tropical úmida, a superfície dos saueiros ativos de *Atta cephalotes* L. e *Atta colombica* Guérin e, em certa extensão, também a área imediatamente próxima à estes, ocorre uma menor abundância e riqueza de plantas jovens em comparação com áreas distantes do ninho (Corrêa et al. 2010, Garrettson et al. 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Saha et al. 2012). Em parte, isto resulta da redução da germinação e sobrevivência de plântulas de espécies sensíveis, em função do aumento da incidência de luz (Corrêa et al. 2010), da menor fertilidade e penetrabilidade do solo (Bieber et al. 2011) e das condições microclimáticas desfavoráveis no local (Meyer et al. 2011a). Contudo, a intensa desfolha da vegetação realizada pelas colônias sobre os ninhos pode também contribuir para a redução da sobrevivência das plantas no local (Hull-Sanders & Howard 2003, Meyer et al. 2011b). Porém, ainda não foi determinada qual parcela de contribuição das condições ambientais e da desfolha para a modificação da vegetação sobre os saueiros.

No Cerrado Brasileiro, também se encontra uma vegetação menos densa e empobrecida sobre os murundus dos ninhos ativos de saúvas, com o mesmo padrão sendo verificado em diferentes espécies (*Atta laevigata* F. Smith e *Atta sexdens rubropilosa* Forel) que ocorrem em ambientes estruturalmente distintos (Capítulo 2). De forma geral, quatro fatores poderiam impactar o recrutamento de plantas sobre os saueiros neste ambiente, resultando nos padrões encontrados: (a) condições microclimáticas desfavoráveis de alta temperatura e baixa umidade do solo, (b) reduzida disponibilidade de nutrientes no solo, (c) intensa desfolha e (d) soterramento decorrente da contínua deposição do solo escavado sobre o ninho. Segundo Coutinho (1982), o soterramento seria determinante na definição da composição da vegetação sobre os saueiros no Cerrado, sendo esta formada principalmente de plantas de espécies com características psamofíticas que lhes conferem resistência ao

soterramento. Contudo, estudos são necessários para determinar quais dos fatores, anteriormente citados, são realmente relevantes e como atuam no estabelecimento da vegetação sobre os saúvas no Cerrado. Além disso, a paisagem heterogênea desse ecossistema (veja Oliveira-Filho & Ratter 2002) permite estabelecer se mudanças na estrutura da vegetação alteram a influência de cada fator na dinâmica de recrutamento de plantas sobre os saúvas, possibilitando a comparação do papel dos saúvas entre ambientes de savana (abertos) e floresta (fechados) em mesma localidade.

Assim, o presente trabalho teve como objetivo determinar se a dinâmica (emergência e mortalidade) da vegetação sobre os saúvas no Cerrado difere daquela encontrada na área do entorno. Com uma série de experimentos de manipulação de sementes e plântulas objetivou-se também estabelecer o impacto dos diferentes fatores (condição microclimática desfavorável, infertilidade do solo, soterramento e desfolha) no recrutamento sobre o murundu e se existe variação neste impacto em diferentes ambientes no Cerrado.

## **Material e Métodos**

### ***Área de estudo***

O presente trabalho foi realizado na Estação Ecológica do Panga (19°10'45''S, 48°23'44''O), uma reserva de 404 ha localizada a 30 km do município de Uberlândia-MG. O clima local é característico do Cerrado Brasileiro com duas estações bem definidas: de maio a setembro ocorre a estação seca e de outubro a abril ocorre a estação chuvosa. A precipitação anual da região é de aproximadamente 1600 mm e a temperatura média anual fica em torno dos 23° C (Dados da Estação Climatológica do Campus Santa Mônica da Universidade Federal de Uberlândia no período de 2001 – 2010).

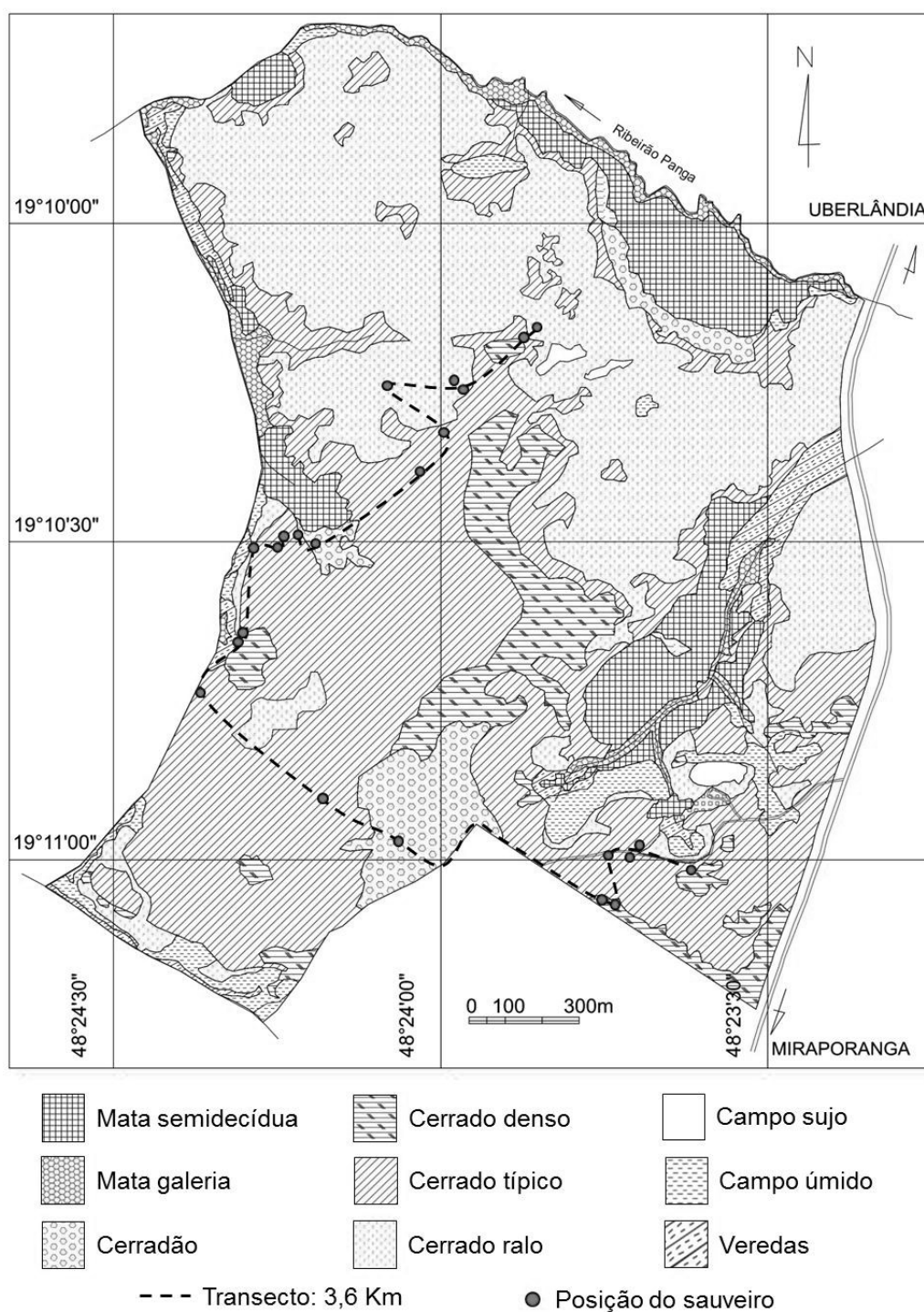


**FIGURA 1:** Mapa da cobertura vegetal da Reserva Ecológica do Panga localizada em Uberlândia – MG (adaptado de Cardoso *et al.* 2009). Os pontos negros indicam os saueiros de *Atta laevigata* utilizados nos experimentos.

O cerrado *stricto sensu* e o cerradão estão entre as inúmeras formações vegetais típicas do Cerrado Brasileiro (RIBEIRO & TELES WALTER 1998) que ocorrem na EEP. Atualmente, a maior parte da área da reserva é ocupada pelas fisionomias de cerrado ralo (34,24%) e o cerrado típico (36,84%), existindo pequenas áreas ou manchas de cerrado denso (6,88%) e cerradão (4,31%; FIGURA 1; Cardoso et al. 2009). Estas quatro fisionomias formam um gradiente ambiental no sentido da gradativa redução da presença de gramíneas e incremento da densidade de arbustos e árvores (cerrado ralo → cerrado típico → cerrado denso → cerradão). Ao longo desse gradiente de vegetação foram selecionadas 23 colônias adultas *A. laevigata* com murundu entre 5 e 27 m<sup>2</sup> (isto é, colônias com um grande e facilmente reconhecível murundu e que produziam indivíduos da casta de soldados necessários para identificação da espécie). Conectando estas colônias foi traçado um transecto linear com extensão aproximada de 3,6 km (FIGURA 1), cuja cobertura arbustivo-arbórea sobre o murundu e no entorno desses sauveiros variou entre 0 a 89% (para detalhes da metodologia utilizada para determinar cobertura arbustivo-arbórea veja Capítulo 2).

