

O PAPEL DAS SAÚVAS (*ATTA SEXDENS*) NA SUCESSÃO FLORESTAL EM PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA

PAULO ROBERTO DE SOUZA MOUTINHO

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Paulo Roberto de Souza Moutinho e aprovada pela Comissão Julgadora 30/10/98 Daniel C. Nepstad

Tese submetida ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas obtenção do título de Doutor em Ciências, na área de Ecologia.

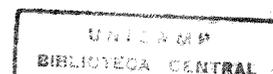
ORIENTADOR: Daniel Curtis Nepstad

COORDENAÇÃO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

1998

M867p

37254/BC



8700064

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	T/UNICAMP
V.	Ex.
T.º BC/	37.254
VALOR	229,99
	<input type="checkbox"/> S <input checked="" type="checkbox"/> D
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	08/04/99
N.º CPD	

CM-00122002-9

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Moutinho, Paulo Roberto de Souza

M867p O papel das saúvas (*ATTA SEXDENS*) na sucessão florestal em pastagens abandonadas na Amazônia/Paulo Roberto de Souza Moutinho. -- Campinas, SP:[s.n.], 1998. 112f.:ilus.

Orientador: Daniel Curtis Nepstad

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.

Instituto de Biologia.

1. Amazônia. 2. Saúva. 3. Pastagem. 4. Ecologia. I. Nepstad, Daniel Curtis. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 30 de outubro de 1998

BANCA EXAMINADORA:

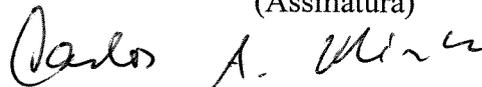
TITULARES:

Prof. Dr. Daniel Curtis Nepstad (Orientador)



(Assinatura)

Prof. Dr. Carlos Augusto Klink



(Assinatura)

Prof. Eric Atlas Davidson



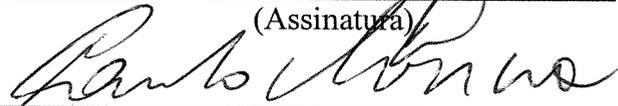
(Assinatura)

~~Prof. Dr. Daniel Markewitz~~



(Assinatura)

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira



(Assinatura)

SUPLENTES:

Prof. Dr. Irving Foster Brown

(Assinatura)

Prof. Dr. José Roberto Trigo

(Assinatura)

APROVADA

“Somente uma dúzia de espécies...dependem inteiramente de nós (humanos). Mas se as formigas desaparecessem, dezenas de milhares de espécies animais e vegetais pereceriam, simplificando e debilitando os ecossistemas terrestres em quase todos os lugares”.

Edward O. Wilson.1994. *Naturalist*. Island Press/Shearwater Books.Washington, D.C.

ÍNDICE

RESUMO	i
ABSTRACT	iii
AGRADECIMENTOS	v
ACKNOWLEDGMENTS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xiii
CAPÍTULO I : INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO II: ÁREAS DE ESTUDO	4
• <i>Fazenda Vitória.</i>	4
• <i>Fazenda Vitória: composição florística arbórea e biomassa da floresta secundária.</i>	6
• <i>Fazenda Vitória: clima e geologia.</i>	7
• <i>Fazenda Vitória: densidade e tamanho dos ninhos de Atta sexdens.</i>	11
• <i>Fazenda Esteio e "km 14".</i>	12
CAPÍTULO III: INFLUÊNCIA DE NINHOS DE SAÚVAS, <i>ATTA SEXDENS</i> SOBRE O SOLO E A VEGETAÇÃO DE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA.	14
INTRODUÇÃO	14
MÉTODOS	20
• <i>Escavação dos ninhos de Atta sexdens.</i>	20
• <i>Estrutura interna dos ninhos.</i>	20
• <i>Análise física do solo.</i>	22
• <i>Análise química do solo.</i>	24
• <i>Volume de água no solo.</i>	31
• <i>Densidade e biomassa de raízes.</i>	36
• <i>Crescimento e estresse hídrico da vegetação.</i>	37
• <i>Crescimento de plântulas em vasos.</i>	39
• <i>Análise estatística.</i>	40

RESULTADOS	42
• <i>Estrutura interna dos ninhos.</i>	42
• <i>Efeitos dos ninhos sobre o solo: aspectos físicos.</i>	42
• <i>Efeitos dos ninhos sobre o solo: aspectos químicos.</i>	48
• <i>Efeitos dos ninhos sobre o solo: relações hídricas.</i>	54
• <i>Efeitos dos ninhos sobre a vegetação.</i>	58
• <i>Crescimento.</i>	63
DISCUSSÃO	72
• <i>Efeitos dos ninhos sobre a estrutura físico-química do solo.</i>	72
• <i>Efeitos dos ninhos sobre a água no solo.</i>	78
• <i>Efeitos dos ninhos sobre a vegetação.</i>	79
• <i>Raízes.</i>	80
• <i>Crescimento vegetal e estresse hídrico.</i>	82
CAPÍTULO IV: AS SAÍVAS COMO FATOR CHAVE NA SUCESSÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA	86
INTRODUÇÃO	86
• <i>As saúvas e a sucessão florestal em pastagens abandonadas: impactos negativos.</i>	86
• <i>As saúvas e a sucessão florestal em pastagens abandonadas: impactos positivos.</i>	89
• <i>O balanço entre efeitos positivos e negativos das saúvas sobre a recuperação florestal em pastagens.</i>	94
LITERATURA CITADA	101

RESUMO

Grandes áreas de floresta nativa foram convertidas à pastagens nas últimas décadas na Amazônia. Mais da metade encontram-se abandonadas. Ninhos de saúvas ($> 40 \text{ m}^2$) são abundantes em áreas de pasto e podem ter um importante papel sobre a sucessão florestal que se processa após o seu abandono. Neste estudo são avaliados as influências de ninhos da saúva *Atta sexdens* sobre as características físico-químicas do solo e as conseqüências para o desenvolvimento de florestas secundárias, a partir de pastagens abandonadas na Amazônia. As seguintes hipóteses foram testadas: ninhos de *A. sexdens* 1. diminuem a resistência à penetração e a densidade aparente do solo e aumenta sua porosidade, alterando sua textura, 2. aumenta a concentração e o estoque de nutrientes disponíveis para plantas no solo, 3. aumenta a biomassa de raízes fina e grossas, 4. altera as emissões de gases traço (NO e N_2O) e de carbono (CO_2), 5. aumenta a capacidade do solo em armazenar água para as plantas, 6. reduz o estresse hídrico e 7. aumenta o crescimento da vegetação estabelecida sobre ou ao redor dos ninhos.

Oito ninhos foram escavados em florestas secundárias na Amazônia oriental (Paragominas) e central (Manaus). Poços foram perfurados até uma profundidade de três metros sobre o centro de cada ninho estudado, expondo desta forma o solo e os tipos diferentes de cavidades subterrâneas construídas pelas saúvas. Neste poços, vários parâmetros das propriedades físicas e químicas do solo, tal como textura, resistência à penetração, densidade aparente, porosidade e fertilidade, foram medidos e comparados a iguais parâmetros medidos em poços escavados em solo sem influência dos ninhos. As amostras de solo foram feitas a intervalos de profundidade para medidas do efeito dos ninhos sobre a riqueza e biomassa de raízes finas ($< 2 \text{ mm}$ de diâmetro) e grossas ($> 2 \text{ mm}$) em duas localidades na Amazônia (Fazenda Vitória, Paragominas e duas localidades próximas à Manaus). Para efeito de comparação, para cada ninho, um segundo poço foi perfurado à uma distância de 15 metros dos limites do murundu. Durante a perfuração dos poços, amostras de solo foram coletadas para análise das características físico-químicas (textura, densidade aparente, porosidade e nutrientes disponíveis). Outras medidas, água volumétrica e resistência a penetração do solo e a quantidade e biomassa de raízes e sobre a capacidade do solo em estocar água, foram realizadas. As emissões de gases do solo foram medidas utilizando-se câmaras de amostragem distribuídas sobre um ninho e em áreas adjacentes a este em Paragominas. O efeito dos ninhos sobre a vegetação foi estimado monitorando-se o crescimento em diâmetro de nove espécies de árvores e também medindo-se o estresse hídrico de *Banara guianensis*, uma espécie de árvore comum na floresta secundária de Paragominas. Informações adicionais sobre os efeitos dos ninhos sobre a floresta secundária foram obtidas através de um experimento no qual o crescimento de plântulas (*Cecropia* sp.) foi comparado entre vasos contendo diferentes proporções de solo mineral e matéria orgânica removida das cavidades de detrito das cavidades.

A influência de ninhos de *A. sexdens* alterou significativamente as propriedades

físicas do solo, especialmente nas profundidades maiores que 50 cm. O solo influenciado pelos ninhos apresentou baixa resistência a penetração e baixa densidade aparente do que o solo ao redor. Ainda, a textura do solo do ninho apresentou-se arenosa, especialmente próximo a superfície. Como consequência, a porosidade foi maior. Contudo, não existiu diferença significativa na capacidade do solo do ninho em estocar água em relação ao solo da floresta. O estoque de nutrientes disponíveis para plantas no solo dos ninhos foi alto para cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K) e nitrato (NO_3^-) em comparação ao solo ao redor. A concentração de alguns nutrientes (K e NO_3^-) foi maior em profundidade (> 100 m). A emissão de gás foi similar entre solo com e sem efeito dos ninhos, mas existiu uma variação expressiva na emissão de N_2O durante amostras tomadas ao longo de 24 horas. As diferenças físicas e químicas no solo do ninho mostraram um aumento na concentração de biomassa de raízes grossas (60 % a mais) e finas (80%). Contudo as mudanças no solo promovidas pelas saúvas não foram acompanhadas por aumentos no crescimento em diâmetro das nove espécies de árvores ou por redução no estresse hídrico sofrido por árvores de *B. guianensis*. O crescimento de plântulas de *Cecropia* sp. em vasos, contudo, foi favorecido pela adição de matéria orgânica das cavidades de detritos. As plântulas cresceram 80 % a mais em vasos com uma proporção de matéria orgânica: solo mineral de 1:1 e 9:1.

Todos os efeitos promovidos pelos ninhos sobre o solo e descritos neste estudo sugerem que *A. sexdens* tem um importante papel sobre a sucessão florestal em pastagens abandonadas na Amazônia. Durante os primeiros anos (< 3) de sucessão em pastos, ninhos de saúvas podem representar sítios apropriados para a colonização de espécies de plantas pioneiras, promovendo a formação de ilhas de vegetação. Por outro lado, nesta fase, as saúvas são predadoras importantes de sementes e plântulas e, deste modo, elas podem funcionar como barreira a sucessão florestal. Em florestas secundárias jovens (0-5 anos) a densidade de ninhos maduros de saúvas (> 40 m²) podem atingir 4-5 por hectare. Contudo, a densidade de ninhos ativos declina após esta fase, caindo próximo a zero em florestas secundárias com 15-20 anos de idade. Portanto, pode ser que após 10-20 anos, ou mais, de abandono da pastagem os efeitos positivos das saúvas sobre a sucessão predominam, uma vez que neste período os efeitos positivos sobre o solo de ninhos mortos ou abandonados sejam maiores do que os efeitos negativos advindos da herbivoria.

A influência de saúvas sobre a sucessão florestal em pastagens abandonadas amazônicas é uma função do balanço entre efeitos negativos (e.g. predação de sementes e herbivoria) e positivos (e.g. aumento da fertilidade e promoção do crescimento de raízes). A dominância relativa de um efeito sobre o seu antagônico depende do estágio de sucessão florestal (medida através da diversidade e da biomassa vegetal) e do tamanho e abundância de ninhos.

ABSTRACT

Large areas of primary forest were converted to pastures in recent decades in Amazonia. More than half of these deforested lands is now abandoned. Nests of cutting ants ($> 40 \text{ m}^2$) are abundant in pastures and may have an important effect on forest succession. In this study, it was evaluated the effects of cutter ant *Atta sexdens*, on soil and the consequences of these effects for the development of secondary forests on abandoned pastures in Amazonia. The hypothesis tested were nests of *Atta sexdens* 1 decrease the soil resistance to penetration and soil bulk density, increase soil porosity and change soil texture; 2. increase the available soil nutrient concentration to plants, 3. increase the fine and coarse root biomass, 4. change trace gas (NO and N_2O) and CO_2 fluxes from soil; 5. increase the soil capacity to store water, 6. decreasing the water stress (pre-dawn xylem pressure potential) and 7. increase the growth rate of plants established on nests.

Eight nests were excavated in secondary forests of eastern (Paragominas) and central (Manaus) Amazonia. Shafts dug to 3 meters depth were opened in the center of each nest studied, thereby exposing the soil and the different types of subterranean chambers constructed by the ants. In these shafts several parameters of the physical and chemical properties of the soil, such as texture, resistance to penetration, density, porosity and fertility, were measured and then compared to the same parameters measured in shafts excavated in soil that was not influenced by nests. Sampling was done at specific depth intervals to measure the nest effects on the biomass and species richness of roots and on the capacity of the soil to store water. The gas flux from the soil nest was measured using a sampling camera distributed on a nest and in adjacent areas in Paragominas. The nest effects on vegetation was estimated by monitoring the growth diameter of nine tree species and by measuring the pre-dawn xylem pressure potential of *Banara guianensis*, a common tree species in the Paragominas secondary forest. Additional information about nest effects on the secondary forest were obtained in an experiment in which the growth of seedlings (*Cecropia* sp.) was compared among pots containing different proportions of mineral soil and organic matter removed from nest refuse chambers.

The influence of *A. sexdens* nests altered significantly the physical properties of the soil, especially at depths $>50 \text{ cm}$. The soil influenced by nests had lower resistance to penetration and lower bulk density than the soil without nest influence. Also, the soil texture for the nest soil presented sandier, especially near to soil surface. As a consequence of this, porosity of the nest soil was higher. However, there was no significant difference in capacity of storing water between nest and

non-nest soil. The stock of available nutrient (extractable) to plants in nest soil was higher to calcium (Ca), magnesium (Mg), potassium (K) and nitrate (NO_3^-) in comparison to the non-nest soil. The concentration of the some nutrients (K and NO_3^-) was higher in depth soil (> 100 cm). The gas flux was similar between nest and non-nest soil, but there was a variation for flux of N_2O during 24 hours samples. The physical and chemical differences in the nest soil were showed by higher concentrations of coarse root (60% more) and fine root (80%) biomass. However, the changes in the soil promoted by the nests were not accompanied by increases in the growth diameter of nine tree species, or by reductions in the water stress experienced by *B. guianensis* trees. The growth of *Cecropia* sp. seedlings in the pot experiment, however, was favored by the addition of organic matter from the refuse chambers. Seedling growth was 80% higher in pots with organic matter: mineral soil ratios of 1:1 and 1:9.

All effects promoted by nest on soil described in this study suggest that *Atta sexdens* have an important role on forest succession on abandoned pastures in Amazonia. During the first years (< 3) of succession in abandoned pasture, the cutter ants nests may be safety sites for a colonization by pioneer plants species, promoting tree islands in the pastures. On the other hand, in this phase of succession, cutter ants are relevant seed and seedling predator and, on this way, they may function as barriers to forest succession. In young secondary forests (0-5 years) the density of mature nests (>40 m²) can reach 4-5 per hectare. However, the density of active nests declines after this phase, falling to nearly zero in 15-20 year-old secondary forests. Hence, it may be from 10-20 years, or more, following pasture abandonment when the positive effects of cutter ants predominate, because at this time the positive effects of dead or abandoned nests on the soil become greater than the negative effects of herbivory.

The influence of cutter ants on forest recovery in abandoned Amazonian pastures depends on the balance between negative effects (for example, seed predation and herbivory) and positive effects (enhanced soil fertility and plant-available water holding capacity). The relative dominance of negative and positive effects may depend upon the stage of forest succession (measured as biomass and plant species diversity) e the size of nests and abundance.

AGRADECIMENTOS

Inúmeras pessoas e instituições possibilitaram a realização deste trabalho, com as quais eu estou em débito eterno.

Especialmente, eu gostaria de agradecer à Daniel C. Nepstad, pela sua orientação, confiança, incentivo e por dar-me a oportunidade de compartilhar a sua visão sobre ciência, pessoas e o mundo, a qual foi de grande importância para minha formação pessoal e profissional. Sou igualmente grato a Eric Davidson pela sua orientação valiosa e precisa e pela amizade e confiança ao longo de todo o trabalho. Eric possibilitou meu ingresso -- menos doloroso -- no mundo da biogeoquímica, o que resultou em um melhor aproveitamento deste trabalho.

Eu estou grato também a todos os membros do Instituto de Pesquisa da Amazônia (IPAM), do The Woods Hole Research Center (WHRC) e da Universidade Federal do Pará (UFPA-DPE/CFCH) por facilitarem, de várias maneiras, o desenvolvimento das fases de planejamento, busca de recursos financeiros e execução dos trabalhos de campo. O WHRC ainda possibilitou minha permanência nos Estados Unidos durante a fase de análise de dados e de redação do manuscrito. Eu contei também com apoio técnico da EMBRAPA/CPATU (Laboratório de Solo) da Universidade de Brasília (Departamentos de Ecologia e Geoquímica) nas análises das amostras de solo. Eu devo agradecer também ao INPA/Smithsonian pelo apoio recebido durante os trabalhos de campo na área do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) e na Estação Experimental do "km 14".

O apoio financeiro a este estudo foi fornecido pela Agência Americana para o Desenvolvimento Internacional (USAID), National Science Foundation, Smithsonian Institute, WWF-Brasil (proc. CRS 34-029) e CNPq (Bolsa, proc. 140857/93.1).

A etapa de campo só foi possível devido a dedicação e contribuição de várias pessoas. Eu gostaria de agradecer, especialmente, à Susana Ketelhut e a Kemel Kalif pelo apoio inestimável durante todas as fases deste trabalho e pelo profissionalismo exemplar na assistência as atividades de campo. Da mesma forma, estou grato a todos os técnicos do IPAM, especialmente à Manuel Nascimento (Nego), Aurélio Reis, Tucura, João B. Souza, Bate e Adilson Coelho por executarem com tanta dedicação e companheirismo as árduas tarefas que envolveram os trabalhos de campo. Devo agradecer também a Ilse Ackerman pela ajuda e ensinamentos sobre as medidas de gases do solo e a Sabino Coelho pela montagem e identificação dos espécimes de raízes.

Várias outras pessoas contribuíram com valiosas sugestões durante a etapa de análise, discussão dos resultados e correções do manuscrito. Estou imensamente grato a Claudia Azevedo-Ramos(UFPA), Mercedes Bustamente(UNB), Daniel

Markewitz (Duke University), Carlos Klink (UNB), I.Foster Brown (WHRC), Thomas A. Stone (WHRC), Lou Verchot (Institute of Ecosystem Studies, USA), Heraldo Vasconcelos (INPA), Paulo S. Oliveira (UNICAMP), Claude Gascon (INPA/Smithsonian), Heather Erickson, Eduardo Maklouf (EMBRAPA/CPATU), Peter Jipp (Duke University) e Susan Trumbore (University of California, Davis). Ainda devo agradecer aos amigos Michael Ernst, Karen Schwalbe e Wendy Kingerlee (WHRC) por atenderem aos meus inúmeros pedidos relacionados ao trabalho. Devo agradecer também aos Drs. João Vasconcellos Neto (UNICAMP) e Arício Linhares (UNICAMP) por atender vários pedidos relacionado com este trabalho.

O apoio de muitos amigos, além daqueles já citados, foi extremamente importante na finalização deste estudo. Não posso deixar de agradecer à Ronaldo B. Barthen e Cristina Espósito, mais do que amigos, verdadeiros irmãos, que sempre apoiaram a mim e a minha família desde nossa chegada à Belém, há sete anos. Sou grato também à David McGrath, Adriana Moreira, Carlos Klink, Oswaldo Carvalho Jr., Cristina Oliveira, José Helder Benatti e Chris Uhl, dos quais sempre recebi confiança, palavras amigas e opiniões verdadeiras ao longo deste trabalho. À meus pais, sou grato pelo apoio fundamental na concretização de vários sonhos.

Finalmente, gostaria de agradecer à Claudia, Lucas e Theo, os quais representaram a razão principal de minha motivação para superar as inúmeras dificuldades, pessoais e profissionais, geradas por este trabalho. A eles dedico esta dissertação.

ACKNOWLEDGMENTS

Many people and institutions assisted in the completion of this work, and I shall remain eternally in their debt.

In particular, I would like to thank Daniel C. Nepstad for his advice, trust and encouragement, and for giving me the opportunity to share his vision of science, people and the world. This has been of tremendous importance to my personal and professional development. I'm equally grateful to Eric Davidson for his valuable and exacting counsel, and for the friendship and trust he has shown throughout the course of this work. Eric eased the pain of my entrance into the world of biogeochemistry, allowing me to make better use of this discipline than would otherwise have been possible.

I'm grateful as well to the staff members of the Amazonian Institute of Environmental Research (*Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia - IPAM*), The Woods Hole Research Center (WHRC), and the Federal University of Pará (UFPA-DPE/CFCH) for facilitating, in numerous ways, the development of the different phases of planning, finding financial resources for, and executing the work in the field. The WHRC also made my stay in the United States possible during the phases of data analysis and the editing of the manuscript. I relied on the technical support of EMBRAPA/CPATU (Soils Laboratory) of the University of Brasília (Departments of Ecology and Geochemistry) for the analysis of soil samples, and depended upon INPA/Smithsonian for support during the course of field work on the site of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (*Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF)*) and at Experimental Station "km 14".

Financial support for this study was furnished by the United States Agency for International Development (USAID), the National Science Foundation, the Smithsonian Institution, WWF-Brasil (proc. CRS 34-029) and CNPq (Bolsa, proc. 140857/93.1).