### ***Exposição do solo no murundu***

O murundu dos sauveiros adultos de *A. laevigata* tem a forma de uma calota elíptica e o solo na maior parte dessa estrutura permanece exposto devido à reduzida presença de serapilheira (Capítulo 2). A remoção ativa da serapilheira pela colônia pode ser um dos principais fatores de exposição do solo no murundu do sauveiro, mas o soterramento e o deslocamento da serapilheira para a periferia do murundu pela ação do vento ou da chuva também poderia ocorrer. Para determinação do principal fator de exposição do solo no murundu foram delimitadas três parcelas de 30 cm x 30 cm sobre 20 dos sauveiros focais de *A. laevigata*. No interior de cada parcela foi depositada uma camada de serapilheira (apenas

folhas inteiras) com não mais que 5 cm de espessura. As parcelas foram monitoradas quinzenalmente durante cinco meses (de agosto a dezembro de 2011) com registro dos agentes responsáveis pela exposição do solo, sendo estes: (a) soterramento das folhas, (b) remoção das folhas pela colônia e (c) movimento das folhas pela possível ação do vento ou da chuva. Ao final, determinou-se o percentual (zero – 25 – 50 – 75 – 100%) do solo no interior das parcelas que ainda se encontrava recoberto por serapilheira.

### ***Determinação da dinâmica natural da vegetação sobre os saueiros***

Para determinar se a dinâmica da vegetação sobre o murundu difere do entorno do ninho, acompanhou-se a emergência e mortalidade de plantas em 15 saueiros adultos ativos de *A. laevigata*. Em cada um destes foram delimitadas três parcelas (1m x 1 m) em diferentes posições: (a) centro, (b) próximo à borda e (c) longe da borda ( $\approx 10$  m) do murundu (FIGURA 2). A parcela próxima à borda foi estabelecida logo a partir do limite do murundu, mas em uma área que não apresentava interferência evidente do mesmo, como deposição de terra escavada. Em um censo inicial (maio de 2011) registrou-se todas as plantas com altura  $\leq 120$  cm estabelecidas no interior de cada parcela. As plantas foram individualizadas com placas metálicas numeradas e separadas em morfo-espécies. Características como a presença de cotilédones, folhas com coloração e formato distintos, além do tamanho reduzido foram evidências que permitiram separar as plantas recém-geminadas de possíveis rebrotas.

Em quinze meses de monitoramento das parcelas foram realizados quatro censos, três censos em intervalos trimestrais entre agosto de 2011 a fevereiro de 2012 e um censo final após seis meses em agosto de 2012. Nos censos foram registradas as plantas emergidas e mortas no interior das parcelas. Para determinar se existiu diferença na emergência entre os tratamentos no final do monitoramento foi utilizado o teste paramétrico ANOVA, com a transformação ( $\log x + 1$ ) do número de plântulas emergidas em cada parcela para obtenção

de distribuição normal dos dados. Para determinar se existiu diferença na porcentagem de plantas mortas entre os tratamentos, considerando as plantas pré-estabelecidas e as emergidas durante o monitoramento, foi utilizado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis e uma posterior comparação par a par dos tratamentos utilizando-se do teste não paramétrico para múltiplas comparações.

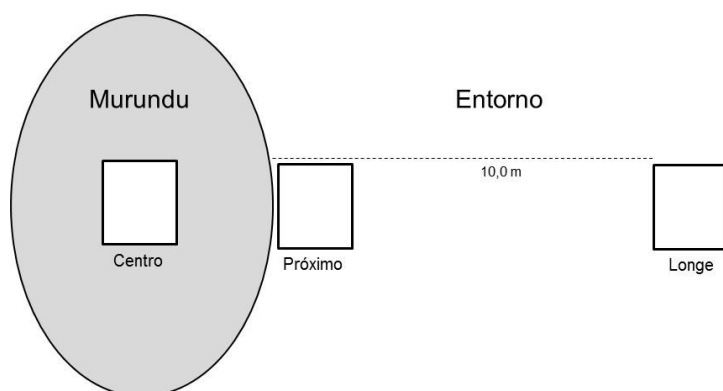


**FIGURA 2:** Diagrama da distribuição de três parcelas (1 x 1 m) em relação a posição do murundu de saueiros de *Atta laevigata* utilizadas para o monitoramento da emergência e mortalidade de plantas por 12 meses em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG.

### ***Transplante de sementes***

As condições ambientais distintas do murundu em relação ao entorno poderiam afetar negativamente a germinação. Para determinar se tal efeito ocorre, foram transplantadas sementes da espécie *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae) para a superfície do murundu e para o entorno de 20 dos saueiros focais de *A. laevigata*. Foi escolhida *V. sebifera* como espécie focal em função da enorme disponibilidade de sementes durante a montagem do experimento. Além disso, árvores dessa espécie são abundantes na área de estudo, ocorrendo em áreas próximas aos saueiros focais e com plântulas crescendo sobre o murundu de alguns destes.

Para cada saueiro 60 sementes da espécie focal foram distribuídas igualmente entre 12 pontos em três locais: a) centro, b) próximo à borda e c) longe ( $\approx 10$  m) do murundu

(FIGURA 3). Os pontos próximos à borda foram estabelecidos logo a partir do limite do murundu, mas em uma área que não apresentava interferência evidente do mesmo, como deposição de terra escavada. Nos pontos, foram utilizados anéis plásticos (PVC) com 100 mm x 30 mm (diâmetro x altura) enterrados até o nível do solo para delimitação da área de transplante e contenção do solo com as sementes. Cinco sementes foram regularmente distribuídas dentro do ponto e recobertas com fina camada de solo ( $\approx 5$  mm). A partir do plantio (em agosto de 2011) a germinação foi acompanhada quinzenalmente por quatro meses (de setembro a dezembro de 2011). No experimento, foram utilizadas sementes sem danos aparentes e estas não passaram por processo de limpeza, com o plantio ocorrendo logo após obtenção de um número suficiente ( $n = 1200$ ) de sementes e ainda dentro do período de produção da espécie. Para determinar se existiu diferença na germinação entre os tratamentos foi utilizado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis e uma posterior comparação par a par dos tratamentos utilizando-se do teste não paramétrico para múltiplas comparações.

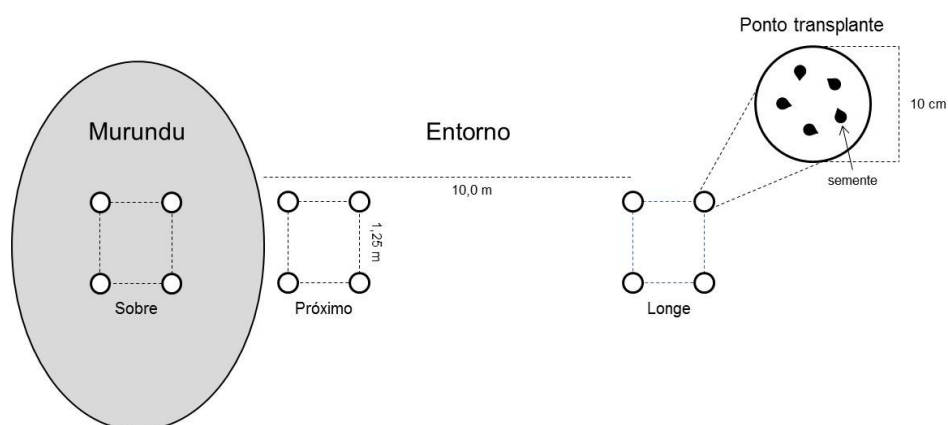


**FIGURA 3:** Diagrama ilustrando a distribuição dos pontos de transplante de sementes de *Virola sebifera* em três locais em relação ao murundu de saueiros de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG.

### ***Transplante de plântulas***

No saueiro a sobrevivência de plântulas poderia ser afetada pelo soterramento, desfolha, condições ambientais distintas (microclima e solo; Capítulo 2). Para determinação do efeito em separado desses fatores foram realizados dois experimentos de transplante de plântulas. O primeiro experimento consistiu no transplante de plântulas de seis espécies de arbustos e árvores para a superfície do murundu e para o entorno (menos que 5 m) de 20 saueiros ativos. Os saueiros selecionados se encontravam distribuídos ao longo do gradiente de vegetação anteriormente descrito (FIGURA 1) para determinar se a intensidade dos efeitos tem relação com a cobertura arbustivo-arbórea. As seis espécies focais para produção das plântulas foram: *Coussarea hydrangeaefolia* Benth. & Hook. (Rubiaceae), *Eugenia calycina* Camb. (Myrtaceae), *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae), *Myrcia rostrata* DC. (Myrtaceae), *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) e *Virola sebifera*, referidas a partir daqui por seus nomes genéricos. Para cada espécie, foram produzidas 120 plântulas, a partir de sementes coletadas na área de estudo e germinadas em cada de vegetação entre os meses de setembro de 2010 e janeiro de 2011. Após a germinação, todas as plântulas foram mantidas na casa de vegetação em sacos plásticos, contendo solo coletado em uma área de cerrado típico localizado nas proximidades, até a realização do transplante em março de 2011.

Para cada saueiro, foram transplantadas 36 plântulas (seis por espécie focal) divididas igualmente entre três tratamentos: a) plântulas com barreira sem acesso para saúvas sobre o murundu, b) plântulas com barreira controle com acesso para saúvas sobre o murundu e c) plântulas com barreira sem acesso para saúvas fora do murundu (FIGURA 4). As plântulas fora do murundu foram plantadas em uma área próxima ( $\pm 5$  m), mas que não apresentava interferência evidente do murundu, como deposição de terra escavada. Para confecção da barreira contra as saúvas, utilizou-se um recipiente cilíndrico plástico transparente com 15 cm

x 12 cm (diâmetro x altura) parcialmente fechada na parte superior, onde foi aplicada uma camada de Tangeofoot® (FIGURA 5). Nas plântulas não isoladas foram colocadas barreiras similares, mas sem camada de Tangeofoot® e com três aberturas laterais com 4 cm x 4 cm (largura x altura) que permitiram o livre acesso das saúvas. Após o transplante, a sobrevivência das plântulas foi monitorada quinzenalmente por 12 meses (abril de 2011 a março de 2012) com registro das plântulas que foram soterradas ou desfolhadas pelas saúvas e se vieram a morrer.

A comparação entre plântulas com e sem proteção sobre o murundu permitiu determinar o efeito da desfolha pelas saúvas no recrutamento sobre o saúveiro. Enquanto isso, a comparação entre plântulas protegidas plantadas sobre e fora do murundu permitiu determinar o efeito do próprio murundu no recrutamento. Contudo, este efeito do murundu pode incluir simultaneamente microclima desfavorável, soterramento e infertilidade do solo. Para estimar o efeito do soterramento comparou-se a sobrevivência entre plântulas soterradas e não soterradas, com as plântulas de ambos os tratamentos (com e sem proteção contra saúvas) consideradas em conjunto.

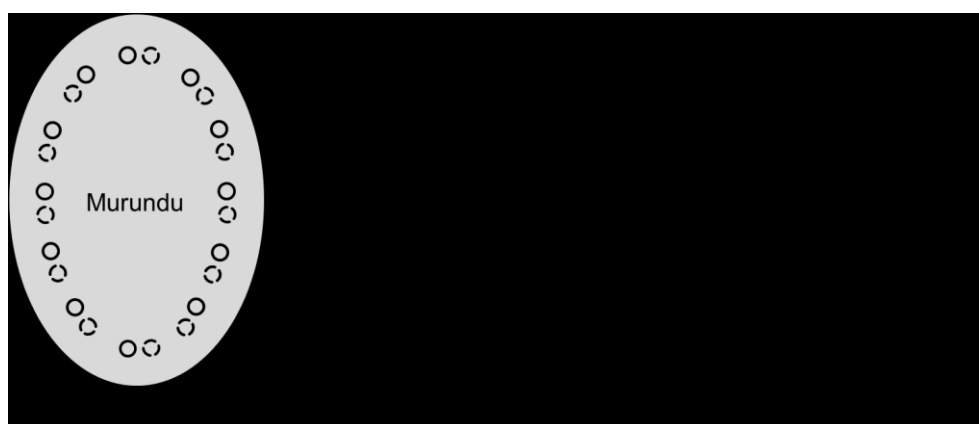


**FIGURA 4:** Diagrama ilustrando a distribuição das plântulas (n = 36) de seis espécies de arbustos e árvores transplantadas sobre e fora do murundu de saúveiros de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. Das plântulas transplantadas para a superfície do murundu (n = 24) metade recebeu uma barreira para impedir o acesso das saúvas, enquanto a outra metade não. Todas as plântulas transplantadas para fora do murundu (n = 12) receberam a barreira sem acesso.

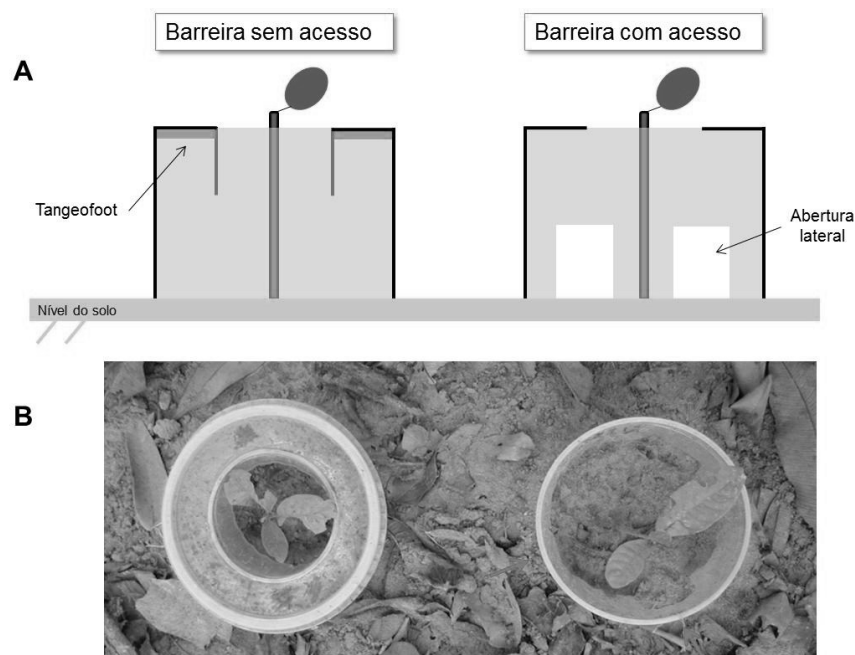


**FIGURA 5:** Barreiras usadas para impedir o acesso das saúvas até plântulas transplantadas para a superfície de sauveiros e próximo ao ninho em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. A. esquema das barreiras sem acesso (tratamento) e com acesso (controle). B. Fotografia das barreiras tratamento (esq.) e controle (dir.) ao redor de duas plântulas de *Virola sebifera*. Setas vermelhas indicam o local das aberturas laterais da barreira controle.

Para determinar o efeito da infertilidade do solo do sauveiro na sobrevivência e crescimento das plântulas foi concebido um segundo experimento com plantio de mudas em casa de vegetação. O experimento consistiu no transplante de plântulas de três das espécies focais para sacos plásticos com 15 cm x 25 cm (diâmetro x altura) contendo solo do murundu ou do entorno do sauveiro. As três espécies focais foram *Coussarea*, *Myrcia* e *Virola*, em função da disponibilidade de mudas para realização do experimento. Foram transplantadas 450 plântulas (1/3 de cada espécie), metade para sacos contendo solo proveniente do murundu e metade com solo do entorno de 15 sauveiros adultos ativos. As plântulas foram mantidas de abril a setembro de 2012 em casa de vegetação em condições constantes de luminosidade (sombreamento com tela sombrite 35%) e umidade (irrigação diária). Em intervalos mensais foi verificada a sobrevivência das plântulas, com a realização de uma medida inicial e final da altura das plântulas.

Os 15 sauveiros selecionados para este experimento com solos do murundu versus solos do entorno estavam igualmente divididos em três tipos de fisionomias: a) cerrado ralo, b) cerrado denso e c) mata semidecídua. No cerrado ralo e cerrado denso foram coletados solos apenas em sauveiros de *A. laevigata* e na mata semidecídua apenas em sauveiros de *A. sexdens*. Por não apresentar sauveiros adultos suficientes para este experimento a fisionomia de cerradão foi substituída pela mata semidecídua como terceiro tratamento. O cerradão e a mata semidecídua são ambos ambientes florestais, que apresentam semelhantes na composição do solo, principalmente, maior percentual de argila, de matéria orgânica e macronutrientes (Patricia Guidão Cruz Ruggiero et al. 2002). Assim, o solo dos sauveiros de *A. sexdens* encontrados na fisionomia de mata semidecídua apresenta diferença marcante com solo do entorno (capítulo 2), apresentando interessante contraste com o solo das outras duas fisionomias.

Para determinar se existiu diferença entre os tratamentos na frequência de plântulas utilizou-se o teste não paramétrico  $\chi^2$ , aplicando-se a correção de Yates para as frequências esperadas  $< 10$ . Para determinar se existiu relação entre a sobrevivência de plântulas e a cobertura arbustivo-arbórea, utilizou-se uma correlação de Pearson para as plântulas protegidas sobre o murundu e uma correlação de Spearman para as plântulas protegidas fora do murundu. Para determinar se ocorreu diferença no crescimento das plântulas entre os solos do murundu e do entorno foi utilizado o teste não paramétrico de Mann-Whitney; entre os ambientes utilizou-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e para comparações par a par entre os ambientes utilizou-se o teste não paramétrico para múltiplas comparações.

## Resultados

### *Clareira de serapilheira sobre o solo do murundu*

No acompanhamento de 23 saueiros ativos de *A. laevigata* ao longo do ano observou-se um progressivo acúmulo de serapilheira sobre os murundus, que se intensificou durante a estação seca, sem evidências diretas de que as colônias estivessem realizando um continuado processo de remoção desse material. Somente no final do mês de outubro teve início uma grande atividade das colônias sobre os murundus, com a abertura de muitos olheiros novos, ampliação daqueles já existentes e deposição de terra escavada no local. A partir desse momento ocorreu um intenso corte e remoção da serapilheira, junto com toda a vegetação de menor porte estabelecida diretamente sobre os murundus. Esse processo de “limpeza do murundu” ocorreu na maioria ( $n = 18$ ) das colônias observadas e precedeu a revoada dos alados de novembro de 2011 a janeiro de 2012 a partir do início da estação chuvosa na área de estudo.