The field phase of this study was made possible by the dedication and contribution of several people. I would especially like to thank Susana Kotelhute and Kemel Kalif for their inestimable support during every phase of this work, and for their outstanding professionalism in assisting with activities in the field. In the same way, I'm grateful to each of the technicians of IPAM, especially to Manuel Nascimento (Nego), Aurélio Reis, Tucura, João B. Souza, Bate e Adilson Coelho for their dedication and teamwork in executing the arduous tasks of the field work. I need to thank Ilse Ackerman as well for her help and training in the measurement of soil gases, and Sabino Coelho for the mounting and identification of root specimens.

Many other people contributed with valuable suggestions during the stage

of analysis and discussion of the results. I am immensely grateful to Claudia Azevedo-Ramos, Mercedes Bustamente, Daniel Markewitz, I. Foster Brown, Thomas A. Stone, Lou Verchot, Heraldo Vasconcelos, Claude Gascon, Heather Erickson, Eduardo Maklouf, Peter Jipp and Susan Trumbore. I must also thank my friends Michael Ernst, Karen Schwalbe, and Wendy Kingerlee for attending to my innumerable requests relating to the work.

The support of many friends besides those already cited was extremely important in the completion of this study. I can't fail to thank Ronaldo B. Barthen and Cristina Espósito - more than friends, but a true brother and sister - who always supported me and my family since our arrival in Belém seven years ago. I'm also grateful to David McGrath, Adriana Moreira, Carlos Klink, Oswaldo Carvalho Jr., Cristina Oliveira, José Heder Benatti, from whom I have always received great trust, friendly words, and honest opinions throughout the course of this work. And to my parents I am grateful for fundamental support in the realization of various dreams.

Finally, I would like to thank Claudia, Lucas and Theo, who represent my principal motivation for rising above the innumerable difficulties - personal and professional - generated by this work. To them I dedicate this dissertation.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 2.1. Localização geográfica das áreas de estudo no Estado do Para (Paragominas) e Amazonas (Manaus) (quadro inferior a esquerda) e detalhes da área de estudo na Fazenda Vitória próxima a cidade de Paragominas. O círculo delimita a área na floresta secundária onde foram realizados os estudos com os ninhos de *Atta sexdens*. Os pontos representam os ninhos inventariados.....5
- Figura 2.2. Médias mensais da precipitação pluviométrica na área de estudo na Fazenda Vitória, Paragominas, para o período de 1969 - 1990 (Fonte: EMBRAPA/CPATU). As linhas verticais sobre as barras representam o desvio padrão da média..... 10
- Figura 3.1. Diagrama ilustrando as hipótese sobre os efeitos *Atta sexdens* sobre solo e vegetação de áreas de florestas secundárias na Amazônia. As setas indicam a direção da seqüência de eventos e o sinais os efeitos positivos (+) ou negativos(-)de um evento sobre o outro.....17
- Figura 3.2. Desenho esquemático sobre a metodologia empregada na escavação dos poços nos ninhos e nas suas respectivas áreas adjacentes.....21
- Figura 3.3. Desenho esquemático mostrando o padrão de distribuição das câmaras de amostragens de gases sobre um ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória, detalhes da câmara de amostragem de gases (canto esquerdo superior) e os equipamentos utilizados para amostras de CO₂ e NO (canto direito superior). Desenhos fora de escala.....29
- Figura 3.4. Desenho esquemático da metodologia empregada para a instalação de sensores de TDR utilizados para medidas de água volumétrica no solo e detalhes do sensor (canto direito inferior).....35

- Figura 3.5. Percentagens da área total da parede dos poços ocupada pelas diferentes tipo de cavidades subterrâneas escavadas pelas formigas. O gráfico representa apenas os resultados obtidos em um ninho (A) na Fazenda Vitória..... 44
- Figura 3.6. Parâmetros físicos do solo. Os valores de (a) resistência do solo à penetração são médias das médias de registros (quatro registros por intervalo de profundidade por ninho) da resistência em sete ninhos (n=7) e nas suas respectivas áreas adjacentes na floresta secundária da Fazenda Vitória. A (b) densidade aparente do solo (quatro registros por intervalo de profundidade por ninho) e a (c,d) porosidade do solo de um ninho de *Atta sexdens* e de dois ambientes (floresta primária e pastagem) adjacentes a área de estudo na Fazenda Vitória são médias para quatro medidas por intervalo de profundidade (n =4). As barra horizontais representam o erro padrão e os asteriscos o nível de significância estatística entre as médias (* $p < 0.05$ e ** $p < 0.01$, Teste de t). Ausência de asterisco implica em diferenças não significativas. As análise estatísticas dos dados de porosidade foi realizada após transformação pelo arcoseno da raiz quadrada da percentagem. A linha horizontal contínua delimita a superfície original do solo sob o murundu.....47
- Figura 3.7. Disponibilidade de seis nutrientes e pH no solo de três ninhos de *Atta sexdens* e nas suas respectivas áreas adjacentes (n=3 por intervalo de profundidade) na Fazenda Vitória. A linha horizontal contínua delimita a superfície do solo sob murundu dos ninhos. As barras horizontais representam o erro padrão e os asteriscos representam o nível de significância estatística entre as médias (* $p < 0.05$ e ** $p < 0.01$, Teste t , n=3). Ausência de asterisco implica em diferenças não significativas.....49
- Figura 3.8. Variação diária na emissão de gases, oxido nitroso (N₂O), oxido nítrico (NO) e dióxido de carbono (CO₂) das entradas (“olheiros”) de um ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória. Os valores são médias dos fluxos medidos a partir de nove entradas entre novembro de 1995 à fevereiro de 1996. As linhas

- verticais sobre as barras representam o erro padrão e as letras (a, b) indicam diferenças estatísticas entre pares de medidas ($p < 0.05$, ANOVA, $n=36$ -CO₂, $n=24$ -N O). SD: sem dados..... 55
- Figura 3.9. Volume de água no solo (*VAS*, cm³ cm⁻³) obtidos de sensores de TDR no solo com (linha contínua) e sem (linha pontilhada) a influência de ninhos de *Atta sexdens* em duas ocasiões de amostragem, no final da época seca (novembro de 1995) e chuvosa (maio de 1996). As barras horizontais representam o erros padrões das amostras.....57
- Figura 3.10. Água disponível para plantas (*ADP*, cm³_{água} cm³_{solo}) em diferentes profundidade no solo de ninhos de *Atta sexdens* (linha contínua) e de áreas adjacentes à estes (linha pontilhada) ao longo de 12 meses, entre agosto de 1995 e setembro de 1996. A linha horizontal delimita a superfície do solo abaixo do murundu dos ninhos..... 59
- Figura 3.11. Densidade do comprimento de raízes finas (< 2 mm diâmetro) no solo de três ninhos de *Atta sexdens* e de suas respectivas áreas adjacentes, na Fazenda Vitória. Os valores são médias de quatro amostras por intervalo de profundidade. As barras horizontais representam o erro padrão. A linha horizontal contínua delimita o volume de solo ocupado pelo murundu dos ninhos.61
- Figura 3.12. Relação entre a taxa anual de crescimento em diâmetro de nove espécies de árvores e a distância do centro do ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória. Cada gráfico representa uma espécie, cada ponto no gráfico uma árvore. A linha vertical delimita a área do murundu. Os símbolos indicam o ninho: > ninho C, < ninho D, Δ ninho G, x ninho I, + ninho L, ∇ ninho P, ⊗ ninho Q e ○ ninho R66
- Figura 3.13. Crescimento em altura de plântulas de *Cecropia* sp. em vasos contendo proporções de 0 (controle), 10, 50 e 90 % de matéria orgânica retirada das cavidades de detrito de ninhos de *Atta sexdens* misturado com solo mineral. O solo mineral foi retirado de uma profundidade de quatro metros em área da floresta secundária da Fazenda Vitória sem influência dos

- ninhos..... 69
- Figura 3.14. Relação entre o estresse hídrico das árvores de *B. guianensis* e a distância ao centro do ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória. A linha vertical delimita a área do murundu. Os símbolos indicam os diferentes ninhos (a, d, i, q, r)..... 70
- Figura 4.1. Ninho de *Atta sexdens* (seta) em pastagem abandonada da Fazenda Vitória. Note a concentração de vegetação arbustiva sobre o murundu, indicando que ninhos de saúvas em pastagens podem representar um sítio propício ao estabelecimento de plântulas pioneiras ou que o capim não cresce sobre os ninhos. As espécies mais comuns sobre o murundu são *Solanum crinitum* e *Cordia multispicata*, ambas formadoras de “ilhas de vegetação” (veja texto para mais detalhes).....93
- Figura 4.2. Relação entre densidade de ninhos de *A. Sexdens*, a biomassa vegetal viva e o tempo de recuperação da floresta secundária crescendo sobre pastagem abandonada. Veja texto para detalhes.....96
- Figura 4.3. Balanço entre os efeitos benéficos (+) e prejudiciais (-) das saúvas à recuperação florestal em pastagens na Amazônia. Veja texto para detalhes..... 97

LISTA DE TABELAS

- Tabela 2.1. Biomassa viva de 42 espécies de árvores (DAP > 2 cm) estimada (0.125 ha) na floresta secundária da Fazenda Vitória Paragominas (PA), no período de abril a julho de 1994. As espécies utilizadas por *A. sexdens* estão indicadas por *.....8
- Tabela 2.2. Tamanho e idade aproximada dos ninhos de *Atta sexdens* presentes nas áreas de floresta secundária da Fazenda Vitória, Paragominas, PA (ninhos A-Q) e próximas à Manaus (ninhos R e T) para o ano de 1994. A idade foi estimada a partir de relatos de técnicos de campo que tinham conhecimento da existência das colônias por um longo período (>10 anos) há mais de 10 anos.....13
- Tabela 3.1 Descrição dos parâmetros do solo e da vegetação avaliados em áreas com e sem a influência de ninhos da saúva *A. sexdens* em florestas secundárias na Amazônia..... 43
- Tabela 3.2 Textura do solo de um ninho de *Atta sexdens* estabelecido em uma área de floresta secundária e de uma área adjacente de floresta primária na Fazenda Vitória, Paragominas, PA.46
- Tabela 3.3. Disponibilidade ($\mu\text{g g}^{-1}$) de sete nutrientes (N, C, Ca, Mg, P e K, NO_3^-) e pH de solos com e sem a influência de ninhos da saúva (*Atta sexdens*) em uma área de floresta secundária no município de Paragominas, Estado do Pará. Os valores são médias de médias de quatro medidas da concentração, por intervalo de profundidade, efetuadas no solo de três ninhos e de três áreas adjacentes correspondentes e sem a influência das formigas..... 50
- Tabela 3.4. Estoque (kg ha^{-1}) de sete nutrientes disponíveis (C, N, Ca, Mg, P e K, NO_3^-) contidos no solo e integrados para três metros de profundidade, em áreas com e sem a influência de ninhos de saúvas (*Atta sexdens*) ocorrendo em uma floresta secundária no município de Paragominas, Estado do Pará. Os valores representam as médias ($\pm\text{DP}$) dos estoques para o solo de três

- ninhos e de três áreas adjacentes correspondentes sem a influência das formigas.....52
- Tabela 3.5. Fluxos médios (\pm DP) de N_2O , NO e CO_2 obtidos em quatro ocasiões de amostragem a partir de câmaras distribuídas na superfície do solo depositado sobre um ninho de *Atta sexdens* e no solo de áreas adjacente a estes em uma floresta secundária na Fazenda Vitória. As medidas de fluxo de gases emitidos pela entradas dos ninhos (“olheiros”) foram também efetuadas. Todos os valores estão expressos em $g\ cm^{-2}\ h^{-1}$. Os valores entre parênteses indicam o intervalo dos registros. O *n* indica o número de câmaras utilizadas para amostragem de gases em cada área.53
- Tabela 3.6. Volume de água na capacidade de campo (VAS_{cc}) e no ponto de murchamento (VAS_{min}) e água máxima disponível para plantas (ADP_{max}) de solos sob a influência de um ninho de *Atta sexdens* em uma área de floresta secundária e de uma área adjacente de floresta primária, Fazenda Vitória. Os valores são médias (DP < 0.01 para todas as médias) de quatro amostras de solo.....56
- Tabela 3.7. Biomassa média de raízes grossas por área ($g\ m^{-2}$) para diferentes intervalos de profundidade, de poços escavados em três ninhos de saúvas (*Atta sexdens*) e quatro escavados em áreas adjacentes sem a influência das saúvas, em uma floresta secundária, município de Paragominas, PA..... 60
- Tabela 3.8. Biomassa e número de espécies de raízes grossas (> 2 mm de diâmetro) no solo com e sem (área adjacente) influência de ninhos saúvas, *A. sexdens*, em uma área de floresta secundária nos municípios de Paragominas e Manaus. Os valor entre parênteses representa o número total de espécies de raízes grossas registradas por intervalo de profundidade..... 62
- Tabela 3.9 Densidade de comprimento e biomassa de raízes finas amostradas de diferentes intervalos de profundidade em solo de três ninhos da (*Atta sexdens*) e em três áreas adjacentes correspondentes sem efeito da formigas, em uma área de floresta secundária, município de

Paragominas.....67

Tabela 3.10 Médias (\pm DP) do peso seco (g) de diferentes frações (folha, caule e raiz) de mudas de *Cecropia* sp. plantadas em vasos com diferentes proporções de detrito retirado de cavidades subterrâneas de ninhos de *Atta sexdens* e misturado ao solo mineral. Os valores médios foram obtidos do peso de 15 mudas por tratamento, após 180 dias do início do experimento.....71

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO GERAL

As saúvas, por séculos, tem sido consideradas um dos grandes vilões da agricultura, e mais recentemente, do reflorestamento no Brasil. Tornou-se ditado popular a frase do naturalista francês Saint'Hilaire: "ou o Brasil acaba com as saúvas ou as saúvas acabam com o Brasil". Estes insetos realmente impressionam pelo volume de folhas que podem cortar (ca. 12-17 % da produção de folhas, Cherret 1986), as quais são utilizadas como substrato para o crescimento de um "jardim" de fungos, do qual a colônia se alimenta. Em muitas áreas, especialmente aquelas cultivadas pelo homem, podem ocorrer mais de 10 ninhos maduros por hectare (Mariconi 1970, Vasconcelos & Cherret 1995), com grandes impactos sobre a produção (Mariconi 1970). Como resultado, grande parte dos estudos sobre as saúvas buscaram avaliar as melhores técnicas para o seu combate (Mariconi 1970, Della Lúcia 1996). As iniciativas neste sentido obtiveram tanto sucesso que já existe o risco de extinção de algumas espécies (Hölldobler & Wilson 1990).

Por conta do status de praga terrível, os estudos de cunho ecológico sobre as saúvas despertaram pouco interesse. Além disto, a maioria destes tem recolhido informações apenas de sua "ecologia visível", i.e. aquela acima do solo (Hölldobler & Wilson 1990). Assim, a vida subterrânea das saúvas é ainda pouco estudada. Seus ninhos podem ter proporções gigantescas ($> 50 \text{ m}^2$), abrigar mais de 3 milhões de formigas dentro de centenas de cavidades subterrâneas e atingir profundidades superiores a seis metros (Hölldobler & Wilson 1990). Ao se observar uma colônia adulta de saúva, muitas vezes as perguntas que surgem vão além daquelas relativas aos prejuízos promovidos pelo corte de folhas. Qual será o efeito destes ninhos gigantes sobre o solo? As saúvas tornam o solo mais fértil uma vez que levam grandes quantidades de folhas

para dentro dos ninhos ? As escavações que realizam prejudicam o sistema radicular das plantas ? Existe um lado benéfico desta praga ? As repostas à estas e outras questões são importantes para se avaliar o real papel deste inseto tanto no nível ecológico, como no econômico. Assim poderemos ter mais base para responder outras questões tais como: sob quais condições estes insetos representam um séria ameaça econômica aos sistemas produtivo ou florestais ? A solução é sempre exterminá-las ? Este trabalho, tenta responder à algumas destas perguntas, através de estudos das populações de saúvas que ocorrem em áreas de pasto abandonado na Amazônia e que estão em processo de sucessão florestal.

As saúvas seguem o rastro da ocupação humana na Amazônia. Quando a floresta nativa é convertida em pastagem ou campo agrícola, a densidade de ninhos de saúvas pode aumentar 30 vezes (Vasconcelos & Cherret 1995). Durante as décadas de 70 e 80, através de incentivos fiscais (Fearnside 1990), mais de 20 000 km² da floresta Amazônica foram convertidos em sistemas agro-pastoris (INPE 1990), dos quais 68 % representados por pastagens (Serrão & Toledo 1990). Contudo, mais da metade destas pastagens foram abandonadas (Serrão & Toledo 1990, Serrão & Homma 1993), após um uso intenso por cerca de 3 à 8 anos (Uhl et al. 1988), nas quais a ocorrência de ninhos de saúva é comum (Vasconcelos & Cherret 1995).

Na maioria das pastagens abandonadas da Amazônia, o sistema florestal é capaz de se recuperar (Nepstad 1989, Nepstad *et al.* 1991) através de um processo de sucessão. Este processo pode ser medido em termos de acúmulo de biomassa e número de espécies (Uhl *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1991) e pela restauração dos ciclos hidrológico (Nepstad *et al.* 1994) e de nutrientes (Davidson & Trumbore 1995). A velocidade de recuperação, contudo, depende da história de uso como pastagem (Uhl et al. 1988) e dos fatores abióticos (Nepstad et al. 1991, Uhl et. al. 1988) e bióticos (Nepstad *et. al.* 1991, 1996), entre os quais estão as saúvas (Nepstad *et. al.* 1996, Moutinho 1998). Particularmente, neste trabalho são descritas as alterações impostas pela saúva *Atta sexdens*, uma espécie

comum na Amazônia, sobre o solos de pastagens abandonadas e discute-se as conseqüências para a sucessão florestal nestas áreas. O estudo foi desenvolvido em três áreas de floresta secundária crescendo sobre pastagens abandonadas. Duas delas localizam-se próximas a cidade de Manaus (AM) e uma terceira no município de Paragominas (nordeste do Estado do Pará) (Capítulo II). Várias medidas sobre os aspectos físicos, fertilidade e a capacidade de armazenar água foram realizadas em solo com ou sem a influência de ninhos de *A. sexdens* (Capítulo III). Ainda, as possíveis alterações no solo impostas pelas saúvas foram relacionadas com medidas do crescimento da vegetação da floresta secundária (Capítulo III). Finalmente, baseando-se em informações obtidas no campo e na literatura, uma breve revisão sobre o papel das saúvas sobre o processo de sucessão florestal em pastagens é apresentada avaliando-se, através de um modelo gráfico, o balanço entre os efeitos benéficos e prejudiciais para este processo (Capítulo IV).

CAPÍTULO II

ÁREAS DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido dentro dos limites da Fazenda Vitória (2° 59' S e 47° 31' W), situada próxima a cidade de Paragominas, nordeste do Estado do Pará (Figura 2.1). Um estudo complementar foi realizado em duas áreas no Estado do Amazonas. Uma descrição mais detalhada das áreas é fornecida abaixo.

Fazenda Vitória

A Fazenda Vitória (2° 55' S, 47° 35' W) uma propriedade particular 4000 ha, foi estabelecida em 1969, inicialmente, pela conversão da floresta primária em pastagens formadas principalmente por *Panicum maximum* (colonhão). No limite sudeste da fazenda, encontra-se uma área de 260 hectares (ha), constituída por uma floresta primária (ca. de 80 ha), florestas secundárias (60 ha), crescendo onde anteriormente havia uma pastagem, e uma pastagem abandonada há cerca de 7 anos (ca. 50 ha) (Figura 2.1). A área que engloba estes ambientes tem sido reservada às pesquisas científicas desenvolvidas pelo Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia (IPAM), em colaboração com o The Woods Hole Research Center (WHRC), Universidade Federal do Pará (UFPA) e EMBRAPA/CPATU. Especificamente, os estudos na Fazenda Vitória foram realizados numa área de floresta secundária com 17 anos de idade. Esta área foi utilizada como pastagem durante os anos 70, com uma carga de 2-3 cabeças de gado por hectare. Durante este período, fez-se uso de herbicidas e, pelo menos, de três queimadas antes de seu abandono em 1976. O gado ainda teve acesso restrito a este pasto abandonado até final de 1984.