O acompanhamento do destino da serapilheira no interior das parcelas delimitadas sobre os murundus demonstrou que o soterramento e a remoção da serapilheira contribuem igualmente para a ocorrência de solo exposto sobre os murundus, com ambos os fatores afetando em média quase a mesma área das parcelas (44 e 43%, respectivamente; FIGURA 6). Em alguns saueiros ocorreu grande deposição de terra escavada durante a preparação do murundu para revoada e o soterramento da serapilheira foi o principal responsável pela formação da “clareira” sobre o solo. Nas áreas onde não ocorreu soterramento, a serapilheira foi removida ativamente pela colônia, sendo este o principal fator naqueles saueiros onde ocorreu pouca ou nenhuma deposição de terra escavada sobre os murundus. Enquanto isso, o movimento da serapilheira sem a interferência das colônias, pela ação do vento ou da chuva, alterou menos de 3% da área das parcelas.

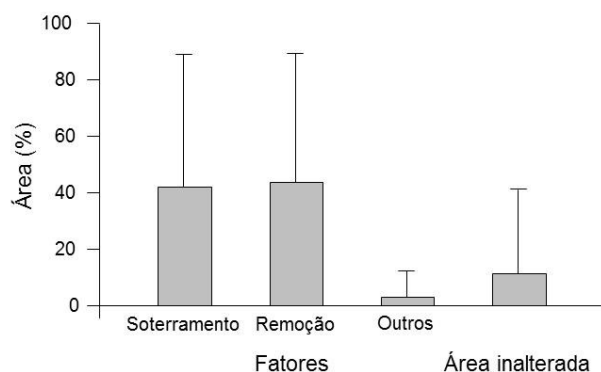


**FIGURA 6:** Contribuição de diferentes fatores para a exposição do solo em parcelas estabelecidas sobre o murundu de 20 saueiros ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. Os fatores são: a) soterramento da serapilheira pelo solo escavado e depositado sobre o murundu, b) remoção ativa da serapilheira pela colônia, c) outros: deslocamento da serapilheira para fora das parcelas pela ação do vento ou chuva; mais a área que permaneceu inalterada. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão.

### ***Dinâmica natural sobre o murundu***

A emergência e a mortalidade de plantas sobre o murundu de saueiros ativos de *A. laevigata* apresentaram semelhanças e diferenças com o entorno. O ritmo de emergência de plantas foi semelhante entre o murundu e o entorno, ocorrendo o estabelecimento de plântulas principalmente entre os meses de novembro de 2011 e fevereiro de 2012. Ao final dos 15 meses de acompanhamento, a quantidade de plântulas estabelecidas sobre os murundus não diferiu significativamente do entorno ( $F_{2,43} = 0,610$  e  $P = 0,548$ ; FIGURA 7A). Esse resultado decorreu da enorme variação na emergência de plântulas entre as parcelas, principalmente sobre o murundu (entre zero e 138 plântulas/m<sup>2</sup>).

Contudo, na maioria ( $n = 10$ ) dos saueiros acompanhados ( $N = 15$ ) o número de plântulas estabelecidas sobre o murundu foi menor que metade daquele registrado no entorno, sendo maior apenas em três ninhos. Sobre o murundu de um desses ninhos, ocorreu à emergência de uma grande quantidade ( $n = 125$ ) de plântulas de *Rudgea viburnoides* Benth (Rubiaceae), a partir de sementes descartadas no local pela colônia. Com isso, o número de plântulas estabelecidas sobre esse saueiro ( $n = 138$  plântulas) foi quase 21 vezes maior que o

número médio (5,9 plântulas/m<sup>2</sup>) nos demais saveiros, o que influenciou a comparação entre os tratamentos. Descontando essa enorme emergência de *R. viburnoides* do número de plântulas estabelecidas sobre o saveiro em questão, surge uma diferença marginalmente significativa entre os tratamentos ( $F_{2,41} = 2,769$  e  $P = 0,075$ ) (FIGURA 7B). Os dados obtidos no censo inicial evidenciaram que esse fato se repetiu antes do início do acompanhamento da emergência em outros ninhos. No murundu de dois saveiros encontrou-se uma grande quantidade de plântulas de *Tapirira* e *Symplocos* sp. (Symplocaceae) emergidas de sementes descartadas entre novembro de 2010 e fevereiro de 2011. Agregações de plântulas de *Coussarea* e *Myrcia* também foram avistadas sobre os murundus de dois outros ninhos ativos, mas que não foram incluídos no monitoramento.

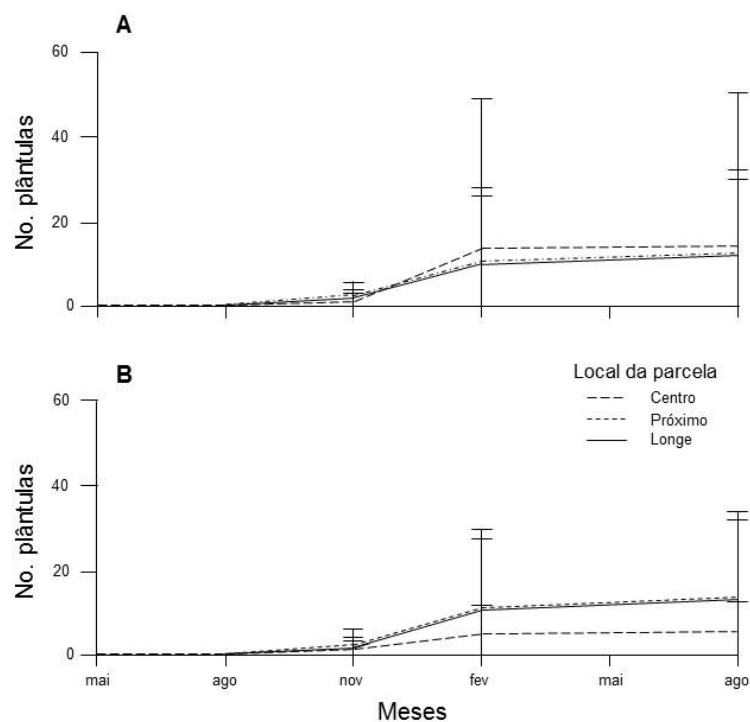


**FIGURA 7:** Acúmulo de plântulas emergidas entre maio de 2011 e agosto de 2012 em parcelas (1 m<sup>2</sup>) sobre o murundu (centro) e o entorno (próximo e longe) de 15 saveiros adultos ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. Linhas verticais indicam desvio padrão. A. comparação dos dados completos de todos os saveiros acompanhados; B. comparação desconsiderando a emergência de plântulas de *Rudgea viburnoides* registrada sobre um único saveiro.

A sobrevivência da vegetação foi significativamente diferente sobre o murundu e a área no entorno do sauveiro ( $H_{2,40} = 14,199$  e  $P = 0,001$ ). No final do período de monitoramento, a parcela de plantas estabelecidas sobre o murundu que morreu (71%) foi de 1,65 a 2 vezes maior do que daquela registrada no entorno dos sauveiros (próximo: 43% e longe: 35%; FIGURA 8). A mortalidade foi consistentemente alta ( $> 54\%$ ) em 12 sauveiros. Em dois dos demais ninhos, existia apenas uma plântula estabelecida sobre o murundu e esta sobreviveu até o final do monitoramento, sendo registrada mortalidade zero, o que gerou maior variabilidade na mortalidade sobre os sauveiros. No último ninho, não existia plântulas pré-estabelecidas sobre o murundu e nenhuma veio a emergir durante o monitoramento, sendo este ninho desconsiderado na comparação da mortalidade entre os tratamentos.

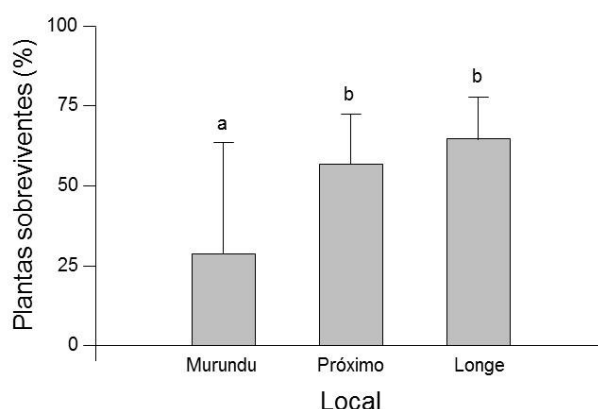


**FIGURA 8:** Sobrevivência de plantas sobre o murundu e área no entorno (próximo e longe) de 14 sauveiros adultos ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias ( $P \leq 0,025$ ).

Entre os meses de maio e novembro de 2011, a mortalidade das plantas sobre o murundu não pareceu decorrer em consequência de desfolha pelas saúvas, visto que nos recensos realizados neste período as plantas mortas foram encontradas secas e sem evidências de corte. No entanto, com o processo de “limpeza do murundu”, ocorrido em 13 das colônias acompanhadas a partir do final do mês de outubro, quase todas as plantas que sobreviveram a

estação seca foram então cortadas pelas saúvas. A desfolha observada foi intensa, com corte inclusive dos ramos, sendo que muitas das plantas não rebrotaram nos meses seguintes, sendo consideradas como mortas ao final do período de estudo.

### ***Experimentos de transplante***

Os efeitos negativos da presença dos saueiros na germinação e sobrevivência de plântulas de espécies arbustivas e arbóreas ficaram evidentes nos resultados dos experimentos com transplante. A germinação das sementes de *V. sebifera* foi significativamente diferente entre o saueiro e o entorno ( $H_{2,58} = 7,099$  e  $P = 0,029$ ; FIGURA 9). Em ambos os locais no entorno do ninho (próximo e longe) o número médio de sementes germinadas foi o dobro daquela registrada sobre o murundu (FIGURA 9).

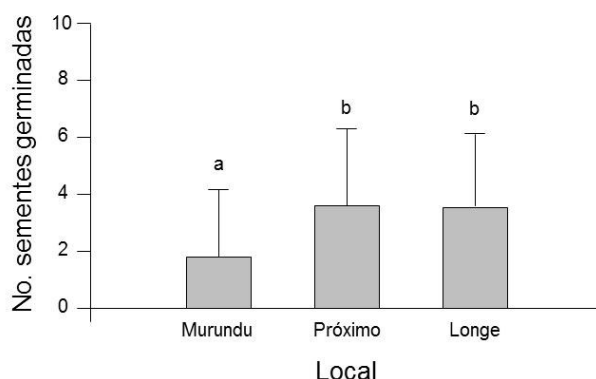


**FIGURA 9:** Germinação de sementes de *Virola sebifera* sobre o murundu e o entorno (próximo e longe) de saueiros adultos ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão. Letras indicam diferenças significativas entre as médias ( $P < 0,005$ ).

A sobrevivência das plântulas transplantadas foi afetada pelo saueiro de forma semelhante entre as diferentes espécies focais (FIGURA 10). Durante o monitoramento, a mortalidade das plântulas foi gradativa e mais acentuada sobre o murundu do que no entorno do saueiro. No período que antecedeu a preparação do ninho para a emergência das formas

aladas (166 dias após o transplante), apenas 20% das plântulas não isoladas sobre o murundu foram atacadas. Até esse período, a desfolha não influenciou decisivamente a sobrevivência de nenhuma das espécies focais sobre o saúveiro, sendo a frequência de plântulas sobreviventes independente de estarem protegidas ou não das saúvas sobre o murundu (TABELA 1).

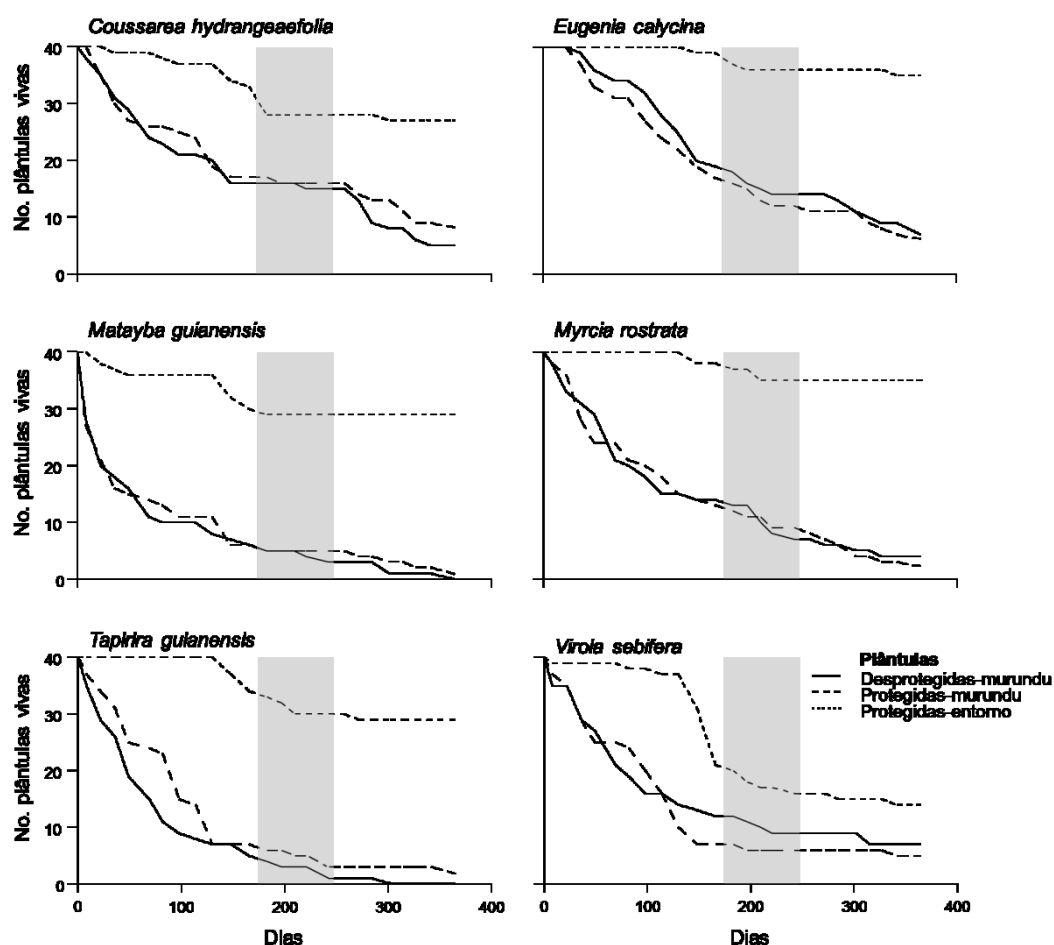


**FIGURA 10:** Sobrevivência de plântulas de seis espécies transplantadas para o murundu e o entorno de saúveiros adultos ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. O monitoramento transcorreu entre abril de 2011 a março de 2012 (360 dias). A área cinza indica o período de reprodutivo das colônias (de outubro a janeiro). Sobre o murundu metade das plântulas foram protegidas e a outra metade não contra o ataque de saúvas. No entorno do murundu, todas as plântulas foram protegidas contra saúvas.

**TABELA 1:** Número de plântulas sobreviventes das seis espécies focais após 166 dias de transplante para a superfície e fora do murundu de 20 saueiros ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG.  $\chi^2_A$ : comparação entre a frequência com e sem proteção sobre o saueiro (efeito desfolha);  $\chi^2_B$ : comparação entre a frequência de com proteção sobre e fora do saueiro (efeito murundu).

| Espécie                   | Tratamentos   |            |               | $\chi^2_A$         | $\chi^2_B$ |
|---------------------------|---------------|------------|---------------|--------------------|------------|
|                           | Sobre o ninho |            | Fora do ninho |                    |            |
|                           | Desprotegidas | Protegidas | Protegidas    |                    |            |
| <i>C. hydrangeaefolia</i> | 16            | 17         | 33            | 0,052              | 13,653*    |
| <i>E. calycina</i>        | 19            | 17         | 39            | 0,202              | 28,810*    |
| <i>M. guianensis</i>      | 6             | 6          | 30            | 0                  | 29,091*    |
| <i>M. rostrata</i>        | 14            | 13         | 38            | 0,056              | 33,807*    |
| <i>T. guianensis</i>      | 5             | 7          | 34            | 0,098 <sup>†</sup> | 36,473*    |
| <i>V. sebifera</i>        | 12            | 7          | 21            | 0,703 <sup>†</sup> | 10,769*    |
| Total                     | 72            | 67         | 195           |                    |            |

<sup>†</sup> - para cálculo do qui-quadrado foi realizado a *correção de Yates* para os dados com frequências esperadas < 10; \* - indica resultados significativos ( $\chi^2$  crítico = 7,879, gl. = 1, P = 0,005).

Com 166 dias de monitoramento a frequência de plântulas sobreviventes já diferia entre aquelas com proteção sobre e fora do murundu em todas as espécies focais (TABELA 1). A parcela total de plântulas mortas protegidas sobre o murundu (72%) foi quase quatro vezes maior do que aquela registrada nas plântulas protegidas fora do murundu (19%). A sobrevivência das plântulas sobre o murundu, considerando todas as espécies, foi positivamente relacionada com a cobertura arbustivo-arbórea ( $r = 0,716$ ,  $\chi^2 = 12,602$ , g.l. = 1 e  $P \leq 0,000$ ; FIGURA 11A). Enquanto isso, fora do murundu, a sobrevivência das plântulas transplantadas não apresentou relação significativa com a cobertura arbustivo-arbórea ( $r_s = 0,277$ ,  $n = 20$  e  $P > 0,20$ ; FIGURA 11B).

Com o início da preparação do saueiro para revoada dos alados, a partir do final do mês de outubro, alguns olheiros foram abertos no interior da barreira de muitas das plântulas com protegidas sobre o murundu ainda vivas. As plântulas no interior dessas barreiras invadidas foram totalmente cortadas, o que impossibilitou a comparação da sobrevivência

entre plântulas com e sem proteção sobre o murundu até o final dos 12 meses de observação. Contudo, somando-se plântulas com e sem proteção de todas as espécies focais (algumas destas não apresentavam número suficiente para uma análise em separado), um total de 139 plântulas ainda estavam vivas sobre o murundu antes do período reprodutivo das colônias. Desse total, quase dois terços (62%) das plântulas foram cortadas pelas saúvas até o final do monitoramento. A frequência de sobrevivência dessas plântulas cortadas (33%) foi significativamente menor do que das plântulas não atacadas (51%;  $\chi^2 = 3,899$ , g.l. = 1 e  $P \leq 0,05$ ).