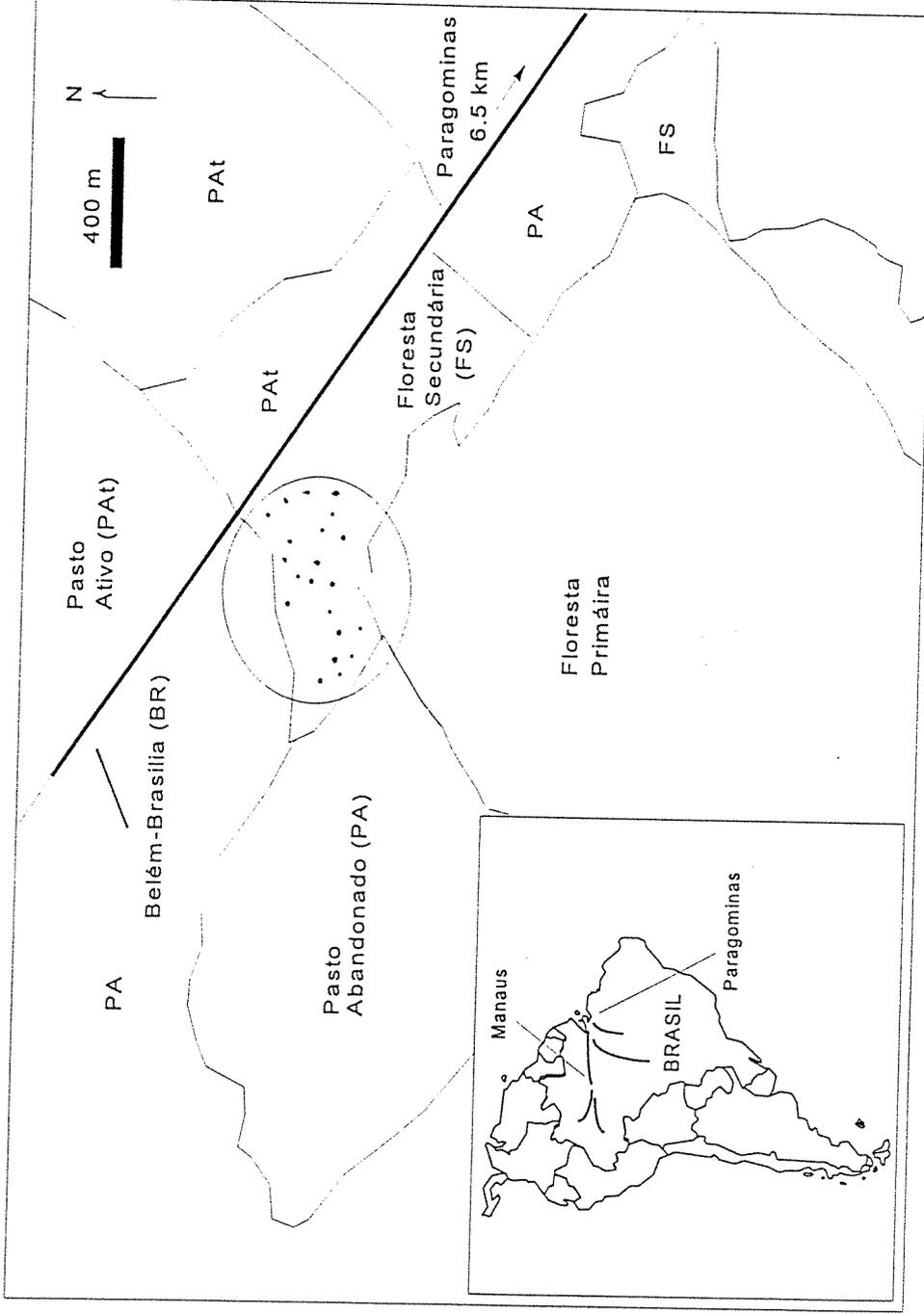


Figura 2.1. Localização geográfica das áreas de estudo no Estado do Para (Paragominas) e Amazonas (Manaus) (quadro inferior a esquerda) e detalhes da área de estudo na Fazenda Vitória próxima a cidade de Paragominas. O círculo delimita a área na floresta secundária onde foram realizados os estudos com os ninhos de *Atta sexdens*. Os pontos representam os ninhos inventariados.

Nesta área foi possível encontrar vários ninhos maduros de *A. sexdens* em atividade constante de corte de folhas, além de outros considerados mortos ou abandonados. Um ninho foi considerado maduro quanto a sua área de murundu (monte de terra encontrado sobre os ninhos) foi superior ao limite de 40 m². Somente os ninhos com idades (estimada através de relatos de trabalhadores de campo) elevadas (> 10 anos) apresentaram área de murundu superior a este limite.

*Fazenda Vitória: Composição florística e biomassa
da floresta secundária*

Para caracterizar o estado de recuperação e a composição florística arbórea da floresta secundária da Fazenda Vitória, foi realizado um inventário florestal das espécies de árvores entre abril e junho de 1994. Estas informações possibilitaram avaliar o recurso vegetal potencialmente disponível para o corte pelas saúvas. Este inventário foi realizado em uma área de 0.125 ha da floresta secundária, a qual foi sub-dividida em duas parcelas de 0.05 e 0.075 ha. Dentro destas parcelas, todas as plantas com diâmetro do tronco na altura do peito (DAP) acima de 2 cm foram identificadas. Além do diâmetro, foram tomadas as medidas de altura (em metros). Isto permitiu o cálculo da biomassa vegetal para cada árvore incluída no inventário, a partir das equações alométricas específicas e/ou gerais descritas por Uhl *et al.* (1988) para as espécies de árvores de florestas secundárias da região de Paragominas.

Paralelamente, realizou-se um levantamento, ao longo do período de estudo, das espécies de árvores mais utilizadas por *A. sexdens*. Considerou-se uma espécies freqüentemente utilizada pelas saúvas, como sendo aquelas que sofreram corte de folhas pelo menos uma vez durante os períodos de visita de campo (uma semana). Este levantamento foi complementado com informações obtidas dos técnicos de campo que trabalham na área há mais de 10 anos. Não há, contudo, uma estimativa quantitativa do

número de vezes que cada espécie de árvores é visitada por *A. sexdens*.

Um total de 42 espécies, distribuídas em 366 árvores foram identificadas correspondendo a 51 T ha⁻¹ de biomassa vegetal viva (Tabela 2.1). Apenas quatro espécies concentraram a maior parte da biomassa (54%). Do total de espécies inventariadas, nove (20 % do total) foram freqüentemente utilizadas por *A. sexdens* (Tabela 2.1). Este resultado concorda com a tendência geral de que as saúvas são seletivas no que se refere a utilização de espécies vegetais para corte de folhas. As implicações deste resultado serão discutidas no Capítulo IV.

O valor da biomassa vegetal viva encontrada (51 T ha⁻¹) foi inferior ao encontrado (55 T ha⁻¹) em um recente levantamento na Fazenda Vitória realizado no ano de 1996 (Stanley, dados não publicados). Isto indica que cerca de 4 T ha⁻¹ foram acrescentados entre 1994 e 1996. O valor de 55 T ha⁻¹ encontrado em 1996 por Stanley, representa cerca de 15 % da biomassa contida em uma floresta primária adjacente (350 T ha⁻¹) (Nepstad com.pes.). A similaridade da composição florística arbórea entre a floresta secundária da Fazenda Vitória e uma floresta primária adjacente é baixa (ca. 26 %) (Nepstad *et al.* 1995). Dentre as espécies não inventariadas, mas de dominante na vegetação secundária da área de estudo, encontra-se um cipó, *Davilla kuntia*, popularmente conhecido como “cipó de fogo” (Reston 1998). Deste cipó, contudo, somente as sementes são utilizadas por *A. sexdens* (obs. pes.).

Fazenda Vitória: clima e geologia

O clima da região onde se encontra a Fazenda Vitória é marcadamente sazonal. O volume médio da precipitação total por ano é cerca de 1830 mm (período de 1969- 1990, EMBRAPA/CPATU), mas menos de 55 mm/mês de chuva são registrados durante a estação seca (julho a novembro) (Figura 2.2). A média da precipitação anual durante o período deste estudo (1995-1996) foi de 2134 mm. A temperatura média anual registrada

Tabela 2.1. Biomassa viva de 42 espécies de árvores (DAP > 2 cm) estimada (0.125 ha) na floresta secundária da Fazenda Vitória Paragominas (PA), no período de abril a julho de 1994. As espécies utilizadas por *A. sexdens* estão indicadas por *.

Nome científico	Nome popular	Número de árvores	Biomassa (kg)	% do total	% cumulativa
<i>Banara guianensis</i> *	Pelo de cotia	86	878	19.91	19.91
<i>Ocotea grandifolia</i>	Louro abacate	30	815	18.48	38.38
<i>Ingá alba</i> *	Ingá vermelha	7	355	8.05	46.43
<i>Rollinia exsucca</i> *	Envira Preta	11	326	7.40	53.83
<i>Casearia grandifolia</i> *	Sardinheira	31	324	7.35	61.19
<i>Chamaecrista</i> sp. *	Coração de negro	16	254	5.76	66.95
<i>Ocotea laxiflora</i>	Louro pimenta	2	198	4.49	71.44
<i>Poecilanthe effusa</i> *	Gema de ovo	52	178	4.05	75.49
<i>Inga</i> sp.	Ingá chato	6	114	2.61	78.09
ni	Taxi preto	1	96	2.18	80.28
ni	Mururé	1	93	2.10	82.38
<i>Aiquea myristicoides</i> *	Louro	5	84	1.90	84.28
<i>Tabebuia</i> sp. *	Ipê	9	72	1.63	85.92
<i>Zanthoxylum rhoifolia</i> *	Limãozinho	6	71	1.62	87.54
<i>Eugenia muricata</i>	João mole	2	57	1.29	88.83
<i>Maximiliana maripa</i>	Inajá	3	55	1.26	90.08
<i>Vismia guianensis</i>	Lacre	7	54	1.22	91.31
<i>Licania pallida</i>	Pintadinho	3	43	0.97	92.27
ni	Canafista	1	40	0.92	93.19
<i>Bagassa guanensis</i>	Tatajuba	6	39	0.89	94.08
ni	Pau de gafanhoto	4	34	0.77	94.85

<i>Myrcia cf. schomburgiana</i>	Murta fina	2	28	0.63	95.48
<i>Metrodorea flavida</i>	Laranjinha	11	25	0.58	96.05
<i>Brosimum lactescens</i>	Janitá	2	24	0.5	96.60
ni	Murta	12	23	0.5	97.13
ni	Olho de pombo	5	20	0.5	97.59
ni	Pau pretinho	4	19	0.4	98.02
ni	Sapucaia	1	17	0.4	98.43
<i>Lecythis lúrida</i>	Jarana	10	15	0.3	98.78
ni	Mumbaca	3	14	0.3	99.09
<i>Myrciaria floribunda</i>	Murta	1	10	0.2	99.32
ni	Olho de boi	6	6	0.1	99.46
<i>Bauhinia macrostachys</i>	Morototó	5	6	0.1	99.59
ni	Urucurana	1	4	0.1	99.67
<i>Cupania scrobiculata</i>	Espeturana	3	3	0.1	99.75
<i>Clarisia ilicifolia</i>	Fura fura	2	3	0.1	99.82
<i>Heisteria densifrons</i>	Piabeira	2	2	0.05	99.87
<i>Myrciaria spruciana</i>	Goiabinha	2	2	0.04	99.91
ni	Pimentinha	2	1	0.03	99.94
<i>Syzygiopsis pachycarpa</i>	Abiu	1	1	0.03	99.97
ni	Murici da mata	1	0.8	0.02	99.99
<i>Cecropia sp.</i>	Embaúba	1	0.5	0.01	100.00
Número total de árvores		366			
Número total de espécies		42			
Densidade de espécies (n / 100 m ²)		5			
Biomassa (T ha ⁻¹)			51		
ni - não identificada.					

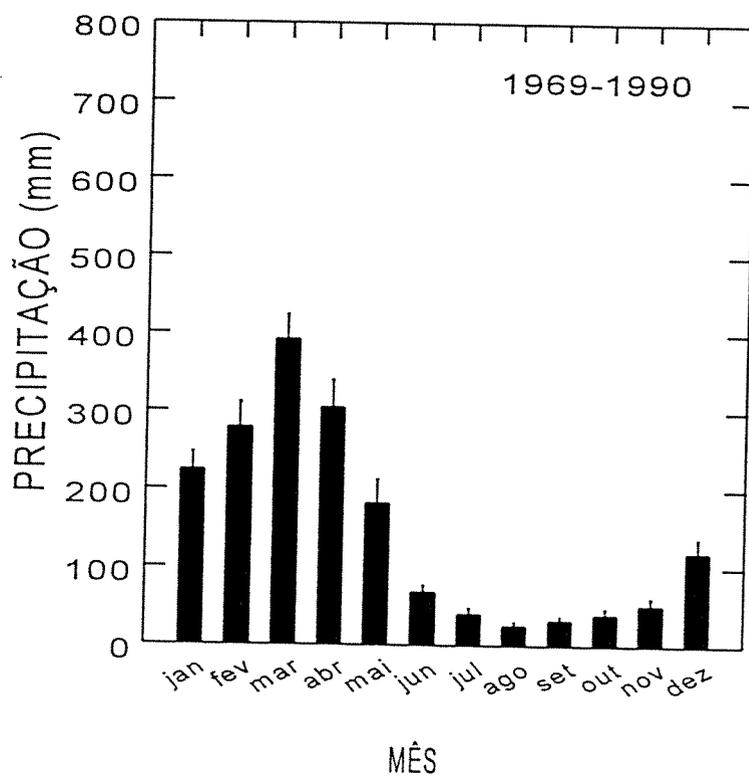


Figura 2.2. Médias mensais da precipitação pluviométrica na área de estudo na Fazenda Vitória, Paragominas, para o período de 1969 - 1990 (Fonte: EMBRAPA/CPATU) As linhas verticais sobre as barras representam o desvio padrão da média.

foi de 34 °C (máximas) e de 21°C (mínimas). Todos os dados meteorológicos para este período foram obtidos de uma mini-estação, com registros automáticos dos parâmetros climáticos, estabelecida dentro da Fazenda. A distância desta estação à área de estudo na floresta secundária foi de, aproximadamente, 1 km.

A Fazenda Vitória esta localizada sobre um terraço do Pleistoceno (Sombroeck 1966). O solo apresenta espessura uniforme (até 9 m) e pertence a formação Belterra (Clapperton 1993), constituindo-se de um latossolo amarelo (pH 5.0) dominado (75-90 %) por Caulinita (silicato de alumínio hidratado, $Al_4Si_4O_{10}(OH)_8$), como é comum em cerca de 40 % da Amazônia (Richter & Babbar 1991).

Fazenda Vitória: Densidade e tamanho dos ninhos de A. sexdens

A magnitude da influência das saúvas sobre o solo e os processos de sucessão florestal após o abandono de pastagens, depende, inicialmente, da densidade e do tamanho de seus ninhos. Para avaliar a densidade de ninhos maduros de *A. sexdens* existentes na área de floresta secundária da Fazenda Vitória, foram estabelecidas transecções, aproveitando as trilhas já existentes. A distância percorrida nas trilhas somaram 2750 m, cobrindo cerca de 10 ha. Este levantamento foi realizado entre maio e julho de 1994. Estas transecções foram percorridas várias vezes até que o número de registros de ninhos inéditos no levantamento chegasse à zero. Os ninhos encontrados foram, então, plotados em um mapa. Um visão geral da localização dos ninhos encontra-se na Figura 2.1. A densidade de colônias na florestas secundária da Fazenda Vitória foi de 2,5 ninhos ha^{-1} . Este valor é similar ao encontrado (2,6 ninhos ha^{-1}) por Vasconcelos & Cherret (1995) em um levantamento anterior na mesma área. O tamanho de cada colônia madura ($> 40 m^2$) localizada na área de estudo, foi avaliado tomando-se as medidas da área do murundu. Devido a configuração quase circular dos murundus, as medidas de

área foram obtidas através da equação πr^2 (área do círculo). O valor de r para cada ninho foi estabelecido pela média do comprimento de cinco medidas aleatórias, as quais se estenderam do centro do ninho até a borda do murundu. O valor médio da área dos murundus foi de $73 \pm 23 \text{ m}^2$ ($n=9$ ninhos) (Tabela 2.2). Multiplicando este valor pela densidade média dos ninhos ($2,5$ ninhos ha^{-1} , Vasconcelos & Cherret 1995), a área de floresta secundária coberta da Fazenda Vitória pelos ninhos foi de $182 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, ou seja, cerca de 2 % da área. Em ambientes, contudo, onde esta densidade pode chegar a sete ninhos maduros por hectare, como encontrado em outras áreas de floresta secundária próximas a Fazenda Vitória, este valor pode chegar a 12 %. Outras implicações relativas a este resultado serão discutidas no Capítulo IV.

Sempre que possível, em cada ninho, os exemplares de formigas, pertencentes a diferentes castas morfológicas, foram coletados para posterior identificação no nível específico. Os espécimes testemunhos foram depositados no Museu Paraense Emílio Goeldi.

Fazenda Esteio e Área do km 14

Na região da Amazônia central, dois ninhos de *Atta sexdens* foram escavados. Um deles localiza-se dentro dos limites da Fazenda Esteio, situada à cerca de 70 km ao norte da cidade de Manaus (AM). A Fazenda faz parte do “Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais” (PDBFF) e esta sob responsabilidade do INPA e do Smithsonian Institution. As atividades de campo foram desenvolvidas em uma área de floresta secundária na localidade conhecida como Colosso. A vegetação desta área sofreu vários cortes e queimas entre os anos de 1983 e 1985 (Gascon, com. pes.). O outro ninho escavado encontra-se em uma área de floresta secundária da estação experimental do INPA, conhecida por “Km 14”, distante 10 km de Manaus. O clima da região que engloba estas duas áreas é pouco sazonal com precipitação anual por volta de 2100 mm (Ribeiro 1976).

Tabela 2.2. Tamanho e idade aproximada dos ninhos de *Atta sexdens* presentes nas áreas de floresta secundária da Fazenda Vitória, Paragominas, PA (ninhos A-Q) e próximas à Manaus (ninhos R e T) para o ano de 1994. A idade foi estimada a partir de relatos de técnicos de campo que tinham conhecimento da existência das colônias por um longo período (>10 anos) há mais de 10 anos.

Ninho	Tamanho do murundu (m ²)	Idade estimada (anos)
A	56	> 10
C	103	> 10
D	44	> 10
E	94	> 10
G	55	?
I	90	?
L	90	?
P	nd	?
Q	56	?
R*	nd	> 5
T*	nd	?
Média (± DP)	73 ± 23	
Área total dos ninhos	588	

nd - não disponível.

CAPÍTULO III

INFLUÊNCIA DE NINHOS DE SAÚVAS, *ATTA SEXDENS*, SOBRE O SOLO E A VEGETAÇÃO DE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA

INTRODUÇÃO

A atividade subterrânea dos invertebrados, principalmente a dos artrópodes, tem grande influência sobre os vários processos relacionados com o funcionamento dos ecossistemas terrestres (Lavelle *et al.* 1992, Linden *et al.* 1994, Giller 1996). Estes organismos são responsáveis pela transformação direta de material orgânico via fragmentação e pela estruturação e aeração do solo. Ainda podem afetar de maneira significativa a ciclagem de nutrientes, especialmente nos trópicos, uma vez que regulam as populações de microorganismos responsáveis pela decomposição da matéria orgânica (Lavelle *et al.* 1992). Dentre os invertebrados de solo, as formigas são de especial importância para os ecossistemas onde ocorrem, devido a influência que exercem sobre a estrutura físico-química do solo (Petal 1978, Hölldobler & Wilson 1990, Paton *et al.* 1996). Esta influência é, basicamente, resultado direto de duas de suas atividades: a escavação de ninhos e a incorporação direta de matéria orgânica. A primeira pode, potencialmente, alterar a estrutura física do solo, diminuindo sua densidade aparente e aumentando sua porosidade, elevando assim as taxas de aeração e infiltração de água (Malozmova & Komyra 1973, Lockaby & Adams 1985, Cox *et al.* 1992). A segunda pode promover, principalmente, o aumento na concentração e disponibilidade de nutrientes no solo (Pickles 1940, Pokarzhewsky 1981, Culver & Beattie 1983, Carlson & Whitford 1991).

A influência das formigas sobre o solo está, proporcionalmente, relacionada com a

densidade, o tamanho e a profundidade de seus ninhos, e a quantidade de matéria orgânica depositada no seu interior. Dentre as espécies de formigas, as saúvas (*Atta* spp.), exclusivas do novo mundo, certamente são as que exercem a maior influência sobre o solo e a vegetação (Fowler *et al.* 1989) devido ao tamanho de suas colônias (> 50 m²). Cada ninho é constituído de dezenas de cavidades que são destinadas ao cultivo do fungo simbiótico e armazenamento de detritos (restos de fungo, material vegetal, e formigas mortas), estas últimas funcionando como verdadeiras “lixeiros”.

Na região Amazônica, as saúvas são particularmente abundantes em pastagens e campos agrícolas abandonados (Vasconcelos & Cherret 1995) e desempenham um papel importante no processo de sucessão vegetal nestes ambientes (Nepstad *et al.* 1996, 1998, Moutinho, 1998, Vasconcelos & Cherret 1998). Especialmente a saúva *Atta sexdens*, uma espécie comum na região, pode representar uma barreira à sucessão florestal nas áreas de pastagens abandonadas, pois remove e destrói sementes e plântulas (Nepstad *et al.* 1991, 1996, 1998) de árvores. No entanto, os efeitos dos ninhos das saúvas sobre o solo e as conseqüências para a recuperação da vegetação, não somente em pastagens abandonadas, mas em qualquer sistema que ocorram, ainda são pouco conhecidos.

Alguns autores, contudo, tem evidenciado a influência das saúvas sobre o solo. Alvarado *et al.* (1981), por exemplo, demonstraram que ninhos de *A. cephalotes* na Costa Rica, podem reduzir a densidade aparente e aumentar a porosidade do solo. Haines (1978, 1995), trabalhando também na Costa Rica, registrou aumentos na concentração de alguns nutrientes (N, P, K, Mg, Ca e P) na área de depósito de detrito de ninhos de *A. colombica*. Mais recentemente, Brener & Silva (1995) também encontraram aumentos significativos de alguns nutrientes no solo de ninhos de *A. laevigata* na Venezuela. Contudo, com exceção de Alvarado *et al.* (1991), que não realizaram medidas de concentração de nutrientes, os outros dois estudos avaliaram o efeito químico dos ninhos de *Atta* somente sobre os primeiros centímetros de solo. Além disto, somente Haines (1978, 1995) relacionou as mudanças no solo provocadas pelas saúvas com as respostas da vegetação,

identificando um aumento da biomassa de raízes nas áreas de acúmulo de detritos.