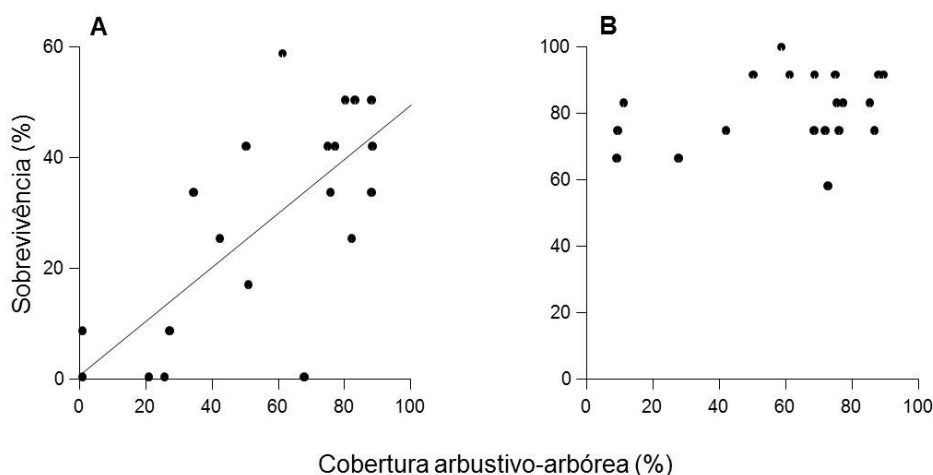


**FIGURA 11:** Relação entre a sobrevivência de plântulas transplantadas de seis espécies e a cobertura arbustivo-arbórea em 20 saueiros adultos ativos de *Atta laevigata* em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. A. sobre o murundu ( $r = 0,716$ ); B. fora do murundu ( $r_s = 0,277$ ). Linha indica a tendência estatisticamente significativa.

O soterramento foi outro fator que apresentou uma pequena contribuição para a mortalidade das plântulas transplantadas sobre os saueiros. No final dos dozes meses de monitoramento 50 plântulas (com e sem proteção somadas) foram soterradas em 7 ninhos. Contudo, a maior parte do soterramento (60%) ocorreu em apenas três ninhos, que apresentaram marcada expansão dos murundus e grande deposição de terra escavada na

superfície do ninho durante a estação seca. Algumas plântulas de *Coussarea* e *Myrcia* apresentaram um pequeno crescimento caulinar, mas nenhuma das plântulas conseguiu efetivamente emergir novamente na superfície do murundu. Muitas das plântulas não apresentaram uma morte imediata, permanecendo ainda vivas por um período que variou de 1 a 10 meses.

Aparentemente, as diferenças existentes na química do solo entre o murundu e o entorno (dados capítulo 2) não influenciou a sobrevivência ou o crescimento das plântulas mantidas na casa de vegetação. Para todas as espécies testadas, independente do ambiente, o número de plântulas vivas mantidas em sacos plásticos com solo do murundu e do entorno foi muito semelhante, com a sobrevivência sendo igual ou superior a 88% em todos os tratamentos (TABELA 2). Dentro de cada ambiente, o crescimento médio das plântulas de todas as espécies focais não diferiu significativamente entre os tratamentos (Mann-Whitney e  $P \geq 0,083$ ; FIGURA 12). Os resultados evidenciam apenas que o crescimento difere entre os ambientes para *C. hydrangeaeifolia* ( $H = 8,266$ ,  $N = 30$  e  $P = 0,016$ ) e *M. rostrata* ( $H = 10,537$ ,  $N = 30$  e  $P = 0,005$ ). A primeira cresce melhor em solos do cerrado ralo e denso, enquanto que a segunda em solos da mata semidecídua (Teste não paramétrico para múltiplas comparações,  $P \leq 0,025$ ).

**TABELA 2:** Número de plântulas vivas após seis meses de transplante para sacos plásticos contendo solo advindo do murundu ou da área do entorno de sauveiros de *Atta laevigata* (cerrado ralo e cerrado denso) e *Atta sexdens* (mata semidecídua) coletados em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG.  $N_{\text{inicial}} = 25$ .

| Espécie                    | Ambiente     |         |               |         |                  |         |
|----------------------------|--------------|---------|---------------|---------|------------------|---------|
|                            | Cerrado ralo |         | Cerrado denso |         | Mata semidecídua |         |
|                            | murundu      | entorno | murundu       | entorno | murundu          | entorno |
| <i>C. hydrangeaeifolia</i> | 25           | 23      | 23            | 25      | 25               | 23      |
| <i>M. rostrata</i>         | 25           | 25      | 23            | 25      | 25               | 25      |
| <i>Virola sebifera</i>     | 24           | 25      | 22            | 22      | 22               | 25      |

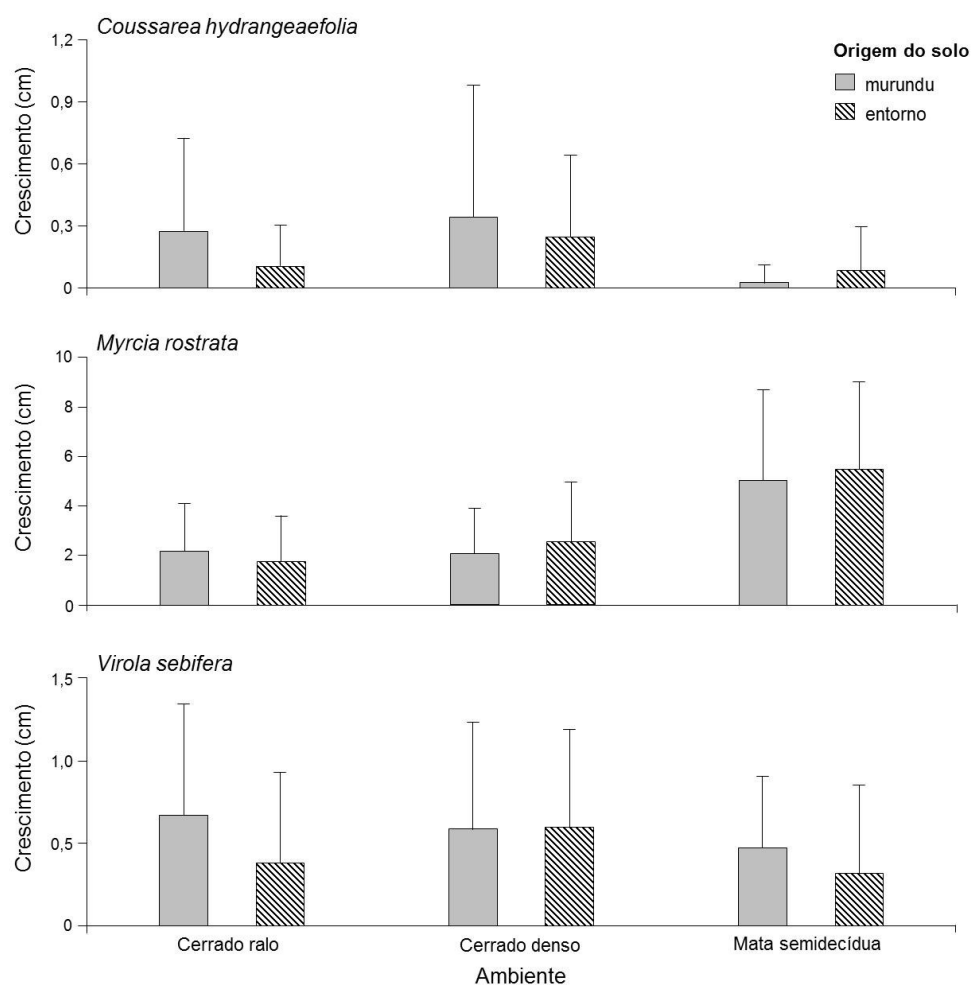


**FIGURA 12:** Crescimento em estufa apresentado pelas plântulas de três espécies transplantadas para sacos plásticos contendo solo advindo do murundu ou do entorno de saueiros ativos de *Atta laevigata* (cerrado ralo e denso) e *Atta sexdens* (mata semidecídua) coletados em uma área de Cerrado na Estação Ecológica do Panga no município de Uberlândia – MG. Colunas indicam a média e as linhas verticais indicam o desvio padrão.

## Discussão

No Cerrado Brasileiro os saueiros ativos podem ser considerados também como “clareiras de solo”, semelhante ao descrito para áreas de floresta tropical úmida (Farji-Brener & Illes 2000), apresentado solo exposto e uma vegetação menos densa do que no entorno (Capítulo 2). Estas clareiras se formam em consequência das alterações ambientais (engenharia de ecossistema) somadas a intensa desfolha (herbivoria) pelas saúvas, fatores

estes que podem afetar negativamente a vegetação no local (Corrêa et al. 2010, Farji-Brener & Illes 2000, Garrettson et al. 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Meyer et al. 2011a, b). Os resultados do presente trabalho mostram que existem diferenças no recrutamento de plantas entre a superfície do saueiro e a área do entorno no Cerrado, estabelecendo qual a contribuição de diferentes fatores para a determinação dos padrões de vegetação encontrados.

Nos ninhos de *A. laevigata* acompanhados no presente estudo, a exposição do solo decorre igualmente do soterramento e da remoção ativa da serapilheira pela colônia. Porém, não existe um processo continuado de manutenção e limpeza dos murundus ao longo do ano. A evidente remoção da serapilheira e a intenso corte da vegetação de menor porte imediatamente estabelecida sobre murundu ocorreu quase que exclusivamente durante a preparação dos ninhos para revoadas dos alados, entre os meses de outubro e dezembro. O impacto da remoção da serapilheira pode aumentar a incidência direta do sol sobre o murundu, o que gera aquecimento e perda de água pelo solo (Facelli & Pickett 1991).