Como hipótese, se a influência das saúvas sobre o solo e a vegetação envolve diferentes mecanismos interativos (Figura 3.1), como citado anteriormente, os principais efeitos das saúvas sobre o solo são resultados diretos da escavação de seus ninhos e da incorporação da matéria orgânica no solo, através do corte de folhas, as quais são posteriormente armazenadas em cavidades subterrâneas. A consequência principal do corte de folhas é a diminuição da área foliar disponível para fotossíntese o que, por sua vez, reduz o crescimento vegetal (i.e. uma barreira a sucessão florestal). Por outro lado, a escavação e a incorporação de matéria orgânica (folhas) no solo, resulta, por intermédio dos processos de decomposição, na agregação de partículas do solo, no aumento da mineralização e, por conseguinte, da fertilidade do solo. A agregação de partículas do solo reflete ainda a diminuição de sua resistência à penetração, da densidade aparente e no aumento da porosidade. Os solos com maior proporção de macroporosos são capazes de armazenar uma maior quantidade de água proveniente da chuva. Os aumentos previstos em fertilidade, porosidade e na capacidade de armazenar água no solo deve resultar em uma maior proliferação de raízes no solo sob efeito dos ninhos, levando a uma maior captura de água e nutrientes pelas plantas, com efeitos positivos sobre o crescimento vegetal.

Várias das relações propostas na Figura 3.1, foram estudadas neste Capítulo. De forma geral, foi avaliado a influência dos ninhos da saúva *Atta sexdens* sobre as características físico-químicas do solo de pastagens abandonadas da Amazônia. Ainda determinou-se as consequências desta influência para a sucessão florestal nestes ambientes (veja Capítulo II para detalhes sobre as áreas de estudo). Esta é a primeira vez que se investiga a influência dos ninhos de uma espécie de formiga cortadeira sobre vários aspectos do solo profundo (100-300 cm).

A influência dos ninhos sobre as características físicas do solo foi determinada, medindo-se a textura, porosidade, resistência à penetração e densidade aparente. Em

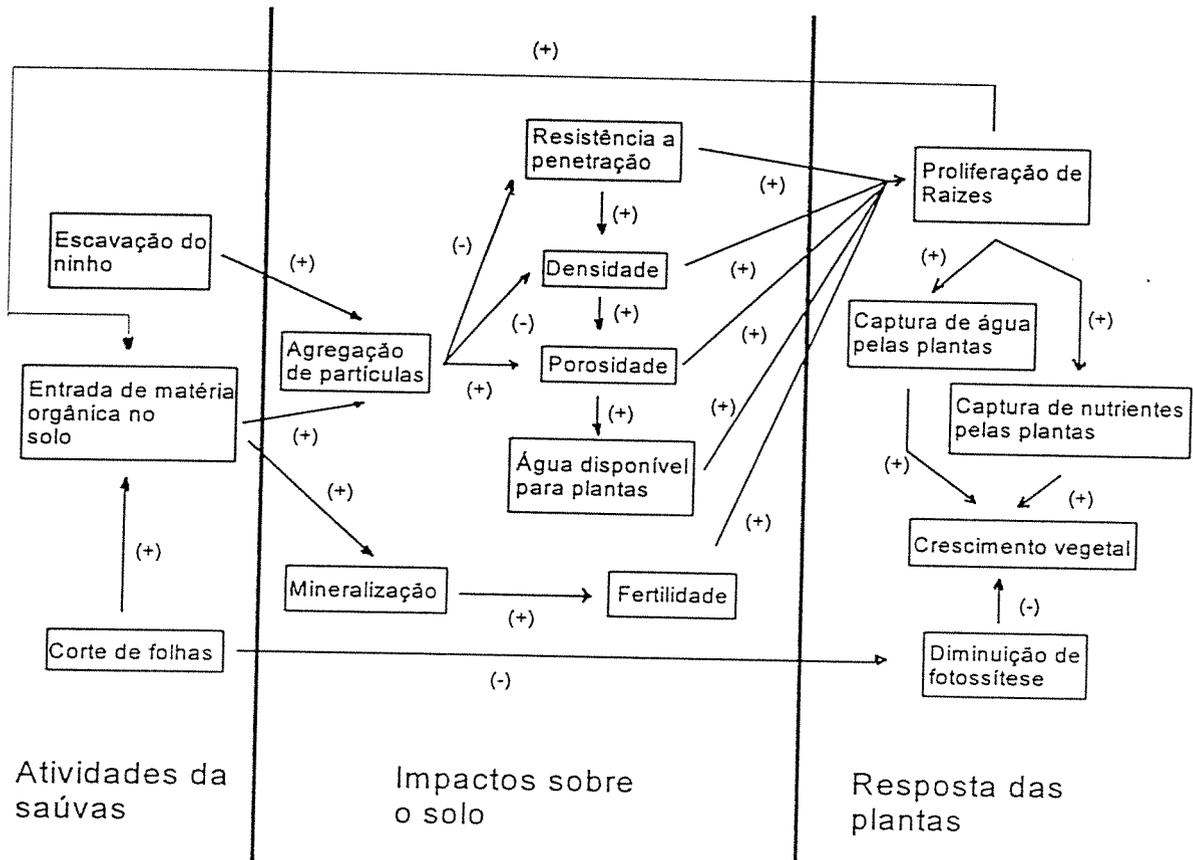


Figura 3.1. Diagrama ilustrando as hipótese sobre os efeitos de *Atta sexdens* sobre solo e plantas de áreas de florestas secundárias na Amazônia. As setas indicam a direção da seqüência de eventos e o sinais os efeitos positivos (+) ou negativos (-) de um evento sobre o outro.

termos químicos, foram quantificados as concentrações (em $\mu\text{g g}^{-1}$) e os estoques (kg m^{-2}) de nitrogênio (N) e o carbono (C) totais, e cálcio (Ca), magnésio (Mg), fósforo (P), potássio (K) e nitrato (NO_3^-) disponíveis. Uma avaliação adicional dos efeitos dos ninhos sobre os ciclos de N e C, foi obtida através de medidas da emissão de gases traços, tais como óxido nitroso (N_2O), óxido nítrico (NO) e também de gás carbônico (CO_2). Especialmente, CO_2 , e N_2O tem sido considerados importantes para o processo de aquecimento global e, no caso de NO, afeta a química do ozônio na troposfera (Crutzen 1979). Já N_2O destrói o ozônio estratosférico (Cicerone 1987).

O efeito dos ninhos sobre aspectos hidrológicos do solo também foi avaliado, através de medidas do volume de água armazenado do solo e da quantidade de água disponível para plantas. Além disto, foi verificado se os ninhos promovem redução ou aumento no estresse hídrico sofrido por uma espécie dominante de árvore, *Banara guienensis*, em uma das áreas de estudo (Fazenda Vitória). As possíveis respostas da floresta secundária à presença dos ninhos de *A. sexdens*, foram checadas monitorando-se o crescimento da vegetação estabelecida à diferentes distâncias dos ninhos. Ainda, a influência da matéria orgânica armazenada pelas saúvas dentro de cavidades subterrâneas de detritos sobre o crescimento vegetal foi medida através de bioensaios utilizando mudas de *Cecropia* sp. plantadas em vasos.

As seguintes hipóteses foram testadas, as quais estão representadas, em parte, na Figura 3.1.

- Ha. os ninhos de *Atta sexdens* diminuem a resistência à penetração e a densidade aparente do solo, aumentando sua porosidade e alterando sua textura;
- Hb. *Atta sexdens* aumenta a concentração e o estoque de nutrientes disponíveis para as plantas no solo sob a influência de seus ninhos;

- Hc. o fluxo de NO e/ou N₂O (derivados dos processos de nitrificação e denitrificação) sobre os ninhos será maior, se comparado ao fluxo do solo sem efeito das formigas;
- Hd o fluxo de CO₂ (g m⁻² h⁻¹) sobre os ninhos será maior, se comparado ao fluxo do solo sem efeito das formigas;
- He. *Atta sexdens* aumenta a capacidade do solo em armazenar água;
- Hf. *Atta sexdens* facilita o crescimento de raízes finas e grossas resultando no aumento da biomassa destas estruturas no solo sob efeito de seus ninhos;
- Hg. as árvores estabelecidas sobre ou ao redor dos ninhos de *Atta sexdens* apresentam taxas maiores de crescimento vegetal e menor estresse hídrico se comparadas àquelas estabelecidas em áreas distantes;

MÉTODOS

Escavações dos ninhos de Atta sexdens

As possíveis alterações do solo e da vegetação provocadas por *Atta sexdens*, foram avaliadas comparando-se áreas com e sem a influência de seus ninhos. O acesso subterrâneo aos ninhos foi conseguido através da abertura de um poço (0.8 m larg. x 1.80 compr. x 3-4 m prof.) no centro (geralmente o ponto mais alto) do murundu. Os poços foram perfurados manualmente, utilizando-se pás e cavadores de metal. Para cada poço aberto sobre um ninho, um poço correspondente foi escavado em uma área distante cerca de 15 metros, a partir da borda do murundu (Figura 3.2), em uma direção determinada de forma aleatória. Para manter consistência ao longo do texto, estas áreas foram denominadas *áreas adjacentes* aos ninhos. A perfuração de cada poço consumiu, em média, 25 horas por homem em atividade de escavação, com dois homens desempenhando esta atividade. A escavação do solo profundo (> 1 m) foi realizada com o auxílio de um balde suspenso por uma corda atada a uma roldana, a qual permaneceu fixada a um cavalete a cerca de dois metros de altura.

Para o teste das hipóteses (Ha - Hd), foram medidos, nos intervalos de profundidade de 0-10, 10-50, 50-100, 100-200, 200-300, 300-400 cm, diversos parâmetros da vegetação e físico-químicos do solo entre as áreas com e sem a influência dos ninhos. Uma descrição dos parâmetros avaliados e da metodologia empregada é fornecida abaixo.

Estrutura interna dos ninhos

A possível influência que *A. sexdens* exerce sobre a estrutura e funcionamento da floresta secundária, depende não somente da densidade e do tamanho de seus ninhos, mas

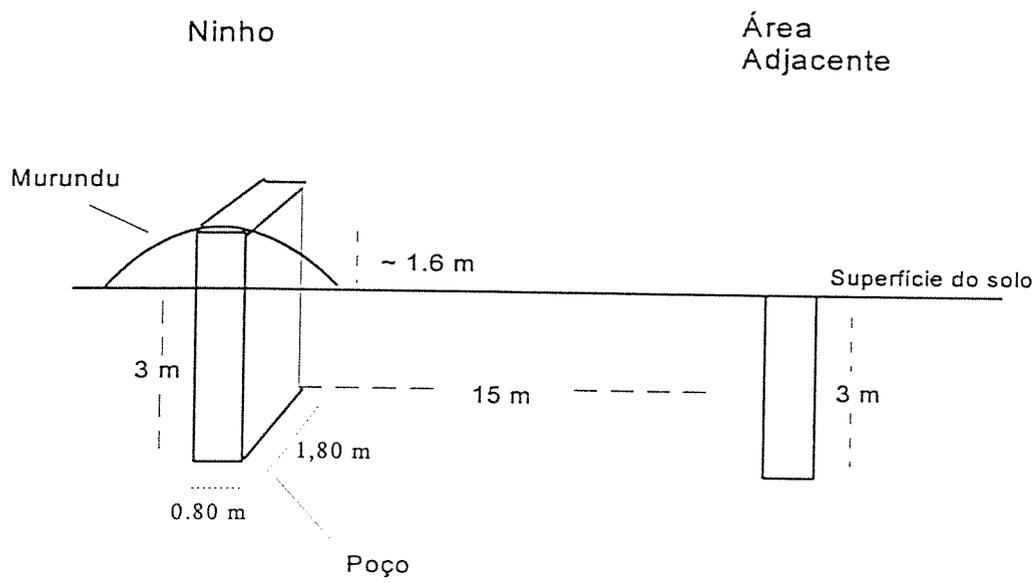


Figura 3.2. Desenho esquemático sobre a metodologia empregada na escavação dos poços nos ninhos e nas suas respectivas áreas adjacentes.

também das variações na sua estrutura interna. Os ninhos de saúvas podem variar na quantidade, tamanho e profundidade das cavidades subterrâneas destinadas ao cultivo do fungo ou armazenamento de detritos. Esta variação é uma função da idade das colônias e da qualidade do recurso disponível (espécies vegetais para corte e habitats). Assim, a estrutura interna dos ninhos (somente na Fazenda Vitória) foi determinada através de uma descrição das cavidades subterrâneas expostas nas quatro paredes dos poços durante a escavação. Para cada cavidade, mediu-se a área que ocupava nas paredes dos poços, a profundidade em que ocorreu e o tipo, classificada pelo seu conteúdo (vazia ou preenchida com fungo, terra ou detrito). Para cada ninho, foi obtida a percentagem da área total ocupado pelas cavidades. Esta área foi considerada como uma medida indireta do volume de solo ocupado pelas cavidades. Contudo, nem sempre as cavidades ocorreram na região central do murundu, mas sim em áreas periféricas a estes (obs. pes.). Isto tornou difícil avaliar se as medidas de volume de solo ocupado pelas cavidades foram super ou subestimadas.

Análise física do solo

Uma maneira direta de verificar as possíveis alterações físicas (H_a) no solo sob o efeito dos ninhos de *A. sexdens* é analisar as mudanças em textura. A textura (proporção de areia, silte e argila presentes no solo) está relacionada com a capacidade de difusão de fluídos e gases através do solo. A sua caracterização foi realizada a partir de quatro amostras retiradas nas profundidades 10, 50, 100 e 200 cm (e outras duas no murundu) em um poço perfurado em apenas um ninho na Fazenda Vitória. As amostras foram submetidas a análise mecânica por técnicos do Laboratório de Solos da EMBRAPA-CPATU, Belém, PA para a determinação da textura. Para o teste parcial da hipótese H_a , os resultados obtidos para o solo do ninho foram comparados com outros obtidos para o solo de uma área de floresta primária, adjacente à área de estudo.

A resistência à penetração (i.e. a capacidade de ceder a pressão) e a densidade aparente do solo (peso seco do solo para um dado volume), são dois parâmetros físicos susceptíveis as mudanças provocadas pela escavação de cavidades subterrâneas realizada por *A. sexdens* durante a construção dos ninhos e pela decomposição da matéria orgânica depositada nas cavidades subterrâneas (Figura 3.1). A hipótese de que *A. sexdens* diminui a resistência do solo à penetração (H_a) foi verificada comparando-se este parâmetro ao longo do perfil de profundidade entre os poços abertos sobre cinco ninhos e nas respectivas áreas adjacentes. Cinco medidas da resistência foram obtidas com um penetrômetro Eijelkamp®, para cada intervalo de profundidade durante a escavação de cada poço. Este aparelho registra a pressão (kg cm^{-2}) necessária para que uma haste de metal, com uma ponteira de área conhecida, seja introduzida no solo. Para reduzir os efeitos da umidade do solo sobre as medidas de resistência, o solo foi saturado com água, utilizando-se um borrifador, antes de cada registro.

A possível redução da densidade aparente (p_b) decorrente da atividades das formigas (H_a , em parte) foi avaliada tomando-se quatro amostras de 100 cm^3 de solo, por intervalo de profundidade. As amostras foram retiradas com o auxílio de um saca terra e foram secadas em estufa convencional à temperatura constante de $60 \text{ }^\circ\text{C}$, por no mínimo 48 horas. Em seguida registrou-se o peso seco de cada uma. Os valores obtidos foram então divididos pelo volume de solo amostrado (100 cm^3) e o valor da densidade foi expresso em $\text{g solo}_{\text{seco}} \text{ cm}^{-3}$. As medidas de densidade foram realizadas apenas em um ninho na Fazenda Vitória e os resultados foram comparados com valores de densidade obtidos para o solo das áreas de floresta primária e pastagem adjacentes a área de estudo.

A porosidade total (f), um índice relativo ao volume de solo ocupado por poros e que está relacionado com a difusão de gases e fluídos, foi determinada para o solo dos ninhos e áreas adjacentes. A porosidade total, por intervalo de profundidade, foi estabelecida através da equação:

$$f = (p_s - p_b) / p_s, \quad (\text{eq. 1})$$

onde p_s é a densidade (g cm^{-3}) de partículas do solo e p_b a densidade aparente do solo (g cm^{-3}). Para o solo da Fazenda Vitória p_s é cerca de $2,5 \text{ g cm}^{-3}$ para o intervalo de 0-10 cm e $2,6 \text{ g cm}^{-3}$ para os demais intervalos (Verchot, com. pes.). A p_b foi determinada como descrito anteriormente. Os valores de microporosidade foram obtidos a partir das curvas de retenção de água obtidas a partir de análises realizadas no Laboratório de Solos da EMBRAPA-CPATU. As curvas indicam quanta água é retida no solo a cada redução sucessiva no potencial de capilaridade (“matric potential”). O método para obter-se as curvas consiste em amostragem de solo em cilindros de metal, que são saturados com água e, posteriormente, acomodados sobre placas de pressão (“tension plates”). As amostras de solo dentro dos cilindros ficam em contato estreito com a superfície da placa, a partir da qual é exercida uma tensão (redução do potencial de água) de algumas atmosferas (-0.06, -0.10, -0.30, -1.0, -1.5 MPa). A microporosidade foi obtida para uma tensão equivalente a -0.06 MPa (Maklouf com.pes.). Finalmente, a macroporosidade foi calculada pela diferença entre a porosidade total e a microporosidade. Assim como a textura e a densidade aparente, a porosidade foi medida apenas em um ninho na Fazenda Vitória.

Análise química do solo

Para avaliar os impactos de *A. sexdens* sobre a composição química do solo (Hb), foi comparada a percentagem de N e C e a disponibilidade de (Ca, Mg, K, P e NO_3^-) entre amostras coletadas em solo de três ninhos com aquelas obtidas de suas respectivas áreas adjacentes. As amostras foram realizadas apenas na Fazenda Vitória.

Cinco amostras (ca. 150-200 g de solo/amostra) de solo intacto (isto é, aquele fora das cavidades subterrâneas), por intervalo de profundidade, foram retiradas dos poços

escavados (36 amostras por poço) nos ninhos e nas áreas adjacentes (Figura 3.2), utilizando-se anéis vazados de metal (5 cm diâmetro por 3 cm altura). A cada nova série de amostragem, os anéis foram lavados em água de poço artesiano, para evitar contaminação entre amostras retiradas de profundidades diferentes. O material orgânico estocado nas cavidades de detritos subterrâneas dos ninhos também foi amostrado (2-5 amostras/cavidade). A preparação das amostras para análise química constou, inicialmente, de secagem do solo em estufa à 60 ° C, por no mínimo de 24 horas. Após a secagem, estas foram trituradas manualmente em pilão até que ficassem com aspecto de pó fino. Cada uma foi, então, acondicionada em sacos plásticos numerados, os quais foram armazenadas em caixas plásticas com fecho hermético. Todas as amostras foram enviadas para análise nos Laboratórios de Geoquímica e de Ecologia da Universidade de Brasília (UnB) . As amostras foram submetidas à métodos de extração e análise sugeridos por Van Raijet *et al.* (1994) e descritos no Boletim Técnico da EMBRAPA (1979).

Os valores do pH do solo em água e em KCl 1 M, foram determinados a partir de uma suspensão de solo:solução de 1:25. Os elementos P e K trocáveis (i.e. disponíveis para absorção pelas plantas) foram extraídos com solução de Melich 1 (5 g de solo:50 ml de solução). A solução foi constituída de ácidos extratores (HCl, 0.05 N e H₂SO₄, 0.025 N). Em um erlenmeyer de 125 ml, 5 g de solo foram adicionados em 50 ml de solução. Em seguida a solução foi agitada por 5 minutos em agitador mecânico. Já Ca e Mg trocáveis, foram extraídos em solução de KCl 1 M (5g de solo:50 ml solução). As concentrações em ppm (partes por milhão, ou $\mu\text{g}_{\text{elemento}} \text{g}^{-1}_{\text{solo}}$) de Ca, Mg e P disponíveis foram determinadas utilizando um LAN-ICP-MS (Nebulização por Ablação Laser-Plasma de Indução Acoplado-Espectrômetro de Massa) que representa uma incorporação de três técnicas em um só equipamento. Este aparelho tem sido freqüentemente utilizado para a análise tanto de material geológico como biológico (Durrant 1992). Para a determinação da concentração de K foi utilizada a técnica de Absorção Atômica, a qual

basea-se na excitação de átomos para um estado de energia mais elevado (absorção atômica) e no registro da radiação liberada quando este átomo volta ao seu estado estável (emissão) (Prince 1979). O C total, uma medida direta da concentração de matéria orgânica no solo, foi obtido por combustão em um forno com uma atmosfera de oxigênio (gás carreador) onde o carbono é oxidado a CO₂. Após a remoção da umidade e poeira, o CO₂ foi quantificado por um detector infravermelho dentro de um analisador da marca Leco® (modelo CR-12). O N total foi determinado pelo método de Kjeldahl. O princípio do método envolve a digestão da amostra com ácido sulfúrico (como mistura catalisadora) e desta forma, todo o nitrogênio é transformado em amônia. A amônia foi destilada e quantificada através de uma titulação com uma solução de ácido clorídrico. Os valores de C e N foram expressos em percentagem.

Finalmente, a disponibilidade de nitrato (NO₃⁻) foi determinada a partir de amostras de solo úmido das quais foi extraído, inicialmente, o N inorgânico (15 g de solo úmido) utilizando uma solução de 100 ml de KCl 2 M. Esta solução foi então agitada em um agitador orbital durante uma hora. Em seguida permaneceu em descanso por 12 horas. Após este período, pipetou-se 20 ml do sobrenadante o qual foi transferido para frascos que permaneceram sob congelamento para análise posterior. Todo o processo de extração foi realizado por técnicos do laboratório do Convênio IPAM/WHRC/UFPa em Belém. Os extratos foram em seguida enviados à um Laboratório de solos em Porto Rico, para determinação da concentração de NO₃⁻ em um autoanalisador Alpkem®. O processo utilizado foi o de Griess-Illovey modificado para a determinação de NO₃⁻-N (Bundy & Meisinger 1994).

Os valores das concentrações ($\mu\text{g}_{\text{elemento}} \text{g}_{\text{solo}}^{-1}$) de cada um dos elementos químicos, determinados a partir das amostras de solo e das cavidades de detritos, foram utilizados para o cálculo do inventário (estoque) dos nutrientes disponíveis ($\text{kg}_{\text{elemento}} \text{ha}^{-1}$) no solo com e sem a influência dos ninhos. A concentração em si, não é um indicador parcial da quantidade total (estoque) de um determinado elemento no solo, um vez que não leva em

consideração a densidade aparente (g cm^{-3}) e a profundidade do solo. Assim, os estoques de nutrientes, expresso em kg ha^{-1} , de cada macronutriente, para cada intervalo de profundidade nos poços escavados, foi obtido através da equação:

$$X \mu_{\text{g}_{\text{Ca,Mg,P ou K}}/\text{g}_{\text{solo}}} \cdot Y_{\text{g}_{\text{solo}}/\text{cm}^3} \cdot Z \text{ cm} = X \cdot Y \cdot Z \mu_{\text{g}_{\text{Ca,Mg,P, K}}/\text{cm}^2} \quad (\text{eq. 2})$$

O X representa o valor da concentração do elemento no solo (em ppm), Y é o valor da densidade do solo e Z o intervalo de profundidade. Já o valor do estoque de C e N (concentração expressa em %) foi obtido pela seguinte equação:

$$X \cdot 10^{-2} \text{ g}_{\text{C ou N}}/\text{g}_{\text{solo}} \cdot Y_{\text{g}_{\text{solo}}/\text{cm}^3} \cdot Z \text{ cm} = X \cdot Y \cdot Z \text{ g}_{\text{Ca ou N}}/\text{cm}^2 \quad (\text{eq. 3}).$$

Ao contrário das áreas adjacentes, o inventário dos nutrientes disponíveis no solo dos ninhos é resultado da soma do estoque contido no solo e nas cavidades subterrâneas de detritos. Para chegar-se ao valor total de nutrientes disponíveis no solo do ninho (solo+cavidades), os valores obtidos nas equações 2 e 3 foram multiplicados pela área do ninho (Capítulo II, Tabela 2.2), pela concentração dos nutrientes disponíveis no material das cavidades de detrito e pelo volume total ocupado por estas cavidades. A equação abaixo demonstra este cálculo:

$$[X \cdot Y \cdot Z \mu_{\text{g}_{\text{Ca,Mg,P, K}}/\text{cm}^2} \cdot \text{Área do ninho (cm}^2)] \cdot [1 - \text{Vol.}_{\text{cavidade}}/\text{Vol.}_{\text{total escavado}}] + [X \mu_{\text{g}_{\text{Ca,Mg,P, K}}/\text{cm}^3} \cdot \text{Vol. total}_{\text{cavidade}} (\text{cm}^3)] = \mu_{\text{g}_{\text{Ca,Mg,P, K}}} \text{ Total no ninho.} \quad (\text{eq. 4}).$$

O primeiro elemento entre colchetes da equação 4 determina a quantidade total de nutrientes no solo sob influência do ninho do qual descontou-se o volume do solo ocupado pelas cavidades subterrâneas (segundo elemento entre colchetes) o qual é somado a quantidade de nutrientes contido nas cavidades, já multiplicado pela densidade

do detrito (terceiro elemento). O valor total obtido para cada ninho foi então dividido pela respectiva área, resultando em valores expressos em $\mu\text{g cm}^{-2}$, que foram convertidos para kg ha^{-1} .

Um teste adicional da hipótese de que ninhos de *A. sexdens* alteram as características biogeoquímicas do solo onde ocorrem, foi realizada medindo a emissão de gás carbônico (CO_2), óxido nítrico (NO) e óxido nitroso (N_2O) como medidas extras da disponibilidade e dinâmica de N e C no solo com e sem a influência dos ninhos. Mais especificamente, testou-se a hipótese de que o ninho altera os processos de ciclagem do carbono e nitrogênio aumentando a emissão destes gases do solo sob seu efeito (Hc e Hd). As medidas dos gases foram realizadas em apenas um ninho na Fazenda Vitória.

As possíveis diferenças nos fluxos dos gases entre as áreas com e sem efeito dos ninhos, foram determinadas utilizando-se câmaras (Davidson *et al.* 1991, Davidson & Trumbore 1995) de amostragem de gases, distribuídas sobre o ninho (murundu) e na área adjacente. As câmaras foram distribuídas sobre o solo, ao longo de transecções (8 câmaras por transecção e 4 transecções por ninho) que partiram do centro do ninho, inicialmente em intervalos de dois metros (1-7 metros; murundu) e posteriormente em intervalos de 5 m (a partir de 17 m do centro do ninho) (Figura 3.3). Nove câmaras adicionais foram colocadas diretamente sobre os canais secundários de saída do ninho (“olheiros”), a fim de se avaliar as emissões provenientes diretamente das cavidades de fungo e detritos subterrâneas. As câmaras de amostragem foram confeccionadas com tubos de PVC (20 cm de diâmetro) cortados em anéis de 10 cm de altura. Uma das bordas de cada câmara foi desgastada, utilizando-se uma lima comum, para facilitar a fixação dos anéis no solo (2 cm de profundidade). Cada uma recebeu uma tampa, também de PVC, de modo que o seu interior ficasse perfeitamente isolado do meio externo. No topo das tampas e atravessando-as, foram instalados um par de pequenos tubos de aço inox (10 cm comprimento por 3.2 cm de diâmetro). A extremidade externa de um dos tubos

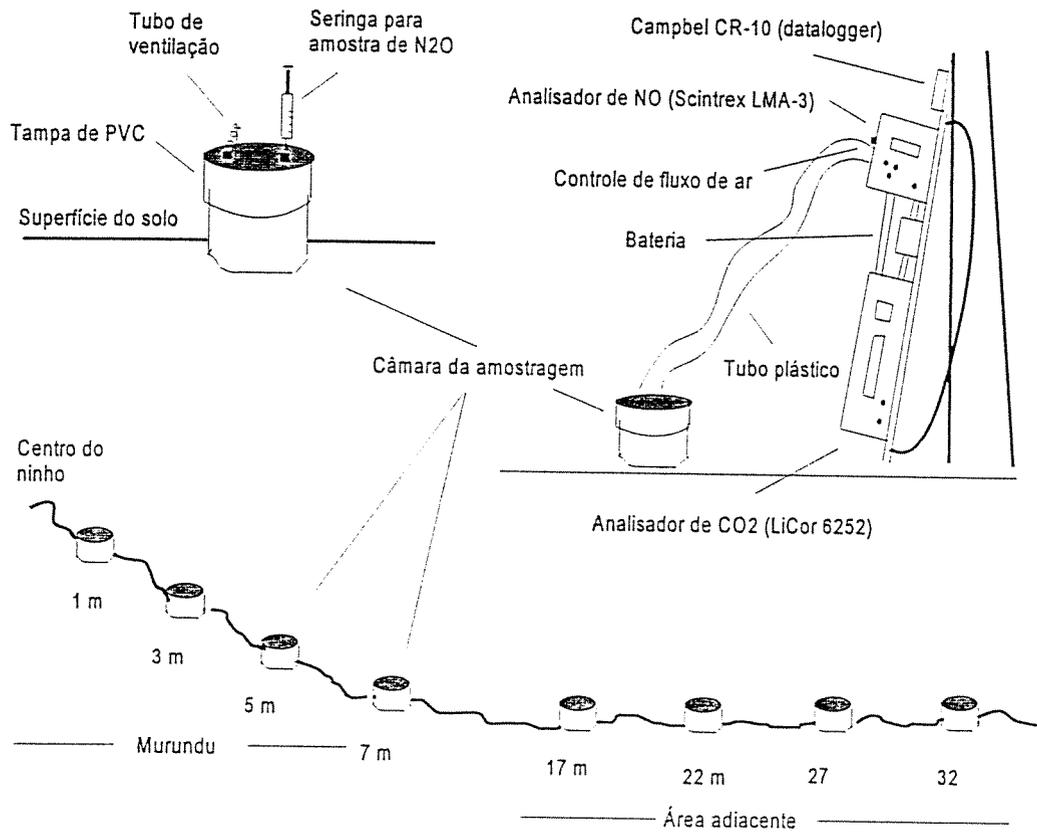


Figura 3.3. Desenho esquemático mostrando o padrão de distribuição das câmaras de amostragens de gases sobre um ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória, detalhes da câmara de amostragem de gases (canto esquerdo superior) e os equipamentos utilizados para amostras de CO₂ e NO (canto direito superior). Desenhos fora de escala.

foi adaptada a uma pequena peça de borracha envolvida por um anel metálico. O outro tubo funcionou como uma válvula para aliviar a pressão dentro das câmaras. A Figura 3.3 mostra, em detalhes, a estrutura da câmaras utilizadas nas amostras de gases do solo.

Uma vez que os anéis de PVC foram fixados no solo, cada um recebeu sua respectiva tampa. Antes porém, retirou-se qualquer plântula viva do interior dos anéis. Após 24 h, as amostras de N_2O foram retiradas com o auxílio de seringas (20 ml) introduzidas nos tubos de aço (Figura 3.3). A peça de borracha na ponta do tubo cumpriu o papel de evitar o escape dos gases da câmara durante a amostragem com as seringas. A primeira amostra foi realizada cinco minutos após cada câmara ter sido fechada e então a cada 10 minutos por um intervalo de 30 minutos, totalizando quatro amostras. O fluxo foi calculados a partir de uma regressão linear da concentração de N_2O de cada amostra com o seu respectivo tempo de amostragem (0,5-30 min.). As amostras de gás ficaram estocadas nas seringas por cerca de 24 horas antes das determinações das concentrações serem iniciadas. Amostras de N_2O de concentração conhecida (padrão) foi também retirada em condição de campo e analisada do mesmo modo que as demais. O gás aprisionado nas seringas foi então analisado em cromatógrafo de gás equipado com um captador/detector de elétrons mantido em uma sala sob ar refrigerado. Os resultados gerados pelo cromatógrafo foram armazenados em um computador para análise posterior das concentrações utilizando-se um programa específico. As medidas do fluxo de NO e CO_2 foram obtidas em campo usando o mesmo desenho para distribuição de câmaras de amostragem descrito na Figura 3.3. Um aparelho (Analisador Scintrex[®] LMA-3), capaz de detectar a intensidade de luz resultante de reações quimioluminescentes, foi utilizado para determinar a concentração de NO (Figura 3.3). Uma pequena bomba elétrica, produziu um fluxo de ar entre a câmara acondicionada sobre o solo e o interior do aparelho. Uma vez dentro do equipamento, o NO foi convertido à N_2O , através de uma reação com CrO_3 . Então o N_2O , em contato com uma substância química chamada Luminol, produziu uma reação quimioluminescente. Quanto maior foi a concentração do

gás, maior a intensidade de luz gerada pela reação que é captada pelo aparelho. Um registrador automático de dados (“datalogger”), armazenou os valores das medidas de concentração de NO a cada 5 segundos e o fluxo foi calculado pela regressão linear entre a concentração do gás dentro da câmara e o tempo (entre 1 e 5 minutos após o início das medidas). Os fluxos de N₂O e NO foram expressos em g cm⁻² h⁻¹.

O fluxo de CO₂, foi quantificado por um analisador de CO₂, LiCor® (modelo LI-6252), como utilizado por Davidson & Trumbore (1995) (Figura 3.3). O LI-6252 é um analisador de CO₂ baseado nas diferenças de absorção da radiação infravermelha pelo gás carbônico, entre duas câmaras. A primeira câmara (de referência) permanece vazia e a segunda (da amostra) é preenchida pelo CO₂ capturado do solo. Uma pequena bomba elétrica promoveu o fluxo de ar entre a câmara colocada sobre o solo e o LiCor. Antes de cada visita ao campo para medidas, o LiCor foi calibrado. Antes de uma nova medida, a tampa da câmara de amostragem foi mandida suspensa no ar a um metro do chão, para que o CO₂ da amostra anterior fosse eliminado. O fluxo de CO₂ foi obtido pela regressão entre as concentrações dentro da câmara e o tempo entre amostras.

Uma medida por câmara do fluxo de todos os gases foi realizada nos meses de agosto e novembro de 1995 e fevereiro e maio de 1996. As amostras ou medidas de fluxo de todos os gases foram realizadas, sempre que possível, no mesmo dia. Uma avaliação da variação na emissão diária de gases provenientes dos olheiros dos ninhos foi realizada medindo-se o fluxo às 4, 10, 16 e 20 h.

Volume de água no solo

As eventuais mudanças na estrutura física do solo (textura, densidade e quantidade de macroporos) e a previsão de aumento na densidade de raízes (He) determinadas pelos ninhos de *A. sexdens*, podem influenciar o volume de água no solo (*VAS*) e a água disponível para plantas (*ADP*), modificando as relações água-planta (Hc em parte). O

VAS será maior na área do ninho, se o solo possuir maior porosidade, uma vez que existe mais espaço livre entre as partículas de solo para ser ocupado pela água. Por outro lado, será reduzida se houver relativamente uma maior concentração de raízes (maior retirada de água) no solo e dentro das cavidades subterrâneas (especialmente as de detritos) dos ninhos e também pela presença de canais (túneis construídos pelas formigas), que podem promover uma drenagem rápida da água.

Este estudo foi realizado em cinco ninhos e respectivas áreas adjacentes na Fazenda Vitória. O *VAS* foi medido, utilizando um aparelho de TDR (do inglês "time domain reflectometry", Topp et al. 1980). O princípio de funcionamento do TDR baseia-se na emissão de ondas de rádio ("cable tester") através de duas hastes paralelas de inox (sensores), que são introduzidas no solo. A velocidade v , com que a onda viaja pela haste é altamente dependente da capacidade específica de indução (indutância), k' , do solo, que está intimamente relacionada ao volume de água armazenado no seu interior (Topp et al. 1980, Herkelrath 1991). Estas relações podem ser descritas pelas equações abaixo:

$$v = 2 L/t \quad (\text{eq. 5})$$

onde L representa o comprimento do sensor e t o tempo de chegada de uma reflexão (tempo do TDR) do início da haste (superfície do solo) até o seu final (Herkelrath 1991). O valor de k' é obtido, então, pela equação abaixo:

$$k' = (c/v)^2 \quad (\text{eq. 6})$$

onde c é a velocidade da luz no vácuo. Através de curvas de calibração (Topp et al. 1985, Jipp et al. 1998), construídas pela relação entre valores de v e volumes conhecidos de

água no solo, pode-se chegar ao VAS a partir dos valores de ν obtidos no campo com o aparelho de TDR. As ondas foram emitidas por um “cable tester” Tektronix[®] (modelo 1502b) conectado aos sensores. Os dados obtidos foram transferidos diretamente para um computador portátil. Um programa de computador em Turbo Basic foi utilizado para determinar k' a partir das medidas de ν (Jipp *et al.* 1998). A calibração do aparelho (relação entre ν e o volume conhecido de água no solo) foi realizada seguindo-se a curva obtida por Jipp *et al.* (1998), a qual foi determinada para o solo da Fazenda Vitória em diferentes profundidades. Esta curva difere da curva de calibração original para TDR, sugerida por Topp & Davis (1985), principalmente para valores de ν tomados na superfície do solo e em profundidade (aprox. 9 m) (Jipp *et al.* 1998).

Três sensores (cada um composto de um par de hastes metálicas) foram instalados em cada poço escavado sobre os ninhos e nas áreas adjacentes a estes, nas profundidade 30, 50, 100 e 200 cm. Dois sensores adicionais foram instalados nos murundus nas profundidade de 30 e 50 cm a partir de sua superfície (Figura 3.4). Para evitar interferência da umidade retida na parede do poço sobre as medidas do TDR, os sensores instalados nas profundidades de 50, 100 e 200 cm, foram introduzidos no interior de canais horizontais (20 cm diâmetro por um metro de comprimento) escavados com o auxílio de um saca terra (Figura 3.4). As medidas do volume de água em cada poço, foram efetuadas mensalmente entre os meses de agosto de 1995 e setembro de 1996.

O VAS obtido das medidas de TDR foram utilizados para o cálculo da quantidade de água disponível para plantas (ADP_p) na profundidade p . Convencionalmente, a quantidade de água máxima disponível para as plantas (ADP_{max}) é obtida pela diferença entre o VAS_{min} e o volume de água na capacidade de campo (VAS_{cc}). VAS_{min} pode ser definido como o volume de água mínimo no solo ou no “ponto de murchamento das folhas”. Nesta condição a água fica aderida as partículas do solo com uma tensão suficientemente elevada que não pode ser absorvida pelas raízes. VAS_{cc} por sua vez,

representa a capacidade máxima do solo armazenar água, sem perdê-la via drenagem. Este cálculo é representado abaixo:

$$ADP_{max} = (VAS_{cc} - VAS_{min}). \quad (\text{eq. 7})$$

Neste caso tanto, VAS_{cc} e VAS_{min} são obtidos a partir de curvas de retenção de água no solo (Topp *et al.* 1993) pelo método descrito anteriormente para medidas de porosidade (pag. 24). VAS_{min} é estimado como o volume de água retido no solo sob uma pressão de 1.5 Mpa. O ADP_{max} estabelecida para o solo de um ninho na Fazenda Vitória foi então comparada com aquela obtida do solo da floresta primária adjacente à área de floresta secundária.

A variação na quantidade de água disponível no solo (ADP) dos ninhos e das áreas adjacentes em profundidades (p) diferentes (ADP_p), ao longo das estações de chuva e seca, foi estimada a partir dos dados de sensores de TDR. Para que fosse possível a comparação entre a ADP_p no solo do ninho com aquela das áreas adjacentes, utilizou-se a seguinte equação:

$$ADP_p = (VAS_{TDR} - VAS_{minTDR}), \text{ onde} \quad (\text{eq. 8})$$

o VAS_{TDR} é volume de água no solo estabelecido pelas medidas dos sensores de TDR). VAS_{minTDR} , foi determinado pela média dos menores valores a cada medida, por intervalo de profundidade, obtidos de cada um dos sensores de TDR instalados nos ninhos e áreas adjacentes. Optou-se por VAS_{minTDR} e não pelos valores VAS_{min} obtido em laboratório através das curvas de retenção de água, pois os valores de VAS determinados pelo TDR durante a época na Fazenda Vitoria geralmente são muito inferiores àqueles verificado pelas curvas (Jipp *et al.* 1998).

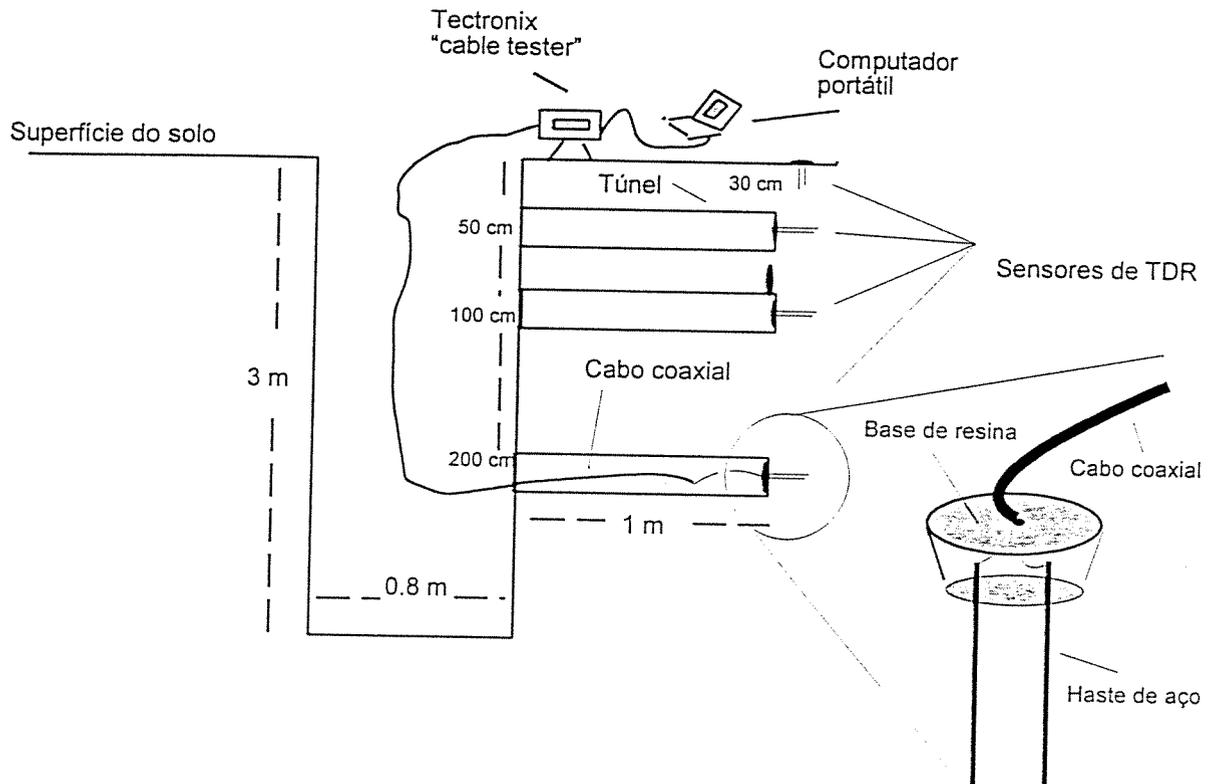


Figura 3.4. Desenho esquemático da metodologia empregada para a instalação de sensores de TDR utilizados para medidas de água volumétrica no solo e detalhes do sensor (canto direito inferior).