Na Mata Atlântica Brasileira, esse ambiente de clareira ao nível do solo (serapilheira e vegetação removidas) somado maior abertura do dossel, que resulta na maior incidência de luz solar sobre os ninhos ativos de *A. cephalotes*, criam condições microclimáticas mais extremas (Meyer et al. 2011a). Diferente disso, no Cerrado as colônias *A. laevigata* e *A. sexdens* parecem não modificar a vegetação de maior porte sobre os ninhos, não sendo registrada maior abertura do estrato arbustivo-arbóreo sobre os saueiros em relação à área do entorno, nem mesmo nas fisionomias mais fechadas como na mata semidecídua (Capítulo 2). Contudo, a distribuição esparsa dos arbustos e árvores, característica nos ambientes mais abertos de savana já resulta em possibilita grande incidência do sol sobre os saueiros que, desprovidos da cobertura de serapilheira, sofrem acentuado aquecimento e perda de água nas camadas superficiais do solo (Capítulo 2). Estas condições podem ser desfavoráveis e dificultar o estabelecimento de plântulas de algumas espécies no Cerrado (Hoffmann 1996).

Os resultados do monitoramento da dinâmica da vegetação mostrou que existe grande variação espacial no estabelecimento de plântulas no Cerrado, mas tal variação foi especialmente acentuada sobre os sauveiros. Tal resultado surge da redução na emergência em decorrência de condições desfavoráveis para germinação sobre o sauveiro, que contrasta com o descarte de sementes pelas colônias na superfície do solo e que pode resultar num eventual aumento do número de sementes germinadas sobre o murundu. A menor emergência sobre os sauveiros em relação ao entorno ocorreu em dois terços dos ninhos monitorados. Além disso, o experimento com transplante de sementes de *Virola* confirma o efeito negativo do microambiente do murundu na germinação (em média 50% menor sobre ninho). Estes resultados se assemelham ao registrado na Mata Atlântica, onde a superfície dos ninhos ativos e inativos de *A. cephalotes* apresenta menor germinação de sementes do que as áreas distantes (Bieber et al. 2011, Corrêa et al. 2010). Em contraste, apenas um ninho monitorado, localizado em ambiente de cerradão (fisionomia florestal) apresentou maior emergência de plântulas, evidentemente, em função do grande descarte de sementes de *R. viburnoides* sobre o murundu. Então, a maior germinação sobre o sauveiro pode ocorrer, mas apenas ocasionalmente, em função da concentração de sementes sobre o ninho e quando este se encontra imerso em ambiente um com vegetação fechada, onde os efeitos negativos do microclima do murundu sobre a germinação são menos intensos.

A dinâmica da vegetação em cima dos sauveiros no Cerrado ainda inclui uma forte redução na sobrevivência das plântulas no local. Os resultados do monitoramento das plantas naturalmente estabelecidas mostraram que a mortalidade sobre o sauveiro de *A. laevigata* (71%), incluindo plantas herbáceas e lenhosas, chega a ser quase o dobro daquela registrada no entorno (39%). No caso das plântulas transplantadas, a mortalidade sobre o murundu foi ainda maior (90%), sendo esta três vezes a mortalidade registrada em plântulas transplantadas para a área do entorno dos ninhos (30%). O aumento da mortalidade de plântulas sobre os

sauveiros monitorados ocorre de forma muito similar ao registrado em *A. cephalotes* na Mata Atlântica, sendo justificada neste ambiente por condições desfavoráveis e pela intensa desfolha pelas saúvas (Corrêa et al. 2010, Meyer et al. 2011b). Aparentemente, a maior parte da mortalidade das plântulas transplantadas para os saveiros no presente estudo poderia ser atribuída às condições microclimáticas (temperatura e umidade) desfavoráveis, com uma parcela de contribuição da desfolha e do soterramento, não tendo a química diferenciada do solo do murundu, aparentemente, nenhum impacto.

A importância das condições microclimáticas ficou evidente em função de quase 72% das plântulas não isoladas já estarem mortas com 166 dias de monitoramento, período este que antecedeu a limpeza dos murundus para a revoada dos alados. Dessas plântulas mortas, apenas 21% foram desfolhadas pelas saúvas, o que resultou em uma taxa de mortalidade muito semelhante entre as plântulas isoladas e não isoladas sobre o murundu. Além disso, a relação entre a sobrevivência das plântulas das espécies testadas (consideradas em conjunto) e a cobertura arbustivo-arbórea ocorreu somente sobre os saveiros, reforçando a importância das condições microclimáticas para a mortalidade observada. Isso provavelmente ocorreu porque a presença de arbustos e árvores pode contribuir para amenizar a variação da temperatura e da umidade, facilitando o estabelecimento de muitas espécies de planta no Cerrado (Hoffmann 1996). Contudo, tal resultado também evidencia que o impacto do microclima decai em importância em saveiros instalados em ambientes mais fechados, provavelmente, sendo o soterramento e a desfolha os principais fatores que explicam a reduzida diversidade de plantas instaladas sobre o murundu de saveiros de *A. sexdens* em ambientes de Mata Semidecídua (Capítulo 2).

Por sua vez, a desfolha pelas saúvas pode reduzir diretamente a sobrevivência de *Myrcia* e *Coussarea*, em parte por agravar os efeitos do déficit hídrico durante a estação seca sobre as plântulas dessas e de outras espécies (Capítulo 1). Com isso, seria plausível esperar

que a desfolha tivesse um impacto mais relevante sobre o saueiro, em vista das condições mais variantes de temperatura e umidade registrada neste local (Capítulo 2). Contudo, os resultados mostram que, até o final da estação seca, que coincidiu com o começo do período reprodutivo das colônias, apenas um quinto (20%) das plântulas não isoladas tinham sido atacadas, sendo praticamente esta a parcela de plântulas atacadas (21%) dentro do total de plântulas mortas no período. Com o processo de preparação dos ninhos para a revoada dos alados, dois terços das plântulas transplantadas ainda vivas (isoladas e não isoladas) foram atacadas. Essa desfolha foi suficiente para reduzir em 35% a sobrevivência das plântulas atacadas, em relação as não atacadas. Então, nos ninhos de *A. laevigata*, o fator desfolha funcionaria, principalmente como um filtro, aplicado pela colônia durante o processo de limpeza dos ninhos para revoada. A contribuição desse filtro para a mortalidade das plântulas seria menor nos saueiros em ambientes abertos, mas se elevaria naqueles estabelecidos em ambientes com vegetação densa, em vista da amenização das condições microclimáticas, com aumento do número de plântulas que sobrevivem até o momento de serem desfolhadas no processo de limpeza do murundu.

Os resultados mostraram que o soterramento foi outro fator que teve uma relevante contribuição para a mortalidade das plântulas transplantadas. Cerca de 10% das plântulas transplantadas (isoladas e não isoladas) foram soterradas, mas nenhuma destas conseguiu emergir novamente na superfície do murundu, em média, morrendo menos de três meses após serem soterradas. Contudo, deve se considerar que, em algumas espécies de saúvas, as colônias migram (Autuori 1947, Wirth et al. 2003), construindo novos ninhos e formando novos murundus. Na área de estudo, observou-se que a escavação do ninho por uma colônia migrantes de *A. laevigata* pode ocorrer com grande velocidade, com murundu de dezenas de metros quadrados de área se formando em questão de meses. Nesta colônia migrante monitorada, não ocorreu nenhuma emergência e 63% das plântulas transplantadas morreram

exclusivamente por soterramento. Algumas espécies vegetais do Cerrado apresentam adaptações caulinares e radiculares que possibilitam as plantas sobreviver ao soterramento pelo murundu (Coutinho 1982). Contudo, observou-se que a intensa deposição de terra na formação do murundu pode comprometer a sobrevivência da maior parte das plantas pré-existentes e impedir a emergência de novas, reduzindo de forma drástica a diversidade da vegetação no local. No murundu, relativamente estabilizado, o soterramento passaria a ter um impacto menor na sobrevivência das plântulas, tendo apenas uma pequena contribuição para a redução do recrutamento sobre os sauveiros.

Por fim, diferenças na química do solo entre os sauveiros e o entorno seriam o último fator a ser considerado como passível de ter influência na dinâmica da vegetação. Porém, o monitoramento das plântulas em casa de vegetação, demonstrou que a menor concentração de nutrientes no solo dos sauveiros não teve impacto significativo sobre a sobrevivência e o crescimento das plântulas das três espécies testadas. Talvez, esta falta de efeito pode ter decorrido do fato de que, em muitos ambientes do Cerrado, o solo é quimicamente pobre em nutriente e inadequado para o estabelecimento vegetação (Motta et al. 2002). Assim, as diferenças registradas entre o solo do murundu e o entorno dos sauveiros (Capítulo 2) talvez tenham sido insuficientemente para afetar a sobrevivência das plântulas das espécies testadas. Além disso, as plantas do Cerrado apresentam, em geral, adaptações para sobreviver perante a limitada disponibilidade de nutrientes no solo.

A redução do recrutamento vegetal sobre os sauveiros de *A. laevigata* registrados no presente estudo se assemelham ao observado em ninhos de *A. cephalotes* na Mata Atlântica Brasileira, mas diverge dos padrões observados em outros ecossistemas de savana na região neotropical. Nos Llanos da Venezuela, o solo do murundu e do entorno dos ninhos de *A. laevigata* apresenta maior concentração de N, P e K (Farji-Brener & Silva 1995a), aparentemente atuando sinergicamente com a presença de árvores para facilitar o

estabelecimento de *Tapirira velutinifolia* (Cowan) Marcaro-Berti (Anacardiaceae) e propiciar a formação de manchas de vegetação arbórea (Farji-Brener & Silva 1995b, 1996). As condições favoráveis (maior disponibilidade de água e menor compactação) encontradas no solo dos saueiros de *Atta vollenweideri* Forel também facilitam o recrutamento de arbustos da *Grabowskia duplicata* Arn. em áreas de savana no Uruguai (Sosa & Brazeiro 2010).