Densidade e biomassa de raízes

A hipótese de que formigas alteram as características do solo, estimulando o crescimento de raízes (Hf), foi testada medindo-se a biomassa (peso seco) de raízes grossas (> 2 mm de diâmetro) e a biomassa e a densidade do comprimento (comprimento total por volume de solo) de raízes finas (< 2mm) amostradas durante a perfuração dos poços.

A biomassa de raízes grossas foi obtida de poços escavados em quatro ninhos na Fazenda Vitória e dois ninhos localizados nas áreas próximas à Manaus. As raízes grossas foram coletadas manualmente e agrupadas em lotes por intervalo de profundidade em cada poço amostrado. As amostras foram lavadas em água corrente para a retirada do solo aderido à superfície das raízes. Em seguida, foram secadas ao sol e, posteriormente, mantidas em estufa a 60 °C, até que o peso final de cada lote tivesse se tornado constante (biomassa seca). A partir das amostras coletadas durante a escavação dos poços (somente para Fazenda Vitória), foi feita uma coleção de referência das morfoespécies de raízes. A separação das morfoespécies foi baseada nas características externas como textura, presença de “descamação”, coloração e forma (alongada, ramificada ou espessada em forma de “tubérculos”). Foi possível determinar as espécies de algumas raízes através de comparações com as raízes de espécies vegetais conhecidas. Os dados de biomassa foram expressos, então, por espécie ou morfoespécie de raízes. A coleção de raízes encontra-se depositada no IPAM.

As raízes finas (< 2 mm diâmetro) foram obtidas de amostras retiradas do material estocado nas cavidades de detrito do ninho, do solo intacto adjacente à estas cavidades e do solo das áreas adjacentes. As amostragens foram realizadas em três ninhos na Fazenda Vitória. Quatro amostras de 800 cm³ (~ 1 kg) de solo foram retiradas de cada intervalo de profundidade em cada poço. O mesmo volume por amostra foi retirado do material estocado nas cavidades de detritos. Contudo, o número de amostras coletadas por

cavidade (2-4), variou de acordo com o seu tamanho. Cada amostra foi lavada em água corrente sobre uma malha fina, para remoção do solo aderido às raízes. As raízes (mortas e vivas) foram separadas do material orgânico (macerado de raízes, pequenos animais, etc.) retidos na malha, sob lupa Bauch & Lomb® com um aumento de 10 vezes. Em seguida, as amostras foram secas em estufa (60 °C) por um período máximo de 12 h. Após a secagem, cada uma foi pesada em uma balança eletrônica de precisão. O peso seco de cada amostra foi utilizado para o cálculo da biomassa de raízes finas ($g_{\text{raiz}} \text{ cm}^{-3}_{\text{solo}}$).

A densidade do comprimento total de raízes finas ($\text{cm}_{\text{raiz}} \text{ cm}^{-3}_{\text{solo}}$), foi também calculada, uma vez que esta medida expressa melhor o volume solo ocupado pelas raízes. Para tanto, foram utilizadas as razões de $1,8 \text{ m}_{\text{raiz}} \text{ g}^{-1}_{\text{raiz}}$ (raízes < 1 mm de diâmetro) e $1,5 \text{ m g}^{-1}$ (entre 1 e 2 mm) fornecida por Nepstad (1989) para amostras de raízes realizadas na Fazenda Vitória. Este valores foram multiplicados pelo peso de cada uma das amostras de raízes finas obtidas dos ninhos e áreas adjacentes os quais foram divididos pelo volume de solo amostrado (800 cm^3). Todos os valores foram expressos em $\text{km}_{\text{raiz}} \text{ m}^{-3}_{\text{solo}}$.

Crescimento e estresse hídrico da vegetação

A hipótese de que árvores estabelecidas sobre ou ao redor dos ninhos crescem mais rapidamente (Hg) em comparação àquelas estabelecidas em áreas sem a influência das formigas, foi verificada medindo-se o crescimento de árvores pertencentes a 9 espécies (*Banara guianensis*, *Chameacrista* sp., *Cecropia palmata*, *Rollinia exaucca*, *Pocillanthe effusa*, *Vismia guianensis*, *Zanthoxylum rhoifolia*, *Ocotea grandifolia* e Sardinheira) a intervalos de 6 meses, entre novembro de 1994 e julho de 1996. Para cada árvore (DAP > 2 cm) estabelecida dentro de um raio de 40 m a partir do centro dos ninhos (oito ninhos na Fazenda Vitória), foi realizada uma medida do diâmetro. O valor da

biomassa viva das árvores foi obtido através da relação entre diâmetro (cm) e altura (m), ajustada à equações alométricas estabelecidas por Uhl *et al.* (1988). A taxa total de crescimento em diâmetro de cada árvore foi calculada subtraindo-se os valores obtidos na última medição daqueles registrados na primeira (intervalo de 20 meses). Esta taxa foi então correlacionada com o respectivo valor da distância da árvore ao centro do ninho, para o teste parcial da hipótese Hg.

A existência de influência dos ninhos (Hg. em parte) sobre o estresse hídrico de plantas, foi verificada medindo-se o potencial hídrico de *Banara guianensis*, comum na floresta secundária da Fazenda Vitória, durante o mês de agosto de 1995. Para estas medidas utilizou-se uma bomba de pressão de Scholander (Scholander *et al* 1965), a qual é capaz de medir a tensão ou o potencial de água na da folha (Ψ) que é a tensão sobre a coluna d'água no xilema, um índice com o estresse hídrico sofrido pela planta. O Ψ (expresso em MPa e menor do que zero) descreve a energia da água nas plantas, a qual está relacionada com o trabalho necessário para mover um mole de água de um ponto para outro de um sistema sob a mesma temperatura e pressão (Koide *et al.* 1989). O sistema, no caso das plantas, é composto por solo-planta-atmosfera. A água move-se através deste gradiente, por simples ação de fatores físicos ou osmóticos. No entanto, o valor de Ψ é difícil de ser quantificado pois varia com as taxas de transpiração (quando os estômatos estão abertos), e com a resistência à absorção de água no solo. A taxa de transpiração, por sua vez, está relacionada diretamente com os níveis de insolação recebido pelas folhas. Uma vez interrompida a transpiração, com o fechamento dos estômatos durante a noite, o potencial de pressão do xilema vai gradualmente se aproximando do potencial de água no solo sobre o qual a planta esta estabelecida. Esta aproximação é máxima momentos antes do amanhecer. É neste momento que se pode obter medidas de Ψ que reflitam o estresse hídrico sofrido pela planta, o chamado "potencial hídrico basal" ("pre-dawn leaf water potential"). Assim, todas as medidas sobre as árvores de *B. guianensis* foram realizadas uma hora antes do amanhecer. Para

obter os valores de Ψ para cada árvore, foi utilizada uma bomba de pressão PMS (modelo 650), a qual consiste de um cilindro oco e hermeticamente fechado dentro do qual é possível exercer uma pressão de várias atmosferas. Uma única abertura (pequeno orifício) existe na parte superior (tampa) da bomba.

Um total de três ramos, contendo um número variado de folhas, foram cortados de cada árvore. Em seguida, um a um e sucessivamente, foram colocados dentro da câmara de pressão com a haste do ramo introduzida no orifício da tampa. Desta forma, as folhas ficaram aprisionadas dentro do cilindro de pressão e somente a extremidade do ramo ficou externa. Em seguida, a bomba foi acionada e através de um manômetro, foi possível saber o aumento gradual do número de atmosferas que estava sendo exercido sobre as folhas. O aumento de pressão foi interrompido quando observou-se, no ápice do ramo exposto, o aparecimento de água. Neste momento foi registrado o valor indicado no manômetro. Para cada árvore obteve-se então uma média das medidas dos três ramos. Este valor médio foi então relacionado com a distância da árvore ao centro do ninho, o que serviu como teste da hipótese Hg (em parte).

Crescimento de plântulas em vasos

Um teste adicional para a hipótese (Hg) de que a matéria orgânica estocada nas cavidades de detrito subterrâneas dos ninhos de *A. sexdens* tem efeito positivo sobre o crescimento vegetal foi realizado através de experimentos de crescimento de mudas de *Cecropia* sp. em vasos. As mudas foram obtidas a partir de sementes e colocadas para crescer em vasos preenchidos com uma mistura de solo mineral (retirado de 4 metros de profundidade de uma área sem influência dos ninhos) e de material retirado das cavidades de detrito dos ninhos. As proporções de solo:detrito utilizadas nos vasos foram: 1:9, 1:1, 9:1 e 1:0 (controle). Quinze mudas (uma muda por vaso) foram utilizadas para cada tratamento. As medidas da altura de cada uma foi tomada em intervalos de 15 dias

durante 115 dias. A irrigação dos vasos foi realizada a cada dois dias com cerca de 7 litros de água obtida de um poço artesiano. Esta irrigação deixou de ser feita nos dias subseqüentes a chuvas intensas. Todas as mudas cresceram sob uma tela de sombrite, o que resultou na redução de 73 % da irradiação solar. Uma vez o experimento finalizado, as mudas foram retiradas de seus respectivos vasos, lavadas e secas em estufa. Após a secagem, foram pesadas separadamente, em uma balança eletrônica de precisão AND® (HR-200), as frações de folhas, caule e raízes.

Análise estatística

Os efeitos de *A. sexdens* sobre o solo e a vegetação foram avaliados estatisticamente comparando-se as médias dos diversos parâmetros medidos a cada intervalo de profundidade, entre os poços abertos sobre os ninhos e aqueles nas áreas adjacentes. Para vários parâmetros, uma média das médias, por intervalo de profundidade, foi extraída, comparando-se uma média geral para poços nos ninhos com outra obtida nas áreas adjacentes. Embora todos os dados tenham sido coletados aos pares, isto é, no poço escavado no ninho e na sua respectiva área adjacente (Figura 3.1), foram considerados os poços abertos ao redor dos ninhos, como sendo amostras independentes e não pareadas, uma vez que as áreas para a abertura destes poço foram escolhidas de modo aleatório e distante dos ninhos (veja pg 21).

A maioria das comparações estatísticas entre as médias dos parâmetros medidos nas áreas com e sem a influência dos ninhos foram feitas utilizando-se o teste de *t* de Student. Em alguns casos, a comparação entre mais de duas médias foi realizada através de (Análise de Variância) ANOVA. A aplicabilidade destes dois testes estatísticos foi avaliada por provas gráficas para a normalidade dos dados e pelo teste de Bartlett para análise da homogeneidade das variâncias (Zar 1984). No caso da incapacidade de se aplicar tais testes, os dados foram transformados aplicando-se o logaritmo na base 10 e

somado de um. Se após a transformação não possível ainda uma aplicação dos testes paramétricos, optou-se pelos não-paramétricos de Mann-Whitney e Kruskal-Wallis que correspondem, respectivamente, ao test de t e ANOVA (Zar 1984).

RESULTADOS

Oito ninhos de *Atta sexdens* foram escavados, sendo dois nas áreas de estudo próximas à cidade de Manaus e os demais na Fazenda Vitória, totalizando na abertura de 16 poços. Os vários parâmetros medidos nos poços, variaram entre ninhos. Uma descrição básica destes parâmetros, por ninho é fornecido na Tabela 3.1

Estrutura interna dos ninhos

A área da parede dos poços ocupada pelas cavidades subterrâneas, foi extremamente variável entre os ninhos escavados. Dois ninhos (E e D) ocuparam menos de 1 % da área total (duas a três cavidades) enquanto, por exemplo, este valor para o ninho A foi de 30 %. Nos demais ninhos este valor ficou entre 3-7 %. De modo geral, a distribuição dos tipos de cavidades seguiu um padrão definido. Tomando-se o ninho A como exemplo, foi possível observar que as cavidades de fungo, que ocuparam 5 % do volume total de solo, estão restritas aos primeiros intervalos de profundidade (até 1 m) e ocorrem também no murundu. Já as cavidades de detritos (12 % do volume total) ocorrem em profundidade (entre 1-3 m). Especialmente neste ninho, foi freqüente a ocorrência de cavidades preenchidas com terra solta (13 %) de coloração avermelhada (2.5 YR 5/8 na escala de Munsell 1990). Algumas cavidades vazias (< 1 %) e canais (2 %) foram também observados (Figura 3.5).

Efeito dos ninhos sobre o solo: aspectos físicos

O solo sob efeito dos ninhos mostrou-se marcadamente alterado fisicamente

Tabela 3.1 Descrição dos parâmetros do solo e da vegetação avaliados em áreas com e sem a influência de ninhos da saúva *A. sexdens* em florestas secundárias na Amazônia.

Ninho	Parâmetros analisados
Ninho A*	resit, agua
Ninho C*	resit, dens, nutri, agua, raizf, raizg, gas, crveg
Ninho D*	phid, crveg, agua
Ninho E*	resit, agua
Ninho G*	resit, nutri, raizf, raizg, crveg
Ninho I*	resit, nutri, raizf, raizg, crveg
Ninho L	crveg
Ninho P	crveg
Ninho Q	crveg
Ninho R	crveg
Ninho S* §	resit, raizg
Ninho T* §	resit, raizg

* Ninhos escavados.

§ Ninhos escavados nas áreas próximas à Manaus, AM. Demais ninhos escavados na Fazenda Vitória, Paragominas, PA.

Parâmetros medidos: resistência à penetração (resit) e densidade (dens) do solo, nutrientes disponíveis no solo (nutri), densidade de raiz fina (raizf), biomassa de grossa (raizg), crescimento da vegetação (crveg), água volumétrica no solo (agua) e emissão de gases (gas).

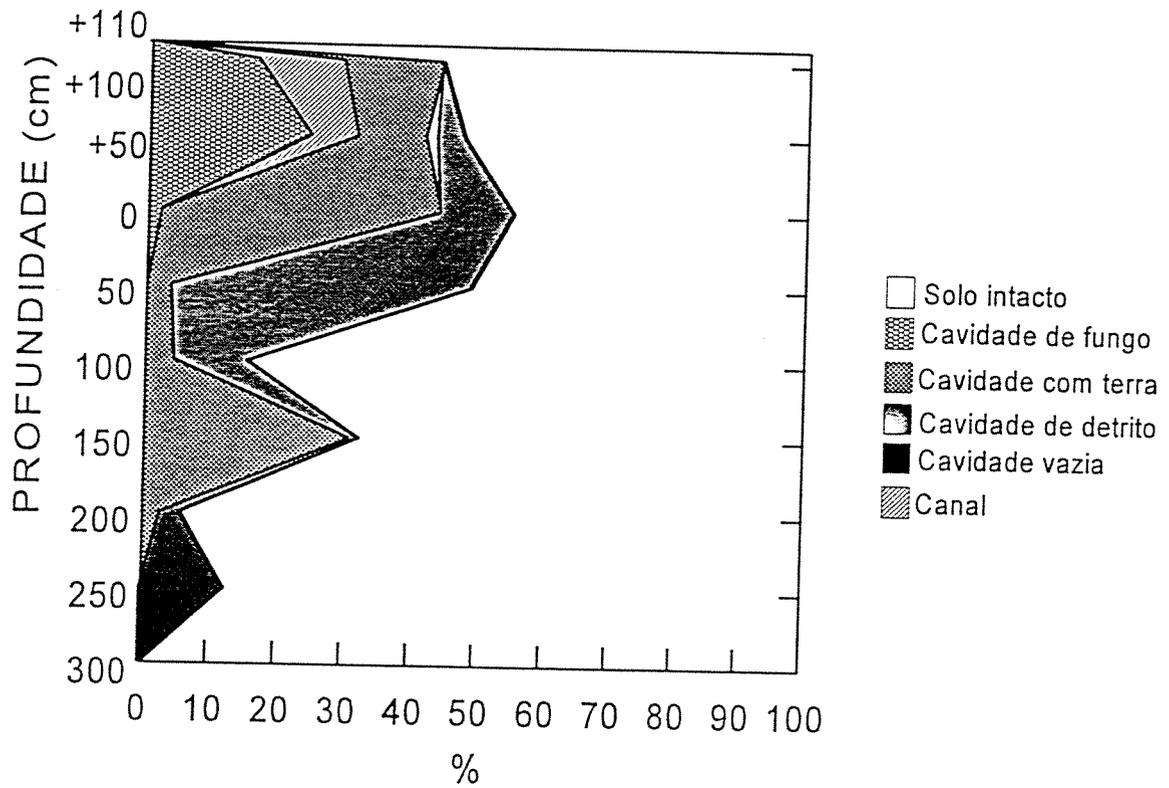


Figura 3.5. Percentagens da área total da parede dos poços ocupada pelas diferentes tipo de cavidades subterrâneas escavadas pelas formigas. O gráfico representa apenas os resultados obtidos em um ninho (A) na Fazenda Vitória.

(Tabela 3.2, Figura 3.6). A textura do solo do ninho (dados apenas para o ninho C) apresentou cerca de 68-88 % de argila, 10-30 % de silte e aproximadamente 2-10 % de areia, entre o topo do murundu e 300 cm de profundidade. De forma geral, a proporção de areia foi menor e de argila maior no solo da área de floresta primária adjacente à área de estudo em relação ao solo do ninho (Tabela 3.2). A diferença mais evidente foi o aumento na proporção de areia na superfície do murundu (ca. 10 %) se comparado ao valor obtido nos primeiros centímetros do solo da floresta primária adjacente (2 %).

Através da coloração do solo, baseada nos índices de Mussel (1990), foi possível avaliar a que profundidade as saúvas realizaram suas escavações. Em alguns ninhos ativos na Fazenda Vitória (C, I, e G) o solo depositado pelas formigas sobre o murundu apresentou coloração vermelha (2,5 YR 5/8 segundo referência de Munsell 1990) típica de profundidades superiores a cinco metros (obs. pes.). A cor das camadas superiores do solo (0-5m) na área da Fazenda foi amarela (5 YR 5/8). O solo de coloração vermelha também preencheu cavidades subterrâneas entre zero e um metro, indicando que as formigas, algumas vezes, depositam o solo escavado em cavidades vazias e não sobre o murundu.

A resistência à penetração do solo foi menor no solo dos ninhos em relação ao solo das áreas adjacentes, principalmente em profundidade (Figura 3.6). A resistência média do solo do murundu foi de $0,15 \text{ kg cm}^{-2}$ e abaixo deste (50- 200 cm) foi inferior à $0,17 \text{ kg cm}^{-2}$. Em contraste, o solo das áreas adjacente aos ninhos apresentou resistência superior a $0,44 \text{ kg cm}^{-2}$ em profundidade acima de 100 cm. A tendência de baixa resistência do solo sob influência dos ninhos se manteve tanto nas área de estudo em Paragominas como em Manaus. A resistência do material armazenado nas cavidades subterrâneas de detritos dos ninhos, as quais ocorreram entre 50 e 200 cm, foi extremamente reduzida e abaixo da capacidade de registro do penetrômetro utilizado.

A baixa resistência à penetração do solo do ninho em profundidade, pode estar relacionada à sua baixa densidade aparente e conseqüentemente a sua alta porosidade.

Tabela 3.2 Textura do solo de um ninho de *Atta sexdens* estabelecido em uma área de floresta secundária e de uma área adjacente de floresta primária na Fazenda Vitória, Paragominas, PA.

	Profundidade (cm)	Textura (%) Argila, Silte, Areia
Solo-Ninho (Floresta secundária)	Murundu (0-10)	68, 22, 10
	Murundu (10-20)	nd
	0-10	78, 17, 5
	10-20	nd
	20-30	nd
	50	78, 17, 5
	100	78, 17, 5
	200	78, 17, 5
	300	68, 30, 5
Floresta primária	0-10	88, 10, 2
	10-20	nd
	20-30	nd
	50-100	92, 7, 1
	100-200	84, 15, 1
	200-300	82, 17, 1
	300-400	73, 26, 1

nd: não disponível

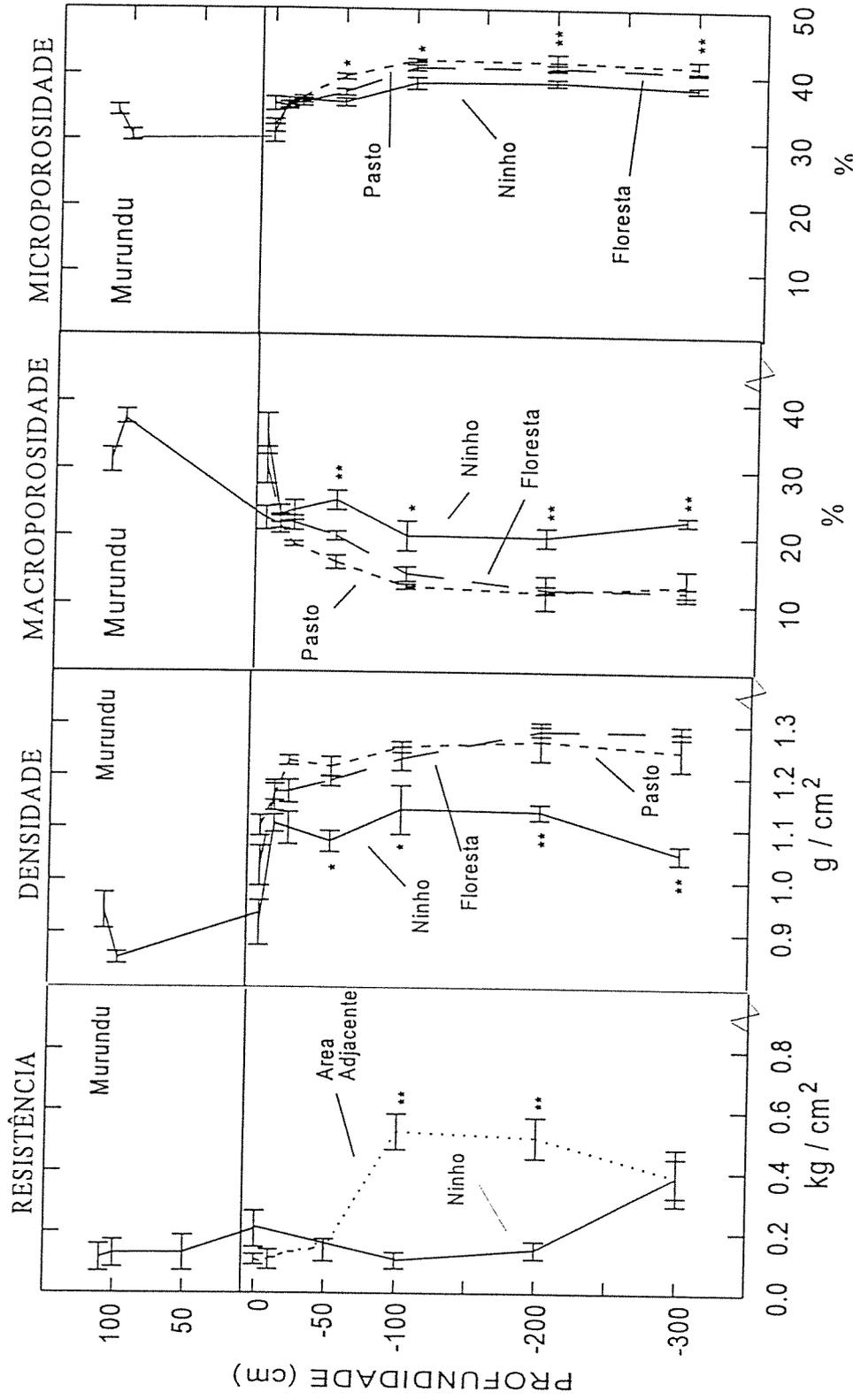


Figura 3.6. Parâmetros físicos do solo. Os valores de (a) resistência do solo à penetração são médias de registros (quatro registros por intervalo de profundidade por ninho) da resistência em sete ninhos (n=7) e nas suas respectivas áreas adjacentes na floresta secundária da Fazenda Vitória. A (b) densidade aparente do solo (quatro registros por intervalo de profundidade por ninho) e a (c,d) porosidade do solo de um ninho de *Atta sexdens* e de dois ambientes (floresta primária e pastagem) adjacentes a área de estudo na Fazenda Vitória são médias para quatro medidas por intervalo de profundidade (n =4). As barra horizontais representam o erro padrão e os asteriscos o nível de significância estatística entre as médias (* $p < 0.05$ e ** $p < 0.01$, Teste de t_s). Ausência de asterisco implica em diferenças não significativas. As análise estatísticas dos dados de porosidade foi realizada após transformação pelo arceno da raiz quadrada da percentagem. A linha horizontal contínua delimita a superfície original do solo sob o murundu.