## Conclusões

No Cerrado, os saueiros são locais menos propícios para a germinação e o estabelecimento de plântulas, em consequência das condições ambientais desfavoráveis, da intensa desfolha e do soterramento. O microclima mais extremo em função do solo exposto parece ser o principal fator que limita o recrutamento sobre os saueiros. A intensa desfolha durante o período reprodutivo da colônia e o soterramento também contribuem para a maior mortalidade das plântulas sobre os saueiros, enquanto que a menor concentração de nutrientes parece não ter efeitos. Contudo, a importância dos diferentes fatores pode mudar em distintas fisionomias do Cerrado, em função da variação na cobertura arbustivo-arbórea. A restrição no recrutamento, aliado a eliminação da vegetação pré-estabelecida pelo rápido soterramento no processo de formação do murundu, justificaria a menor abundância e riqueza de plântulas que pode ser encontrada sobre os saueiros no Cerrado.

## Referências Bibliográficas

- ALVARADO, A., C. BERISH, AND F. PERALTA, 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of andepts in Costa Rica. *Soil Sci. Soc. Am.* 45: p.790–794.
- AUTUORI, E., 1947. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera - Formicidae). IV - O saueiro depois da primeira revoada (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Arq. do Inst. Biol.* 18: p.39–70.

- BIEBER, A.G.D., M. A. OLIVEIRA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2011. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? *Austral Ecol.* 36: p.220–232.
- BUCHER, E., 1982. Chaco and Caatinga: South American arid savannas, woodlands and thickets. *In* B. Huntley and B. Walker (Eds.) *Ecology of tropical savannas*. pp. 48–59, Berlin: Springer-Verlag.
- CARDOSO, E., M.I.C. MORENO, E.M. BRUNA, AND H.L. VASCONCELOS, 2009. Mudanças fitosisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia - MG. *CAMINHOS Geogr.* 10: p.254–268.
- CARVALHO, K.S., A. ALENCAR, J. BALCH, AND P. MOUTINHO, 2012. Leafcutter ant nests inhibit low-intensity fire spread in the understory of transitional forests at the Amazon 's forest-savanna boundary. *Psyche A J. Entomol.* 2012: p.1–7.
- CHERRETT, J.M., 1989. Leaf-cutting ants. *In* H. Lieth and M. J. A. Werger (Eds.) *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studie*. pp. 473–488, Amsterdam: Elsevier.
- CORRÊA, M.M., P.S.D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I.R. LEAL, 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: p.103–115.
- COSTA, A.N., H.L. VASCONCELOS, E.H.M. VIEIRA-NETO, AND E.M. BRUNA, 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *J. Veg. Sci.* 19: p.849–854.
- COUTINHO, L.M., 1982. Aspectos ecológicos da saúva no Cerrado - os murundus de terra, as características psamofíticas das espécies de sua vegetação e a sua invasão pelo campim gordura. *Rev. Bras. Biol.* 42: p.147–153.
- FACELLI, J.M., AND S.T.A. PICKETT, 1991. Plant Litter : Its Dynamics and Effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: p.1–32.
- FARJI-BRENER, A., AND C. MEDINA, 2000. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. *Biotropica* 32: p.120–126.
- FARJI-BRENER, A., AND A.E. ILLES, 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the evidence. *Ecol. Lett.* 3: p.219–227.
- FARJI-BRENER, A., AND J. SILVA, 1995a. Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27: p.250–254.
- FARJI-BRENER, A., AND J. SILVA, 1995b. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *J. Trop. Ecol.* 11: p.651–669.

- FARJI-BRENER, A.G., AND J. SILVA, 1996. Leaf-cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *J. Trop. Ecol.* 12: p.163–168.
- GARRETTSON, M., J.F. STETZEL, B.S. HALPERN, D.J. HEARN, B.T. LUCEY, AND M.J. MCKONE, 1998. Diversity and abundance of understorey plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *J. Trop. Ecol.* 14: p.17–26.
- HART, A., AND F. RATNIEKS, 2002. Waste management in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behav. Ecol.* 13: p.224–231.
- HOFFMANN, W., 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 84: p.383–393.
- HULL-□SANDERS, H., AND J. HOWARD, 2003. Impact of *Atta colombica* colonies on understory vegetation and light availability in a Neotropical forest. *Biotropica*.441–445.
- JIMÉNEZ, J.J., T. DECAËNS, AND P. LAVELLE, 2008. C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Appl. Soil Ecol.* 40: p.120–128.
- LEAL, I.R., R. WIRTH, AND M. TABARELLI, 2012. Formigas-cortadeiras e a ambiguidade de suas relações com plantas. *In* K. Del-Claro and H. M. Torezan-Silingardi (Eds.) *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. pp. 215–239, Rio de Janeiro: Technical Books Editora.
- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011a. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecol. Entomol.* 36: p.14–24.
- MEYER, S.T., I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2011b. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecol.* 36: p.779–790.
- MEYER, S.T., M. NEUBAUER, E.J. SAYER, I.R. LEAL, M. TABARELLI, AND R. WIRTH, 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecol. Entomol.* 38: p.497–504.
- MOTTA, P.E.F., N. CURI, AND D.P. FRANZMEIER, 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 13–32, New York: Columbia University Press.
- MOUTINHO, P., D. NEPSTAD, AND E. DAVIDSON, 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: p.1265–1276.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., AND J.T. RATTER, 2002. Vegetation physiognomies and woody flora o the cerrado biome. *In* P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. pp. 91–120, New York: Columbia University Press.

- PATRICIA GUIDÃO CRUZ RUGGIERO, MARCO ANTÔNIO BATALHA, V.R. PIVELLO, AND S.T. MEIRELLES, 2002. Soil-Vegetation Relationships in Cerrado ( Brazilian savanna ) and Semideciduous Forest , Southeastern Brazil. *Plant Ecol.* 160: p.1–16.
- RIBEIRO, J.F., AND B.M. TELES WALTER, 1998. Fitofisionomias do cerrado. *In* S. M. SANO and S. P. ALMEIDA (Eds.) *Cerrado: ambiente e flora.* pp. 87–166., Planaltina: Embrapa.
- SAHA, A.K., K.S. CARVALHO, L.D.S.L. STERNBERG, AND P. MOUTINHO, 2012. Effect of leaf-cutting ant nests on plant growth in an oligotrophic Amazon rain forest. *J. Trop. Ecol.* 28: p.263–270.
- SOSA, B., AND A. BRAZEIRO, 2010. Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata*. *J. Veg. Sci.* 21: p.597–605.
- SOSA, B., AND A. BRAZEIRO, 2012. Local and landscape-scale effects of an ant nest construction in an open dry forest of Uruguay. *Ecol. Entomol.* 37: p.252–255.
- SOUSA-SOUTO, L., J.H. SCHOEREDER, C.E.G.R. SCHAEFER, AND W.L. SILVA, 2008. Ant nests and soil nutrient availability: the negative impact of fire. *J. Trop. Ecol.* 24: p.639.
- STERNBERG, L., M.C. PINZON, M.Z. MOREIRA, P. MOUTINHO, E.I. ROJAS, AND E.A. HERRE, 2007. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proc. Biol. Sci.* 274: p.315–21.
- URBAS, P., M. V. ARAÚJO, I.R. LEAL, AND R. WIRTH, 2007. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39: p.489–495.
- VERCHOT, L. V., P.R. MOUTINHO, AND E. A. DAVIDSON, 2003. Leaf-cutting ant (*Atta Sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biol. Biochem.* 35: p.1219–1222.
- WEBER, N., 1966. Fungus-growing ants. *Sci.* (New York, NY) 153: p.587–604.
- WIRTH, R., H. HERZ, R.J. RYEL, W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOLBLER, 2003. *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama* Ecological., Berlim: Springer.

## CONCLUSÕES GERAIS

As formigas não só representam uma importante parcela da biomassa animal, mas são peças relevantes na dinâmica da maioria dos ecossistemas terrestres. Na região neotropical, as saúvas formam um grupo conspícuo de formigas, em que muitas espécies realizam uma intensa atividade de coleta de material vegetal e constroem imensos ninhos, ambos com profundos impactos nas características do ambiente e na dinâmica da vegetação. Os resultados do presente trabalho demonstram que tais impactos se estendem ao Cerrado, com as saúvas atuando como importantes consumidores de sementes e influenciando a sobrevivência de plântulas de algumas espécies. Além disso, os saueiros ativos e inativos de *Atta laevigata* e *Atta sexdens* são importantes pontos de perturbação na paisagem, oferecendo condições ambientais que influem negativamente na germinação e no recrutamento de plântulas no local, com o impacto de diferentes fatores, como o microclima e a desfolha, variando ao longo do ano e entre ambientes distintos. Possivelmente, estes efeitos modificam a abundância e composição da vegetação no Cerrado, pelo menos numa escala local, em função da (a) alta densidade de ninhos, (b) da longevidade das colônias de saúvas e (c) do dinamismo na ocupação do espaço, com elevadas taxas de migração e formação de saueiros.