A densidade aparente do solo sob efeito dos ninhos (apenas medidas para o ninho C) foi inferior e significativa ($p < 0,05$) em relação ao solo da floresta secundária (Figura 3.6). O solo estocado no murundu apresentou baixa densidade ($0,93-0,85 \text{ g cm}^{-3}$) e as medidas em profundidade (0-300 cm) ficaram em torno de $1,0 \text{ g cm}^{-3}$. Em contraste, a densidade na superfície (0-10 cm) do solo da área adjacente foi cerca de $1,0 \text{ g cm}^{-3}$, chegando a $1,28 \text{ g cm}^{-3}$ entre 200-300 cm de profundidade (Figura 3.6). A densidade do material estocado nas cavidades de detritos foi reduzida ($0,30 \text{ g cm}^{-3}$).

A porosidade do solo foi significativamente maior no solo do ninho se comparado com a porosidade das áreas de pastagem e floresta primária adjacentes à área de estudo (Figura 3.6). Esta ficou entre 66-68 % para o murundu e inferior a 61 % entre 0-300 cm de profundidade. A porosidade do solo da floresta primária e da pastagem adjacentes, ficou entre 63 - 53 % (Figura 3.6). Uma vez que a microporosidade dificilmente é alterada, a maior diferença em porosidade entre os ninhos e as áreas adjacentes foi resultado da diferença em macroporosidade (Figura 3.6). As diferenças em microporosidade verificadas entre solos do ninhos e os ambientes de pasto e floresta devem ser resultado de diferenças impostas pelos próprios ambientes e não pelas saúvas.

Efeitos do ninho sobre o solo: aspectos químicos

O teste da hipótese sobre o aumento da disponibilidade de nutrientes (C, N, Ca, Mg, P e K) no solo sob influência dos ninhos (Hb.) foi realizado comparando-se os valores de concentração ($\mu\text{g}_{\text{elemento}} \text{ g}_{\text{solo}}$) e o estoque (kg m^{-2}) de nutrientes trocáveis para cada intervalo de profundidade, com aqueles obtidos nas áreas adjacentes. Para todos os nutrientes analisados, houve uma tendência de maior disponibilidade no solo dos ninhos, (Figura 3.7) em profundidade. Os aumentos significativos ($p < 0.05$, $n=3$, Teste t) foram observados somente para as concentrações de alguns nutrientes (Ca, Mg, K) para

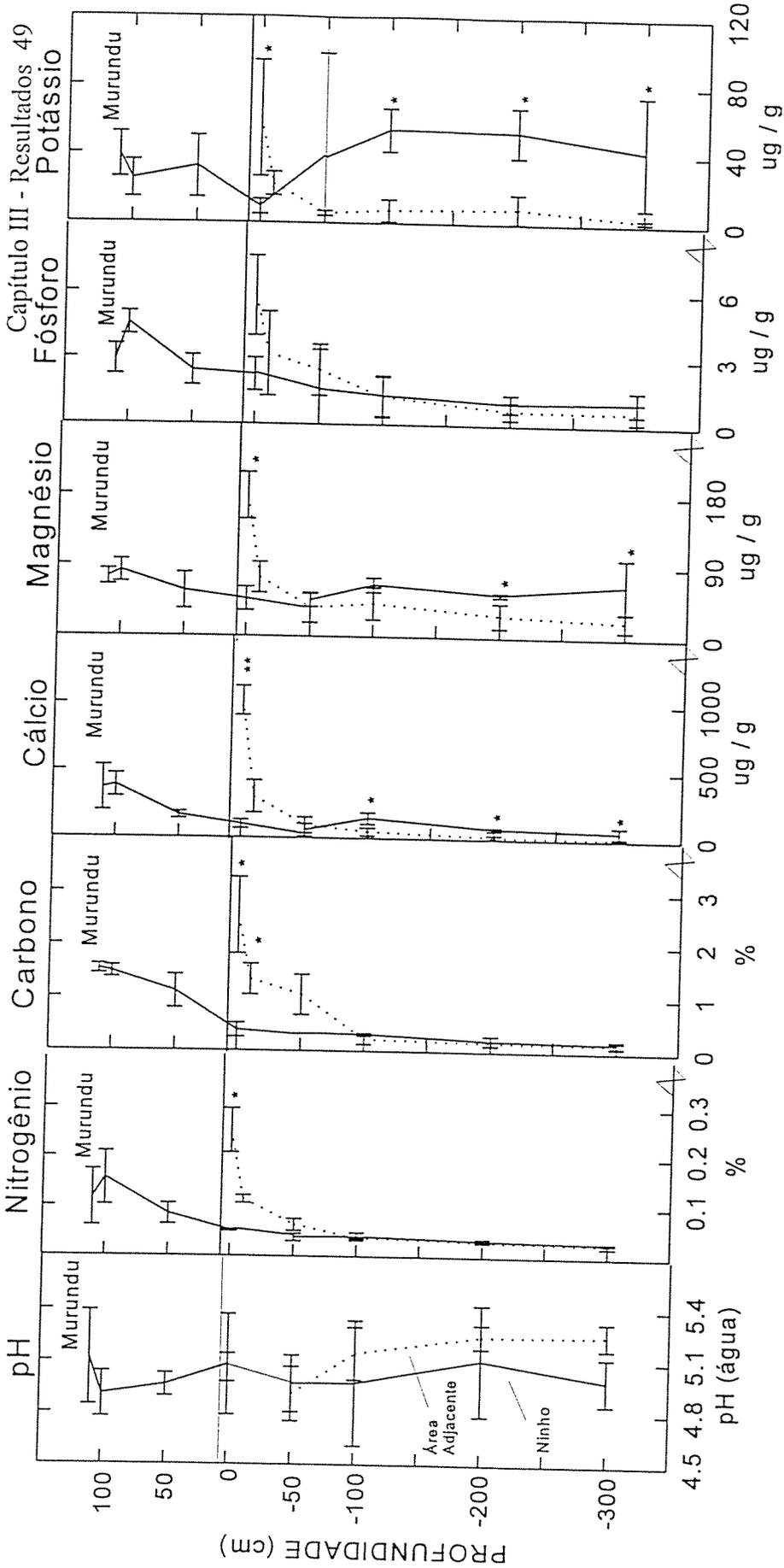


Figura 3.7. Disponibilidade de seis nutrientes e pH no solo de três ninhos de *Atta sexdens* e nas suas respectivas áreas adjacentes ($n=3$ por intervalo de profundidade) na Fazenda Vitória. A linha horizontal contínua delimita a superfície do solo sob murundu dos ninhos. As barras horizontais representam o erro padrão e os asteriscos representam o nível de significância estatística entre as médias (* $p < 0.05$ e ** $p < 0.01$, Teste t , $n=3$). Ausência de asterisco implica em diferenças não significativas.

Tabela 3.3. Disponibilidade ($\mu\text{g g}^{-1}$) de sete nutrientes (N, C, Ca, Mg, P e K, NO_3^-) e pH de solos com e sem a influência de ninhos da saúva (*Atta sexdens*) em uma área de floresta secundária no município de Paragominas, Estado do Pará. Os valores são médias de médias de quatro medidas da concentração, por intervalo de profundidade, efetuadas no solo de três ninhos e de três áreas adjacentes correspondentes e sem a influência das formigas.

Amostra	Profundidade (cm)	pH		N		C		Elementos trocáveis						
		(H ₂ O)	(KCL)	Total		Total		Ca	Mg	P	K	NO_3^-		
				(%)	(%)	(%)	(%)							
Solo:Ninho (n=3)	110 (Murundu)	5.12 ± 0.36	4.7 ± 0.32	0.12 ± 0.07	1.53 ± 0.12	19.28 ± 5.75	365 ± 220	74 ± 13	3 ± 1.0	35 ± 11	0.7 ± 0.9			
	100 (Murundu)	4.91 ± 0.17	4.52 ± 0.36	0.16 ± 0.07	1.48 ± 0.15	12.73 ± 1.45	386 ± 112	82 ± 19	5 ± 0.6	25 ± 14	3 ± 1			
	50 (Murundu)	4.96 ± 0.09	4.55 ± 0.21	0.05 ± 0.00	0.38 ± 0.17	8.68 ± 1.72	100 ± 42	47 ± 19	2 ± 0.9	213 ± 9	0.7 ± 0.7			
	0 (Superfície do solo)	5.08 ± 0.38	4.67 ± 0.43	0.05 ± 0.01	0.41 ± 0.14	9.68 ± 1.39	121 ± 60	50 ± 13	2 ± 1.0	19 ± 10	0.3 ± 0.4			
	- 10	4.97 ± 0.49	4.49 ± 0.18	0.05 ± 0.02	0.39 ± 0.09	9.55 ± 2.13	86 ± 38	51 ± 10	1 ± 1.1	29 ± 20	nd			
	- 50	4.97 ± 0.49	4.49 ± 0.18	0.05 ± 0.02	0.39 ± 0.09	9.55 ± 2.13	86 ± 38	51 ± 10	1 ± 1.1	29 ± 20	nd			
	- 100	4.97 ± 0.48	4.69 ± 0.25	0.06 ± 0.03	0.36 ± 0.09	8.96 ± 0.79	148 ± 57	65 ± 12	1 ± 1.2	54 ± 17	0.6 ± 1			
- 200	5.11 ± 0.42	5.06 ± 0.18	0.03 ± 0.01	0.21 ± 0.12	7.36 ± 3.37	78 ± 19	54 ± 04	1 ± 0.5	105 ± 105	67 ± 62				
- 300	4.99 ± 0.18	5.29 ± 0.20	0.03 ± 0.00	0.18 ± 0.08	7.00 ± 1.14	59 ± 53	66 ± 44	1 ± 0.7	70 ± 91	107 ± 122				
Detrito:Ninho (n=3-5)	-100 a -300	4.40 ± 0.08	4.70 ± 0.08	2.60 ± 0.27	14.5 ± 1.32	5.54 ± 1.28	2212 ± 445	892 ± 136	56 ± 13	129 ± 25	nd			
Solo:	0 (Superfície do solo)	5.06 ± 0.11	4.51 ± 0.13	0.25 ± 0.06	2.55 ± 0.95	12.49 ± 2.90	1018 ± 141	178 ± 38	5 ± 2	61 ± 44	1 ± 1			
Área adjacente (n=3)	- 10	4.91 ± 0.21	4.39 ± 0.18	0.11 ± 0.01	1.34 ± 0.38	14.60 ± 2.42	305 ± 158	74 ± 25	3 ± 2	22 ± 9	1 ± 0.6			
	- 50	-	-	0.06 ± 0.02	1.05 ± 0.50	20.25 ± 6.78	96 ± 77	36 ± 25	2 ± 1	5 ± 2	nd			
	- 100	5.15 ± 0.20	4.67 ± 0.27	0.04 ± 0.00	0.22 ± 0.12	6.99 ± 1.93	49 ± 37	42 ± 26	1 ± 1	7 ± 8	0.4 ± 0.8			
	- 200	5.25 ± 0.09	4.82 ± 0.15	0.03 ± 0.00	0.16 ± 0.06	6.52 ± 0.38	19 ± 18	28 ± 20	0.6 ± 0.5	9 ± 11	0.3 ± 0.3			
	- 300	5.25 ± 0.10	4.84 ± 0.07	0.03 ± 0.01	0.20 ± 0.12	8.64 ± 1.74	14 ± 11	21 ± 15	0.6 ± 0.6	2 ± 1	0			

nd: não disponível.

profundidade acima de 100 cm. (Tabela 3.3, Figura 3.7). O NO_3^- foi também abundante no solo dos ninhos em profundidade ($67 \pm 62 \mu\text{g g}^{-1}$ à 100 cm e $107 \pm 122 \mu\text{g g}^{-1}$ a 200 cm) se comparado ao solo das áreas adjacentes (0.3 a $0.4 \mu\text{g g}^{-1}$ de NO_3^- abaixo dos 100 cm).

Os valores de pH em água do solo dos ninhos (incluindo o murundu) não foram estatisticamente distintos daqueles obtidos nas áreas adjacentes, mas houve uma tendência de menor pH nas profundidades onde a concentração de matéria orgânica foi maior, isto é, onde as cavidades de detritos ocorreram (Figura 3.7). Os valores médios ($n=3$) variaram 4.8 e 5.2 para o pH em água e 4.3 e 4.6 em KCl.

A concentração para todos os nutrientes foi extremamente elevada dentro das cavidades de detrito se comparado com o solo intacto do ninho (i.e. ao lado da cavidades) e com o solo das áreas adjacentes (Tabela 3.3). A contribuição destas cavidades para o estoque total de nutrientes do solo do ninho foi, contudo, baixa ($< 2\%$). O aumento do estoque total no solo dos ninhos ocorreu para todos os nutrientes analisados e variaram de 18 % (C) a 1431 % (K) (Tabela 3.4)

A avaliação complementar das mudanças na dinâmica biogeoquímica do solo sob o efeito dos ninhos realizada através das medidas de “gases traço” (“trace gas”), indicaram que não há uma tendência de aumento significativo entre o fluxo de gases do solo depositado sobre o ninho com aquele da área adjacente (Tabela 3.5). Somente para a amostragem realizada em agosto de 1995, a emissão de N_2O foi significativa e superior sobre o ninho ($0,82 \pm 0,59 \text{ kg cm}^{-2}$, média \pm DP,) e sobre os olheiros ($1,79 \pm 1,50$) se comparada àquela da área adjacente ($0,28 \pm 0,36$, $p < 0,01$, Teste de Kruskal-Wallis) (Tabela 3.5). As diferenças significativas nos fluxos de CO_2 entre o solo com e sem a influência das saúvas também ocorreram em apenas uma das datas de amostragem (maio de 1996) (Tabela 3.5), onde o fluxo foi duas vezes menor na área do ninho ($0,20 \pm 0,03 \text{ kg cm}^{-2}$ vs $0,41 \pm 0,15$, $p < 0,05$, Teste de Mann-Whitney).

Tabela 3.4. Estoque ($g\ m^{-2}$) de sete nutrientes disponíveis (C, N, Ca, Mg, P e K, NO_3^-) contidos no solo e integrados para três metros de profundidade, em áreas com e sem a influência de ninhos de saúvas (*Atta sexdens*) ocorrendo em uma floresta secundária no município de Paragominas, Estado do Pará. Os valores representam as médias ($\pm DP$) dos estoques para o solo de três ninhos e de três áreas adjacentes correspondentes sem a influência das formigas.

Elemento	Ninho*			Área adjacente		Proporção do aumento (ninho) §
	Solo/Murundu (1,6 m)	Solo (0-3 m)	Total	Solo (0-3 m)	Total	
Nitrogênio (N)	996 ± 320	1500 ± 120	26000 ± 500	1550 ± 30	1550 ± 30	66 %
Carbono (C)	11200 ± 230	101500 ± 34000	216000 ± 53000	183000 ± 102000	183000 ± 102000	18 %
Cálcio (Ca)	240 ± 60	400 ± 100	600 ± 100*	300 ± 200 ^b	300 ± 200 ^b	89 %
Magnésio (Mg)	60 ± 18	250 ± 45	300 ± 40*	200 ± 100	200 ± 100	86 %
Fósforo (P)	2,8 ± 0,6	5,3 ± 3,6	8,2 ± 4,1	5,8 ± 5,0	5,8 ± 5,0	41 %
Potássio (K)	23 ± 12	185 ± 80	200 ± 65*	30 ± 20	30 ± 20	527 %
Nitrato (NO_3^-)	1,5 ± 0,6	160 ± 145	160 ± 150*	1,1 ± 0,2 ^b	1,1 ± 0,2 ^b	1431 %

* A contribuição das cavidades de detritos para o estoque total de nutrientes no solo dos ninhos representou menos de 2 % do estoque total para todos os nutrientes.
 - Os valores entre parênteses indicam a profundidade do solo amostrado. Para o murundu, o valor indica a sua altura acima da superfície do solo.
 - Letras (a,b) distintas representam diferenças estatísticas significantes entre pares de médias (Teste de t , $p < 0.05$, $n=3$).
 §. A proporção de aumento de nutrientes foi calculada subtraindo-se os valores da terceira coluna pelos da quarta e dividindo-se o resultado pelos valores da terceira coluna.

Tabela 3.5. Fluxos médios (\pm DP) de N_2O , NO e CO_2 obtidos em quatro ocasiões de amostragem a partir de câmaras distribuídas na superfície do solo depositado sobre um ninho de *Atta sexdens* e no solo de áreas adjacente a estes em uma floresta secundária na Fazenda Vitória. As medidas de fluxo de gases emitidos pela entradas dos ninhos (“olheiros”) foram também efetuadas. Os valores para N_2O e NO estão expressos em $ng\ N\ cm^{-2}\ h^{-1}$ e para C em $g\ C\ cm^{-2}\ h^{-1}$. Os valores entre parênteses indicam o intervalo dos registros. O *n* indica o número de câmaras utilizadas para amostragem de gases em cada área.

	Entradas (olheiros)	Ninho (murundu)	Área Adjacente
N_2O			
Agosto/1995	n=14, 1.79 ± 1.50^a (0.32 - 1.80)	n=12, 0.82 ± 0.59^a (0.82 - 2.60)	n=9, 0.28 ± 0.36^b (0.06 - 1.24)
Novembro/1995	n=8 0.71 ± 0.50 (0.01 - 1.53)	n=15 0.67 ± 0.33 (0.33 - 1.33)	n=16, 1.45 ± 2.06 (0.35 - 6.30)
Fevereiro/1996	n=7 1.87 ± 1.10 (0.79 - 4.39)	n=16 1.86 ± 1.10	n=14, 1.44 ± 1.41 (0.04 - 5.55)
Mai/1996	n=2 1.00 ± 1.03 (0.27 - 1.73)	n=12 1.68 ± 1.19 (0.57 - 5.13)	n=14, 1.33 ± 0.97 (0.16 - 3.72)
NO			
Agosto/1995	nd	nd	nd
Novembro/1995	n=8 1.17 ± 1.50^a (0.18 - 4.54)	n=16 0.43 ± 0.36^a (0.04 - 1.44)	n=15, 0.29 ± 0.26^a (0.04 - 0.90)
Fevereiro/1996	n=8 0.35 ± 0.32 (0.06 - 1.13)	n=16 0.71 ± 0.78 (0.04 - 3.25)	n=16, 0.62 ± 0.96 (0.07 - 3.49)
Mai/1996	nd	n=4 0.39 ± 0.15 (0.20 - 0.59)	n=4, 0.80 ± 0.42 (0.22-1.24)
CO_2			
Agosto/1995	nd	nd	nd
Novembro/1995	nd	n=16 0.20 ± 0.21 (0.09 - 0.90)	n=15, 0.14 ± 0.05 (0.07 - 0.23)
Fevereiro/1996	n=7 0.71 ± 0.54 (0.28 - 0.88)	n=16 0.55 ± 0.16 (0.36 - 0.94)	n=16, 0.52 ± 0.21 (0.15 - 0.89)
Mai/1996	nd	n=4 0.20 ± 0.03^a (0.17 - 0.24)	n=4, 0.41 ± 0.15^b (0.30 - 0.62)

a, b - letras diferentes indicam diferente estatística com $p < 0.05$ (teste t de Student ou ANOVA). A ausência de letras indica diferenças não significativas. nd: não disponível.

Os resultados dos fluxos de gases emitidos pelos olheiros mostraram que em algumas datas houve fluxos significativos de gases se comparado com o solo (Tabela 3.5). Por exemplo, nas medidas tomadas em novembro de 1995 os olheiros mostraram, em média, um maior fluxo de NO e em agosto de 1995 para N₂O.

As medidas do fluxo a partir dos olheiros realizadas durante um ciclo de 24 h, demonstraram que as emissões de gases apresentam variações ao longo do período, especialmente CO₂ e N₂O, que foram maiores no final da tarde (16:00 h) e à noite (04:00 e 22:00) (Figura 3.8).

Efeitos do ninho sobre o solo: relações hídricas

Os valores de VAS_{cc} obtidos das curvas de retenção para o solo dos ninhos foram inferiores em profundidade (100-300 cm) em relação aos encontrados para a área de floresta primária adjacente, o mesmo ocorrendo para VAS_{min} . Os valores de ADP_{max} foram ligeiramente superiores (1-3 %) no solo do ninho, como definido pela equação 7, do que a encontrada no solo da área de floresta primária (Tabela 3.6).

O volume de água no solo (VAS_{TDR}) foi sempre menor no ninho se comparado com as áreas adjacentes, como demonstrado na Figura 3.9. O VAS_{minTDR} (média dos valores mínimos registrados para cada sensor de TDR) encontrado para o solo dos ninhos, em cada intervalo de profundidade, foi de 0,19-0,20 cm³ cm⁻³ (Murundu), 0,21 (prof. 30 cm), 0,19 (prof. 100 cm) e 0,16 (prof. 200 cm). No solo das áreas adjacentes, o VAS_{minTDR} foi maior (0,24, 0,26, 0,27 e 0,24 cm³ cm⁻³ respectivamente para as profundidades de 30, 50, 100 e 200 cm). Como verificado por Jipp *et al.* (1998), o valor de VAS_{minTDR} ficou abaixo dos valores de VAS_{min} obtidos, a partir das curvas de retenção de água (Tabela 3.6).

Assim como para ADP_{max} , a variação mensal de ADP_p , entre agosto de 1995 e setembro de 1996, indica que ADP_p no solo dos ninhos foi similar àquela registrada nas

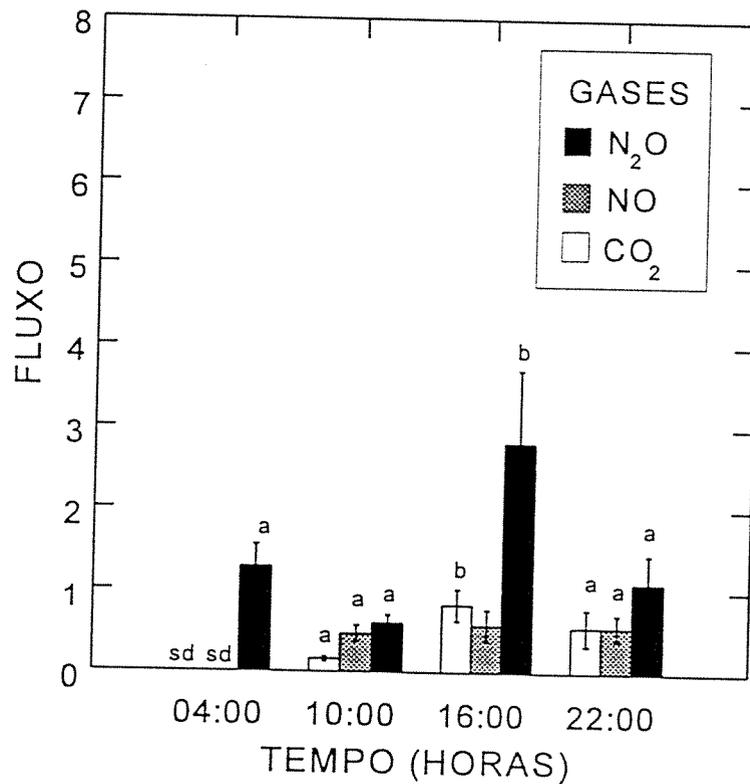


Figura 3.8. Variação diária na emissão de gases, oxido nitroso (N₂O), oxido nítrico (NO) e dióxido de carbono (CO₂) das entradas (“olheiros”) de um ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória. Os valores são médias dos fluxos medidos a partir de nove entradas entre novembro de 1995 à fevereiro de 1996. Os fluxos para N₂O e NO são medidos em ng N cm⁻² h⁻¹ e para C em g C cm⁻² h⁻¹. As linhas verticais sobre as barras representam o erro padrão e as letras (a, b) indicam diferenças estatísticas entre pares de medidas ($p < 0.05$, ANOVA, $n=36$ -CO₂, $n=24$ -N₂O). SD: sem dados

Tabela 3.6. Volume de água na capacidade de campo (VAS_{cc}) e no ponto de murchamento (VAS_{min}) e água máxima disponível para plantas (ADP_{max}) de solos sob a influência de um ninho de *Atta sexdens* em uma área de floresta secundária e de uma área adjacente de floresta primária, Fazenda Vitória. Os valores são médias (DP < 0.01 para todas as médias) de quatro amostras de solo.

Profundidade (cm)	VAS_{cc} ($cm^3 cm^{-3}$)	VAS_{min} ($cm^3 cm^{-3}$)	ADP_{max}^* ($cm^3 cm^{-3}$)
<i>Solo-Ninho</i>			
Murundu (0 cm)	0.31	0.24	0.07
Murundu (10 cm)	0.35	0.29	0.06
Murundu (50 cm)	0.36	0.29	0.07
0 cm	0.38	0.29	0.09
-10 cm	nd	nd	nd
-50 cm	nd	nd	nd
-100 cm	0.39	0.28	0.11
-200 cm	0.38	0.25	0.13
-300 cm	0.41	0.28	0.13
<i>Solo-Floresta primária</i>			
0 cm	0.32	0.25	0.07
-10 cm	0.35	0.30	0.05
-50 cm	0.37	0.31	0.06
-100 cm	0.41	0.31	0.10
-200 cm	0.41	0.31	0.10
-300 cm	0.40	0.28	0.12

* Valor calculado pela equação $ADP_{max} = VAS_{cc} - VAS_{min}$. Veja página 35 para detalhes.

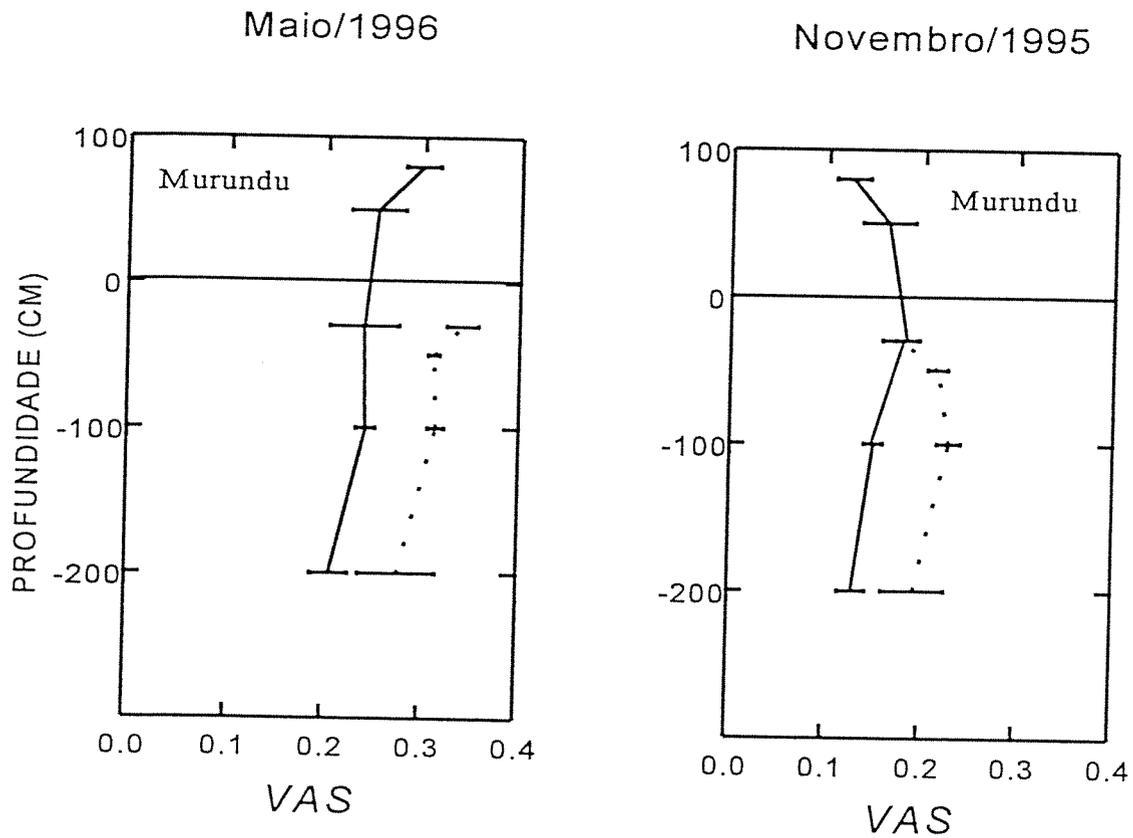


Figura 3.9. Volume de água no solo (VAS , $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) obtidos de sensores de TDR no solo com (linha contínua) e sem (linha pontilhada) a influência de ninhos de *Atta sexdens* em duas ocasiões de amostragem, no final da época seca (novembro de 1995) e chuvosa (maio de 1996). As barras horizontais representam o erros padrões das amostras.

áreas adjacentes para a maioria das ocasiões de amostragem, especialmente em profundidades superiores a 50 cm (Figura 3.10), apesar do *VAS* no solo dos ninhos ter sido menor.

Efeitos do ninho sobre a vegetação

A distribuição da biomassa seca de raízes grossas (> 2 mm de diâmetro) ao longo do perfil do solo mostrou-se dependente da profundidade, tanto nos ninhos com nas áreas adjacentes a estes na área da Fazenda Vitória (Tabela 3.7). No solo dos ninhos, contudo, a biomassa de raízes grossas foi maior. Os resultados apresentados na Tabela 3.7, excluem os dados dos ninhos escavados na região de Manaus, pois, acidentalmente, os lotes de raízes de diferentes intervalos de profundidade foram misturados. Somente os resultados totais, isto é, o somatório da biomassa dos intervalos de profundidade, divididos pelo volume de solo escavado dos poços, são fornecidos para estes ninhos e mostrados na Tabela 3.8.

Os maiores valores de biomassa foram obtidos nos primeiros centímetros de profundidade (0-50 cm) nas áreas adjacentes, correspondendo, em média à cerca de 89 % ($304 \text{ g}_{\text{raiz}} \text{ m}^{-2}_{\text{solo}}$) da biomassa total de raízes no solo (Tabela 3.7). Comparativamente, murundu apresentou um valor acumulado maior (490 g m^{-2}) (Tabela 3.7) do que aquele obtido para o intervalo de profundidade (0-50 cm) correspondente no solo das áreas adjacentes (304 g m^{-2}) (Tabela 3.7). O murundu contribui com 69 % da biomassa total de raízes grossas. Como consequência, a biomassa de raízes grossas foi sensivelmente maior no solo sob efeito dos ninhos, principalmente em profundidade. Os valores médios variaram de $60 \pm 37 \text{ g m}^{-2}$ (média \pm DP, n=4, 100-200 cm) à $30 \pm 30 \text{ g m}^{-2}$ (200-300 cm) nos ninhos, contra $5 \pm 7 \text{ g m}^{-2}$ à zero no solo adjacente (Tabela 3.7). Somente no solo dos ninhos foi possível encontrar raízes no intervalo de 300-400 ($4 \pm 8 \text{ g m}^{-2}$).

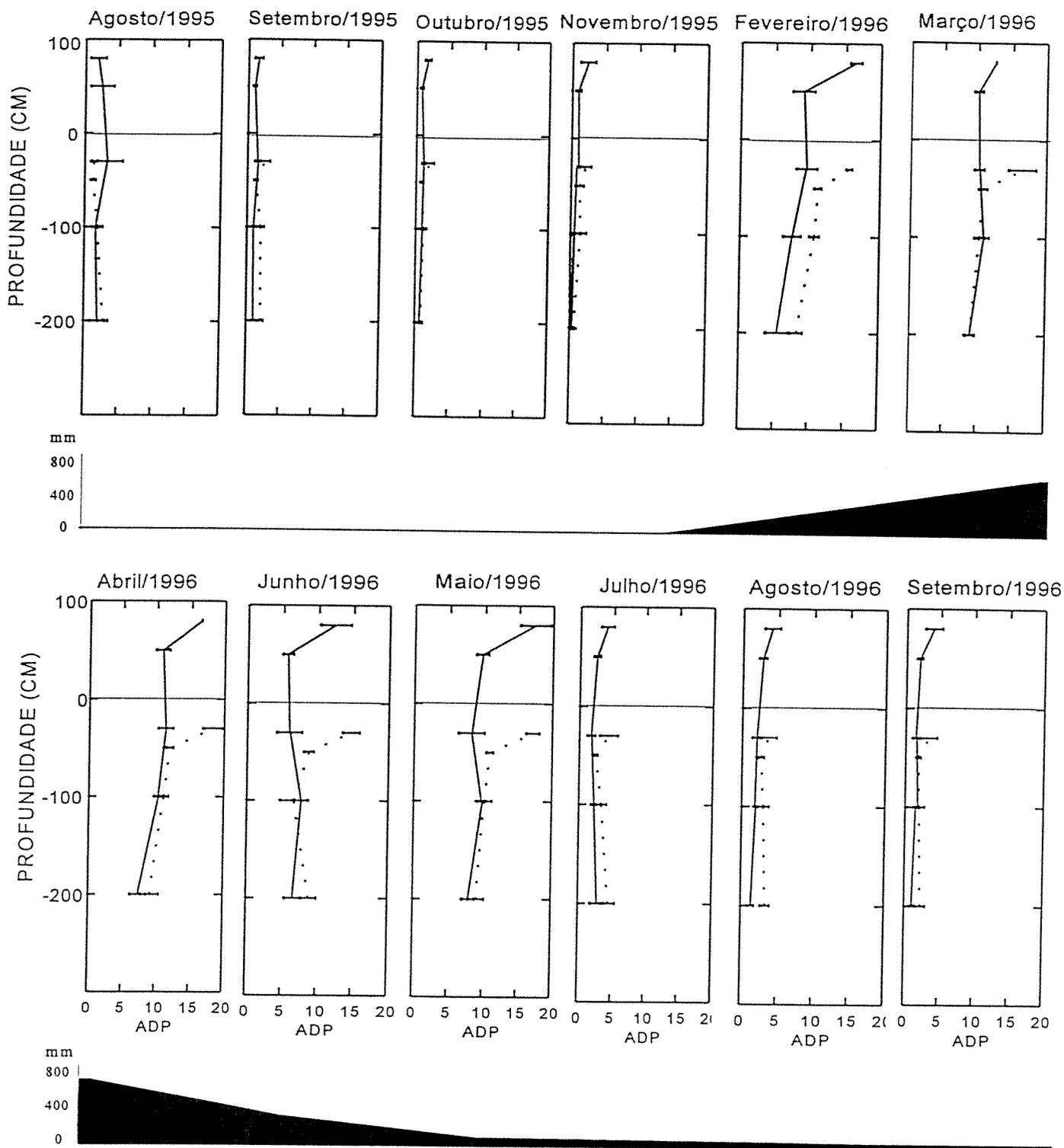


Figura 3.10. Água disponível para plantas (ADP , $\text{cm}^3_{\text{água}} \text{cm}^{-3}_{\text{solo}}$) em diferentes profundidade no solo de ninhos de *Atta sexdens* (linha contínua) e de áreas adjacentes à estes (linha pontilhada) ao longo de 12 meses, entre agosto de 1995 e setembro de 1996, na Fazenda Vitória, Paragominas. ADP foi calculado a partir das medidas de VAS obtidos dos sensores de TDR. Os valores por intervalo de profundidade são médias dos registros de cinco sensores por intervalo de profundidade instalados no solo dos ninhos e nas áreas adjacentes. A linha horizontal delimita a superfície do solo abaixo do murundu dos ninhos. O diagrama em negro representa a quantidade de chuvas (mm) registrada na Fazenda Vitória durante o período de medidas

Tabela 3.7. Biomassa média de raízes grossas por área (g m^{-2}) para diferentes intervalos de profundidade, de poços escavados em três ninhos de saúvas (*Atta sexdens*) e quatro escavados em áreas adjacentes sem a influência das saúvas, em uma floresta secundária, município de Paragominas, PA.

Intervalo de Profundidade (cm)	Biomassa/área (g m^{-2}) ‡		Total Acumulado (g m^{-2}) *		Porcentagem do total*	
	Ninho	Área adjacente e	Ninho	Área adjacente	Ninho	Área adjacente
Murundu (+ 110)	179	-	179	-	18	-
Murundu (+ 100)	367	-	546	-	54	-
Murundu (+ 50)	153	-	669	-	69	-
0-50	140	304	840	304	83	89
50-100	78	33	918	337	91	98
100-200	60	5	978	343	97	100
200-300	30	0	1008	343	100	

‡ Valores calculados multiplicando-se os valores expressos em g m^{-3} pelo intervalo de profundidade (m).

* Valor acumulado de cada intervalo de profundidade, dividido pelo total acumulado no intervalo de 200-300 e multiplicados por 100.

§ O valores entre parênteses com sinal de mais (+) representam a altura do murundu a partir da superfície original do solo (~ 1,6 m abaixo topo do murundu).

- Não inclui dados de ninhos nas áreas de Manaus.

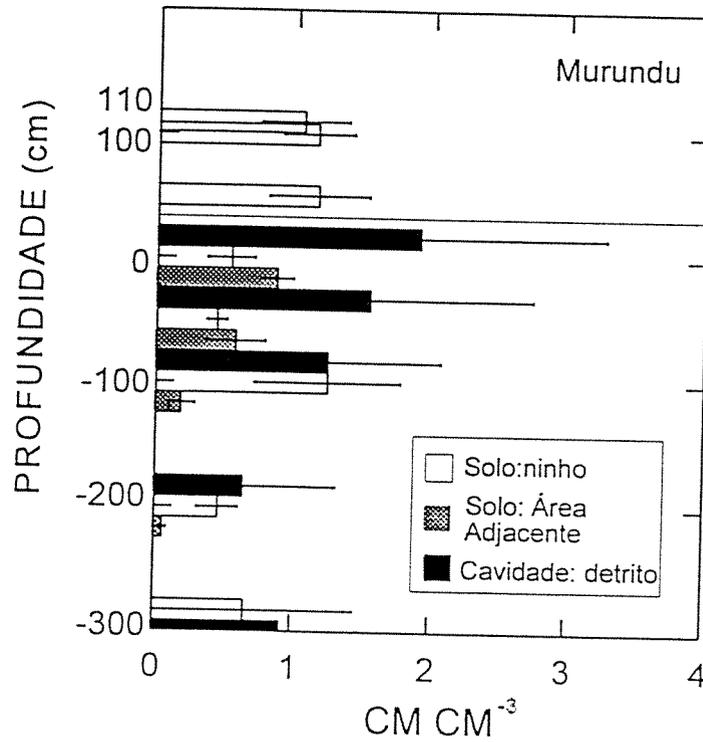


Figura 3.11. Densidade do comprimento de raízes finas (< 2 mm diâmetro) no solo de três ninhos de *Atta sexdens* e de suas respectivas áreas adjacentes, na Fazenda Vitória. Os valores são médias de quatro amostras por intervalo de profundidade. As barras horizontais representam o erro padrão. A linha horizontal contínua delimita o volume de solo ocupado pelo murundu dos ninhos.

Tabela 3.8. Biomassa e número de espécies de raízes grossas (> 2 mm de diâmetro) no solo com e sem (área adjacente) influência de ninhos saúvas, *A. sexdens*, em uma área de floresta secundária nos municípios de Paragominas e Manaus. Os valor entre parênteses representa o número total de espécies de raízes grossas registradas por intervalo de profundidade.

Ninho	Numero de espécies de raízes sp m ⁻³ (Num. total de espécies)		Biomassa de raízes g m ⁻³	
	Solo do Ninho	Solo da Área adjacente	Solo do Ninho	Solo da Área adjacente
Ninho A	nd	nd	170	90
Ninho C	5 (34)	3 (14)	390	120
Ninho G	3 (14)	3 (14)	110	90
Ninho I	4 (30)	3 (16)	300	150
Ninho S	nd	nd	460	150
Ninho T	nd	nd	120	70
Média (± DP)*	4.6 ± 0.9	2.8 ± 1	258 ± 147 ^a	111 ± 34 ^b

Os valores de biomassa foram obtidos dividindo-se o peso seco das raízes pelo volume de solo escavado do ninho (5.76 m³) e área adjacente (4.32 m³).

As letras *a* e *b* indicam comparação estatística entre as médias. Letras distintas representam a presença de diferentes estatísticas ($p < 0.05$, teste t de Student: $t_{0.05,6} = 2.6$, $n = 6$, após transformação pelo logaritmo da biomassa somado de um).

nd: não disponível.

A biomassa total (kg) de raízes grossas, incluindo os dados das ninhos da região de Manaus, obtida a partir da soma dos valores de cada intervalo de profundidade, dividido pelo volume (m^3) do solo escavado, foi em média maior no solo dos ninhos ($0,26 \pm 0,15 \text{ kg m}^{-3}$) se comparado com as áreas adjacentes ($0,11 \pm 0,03 \text{ kg m}^{-3}$, $t_{\alpha,0.05} = 2,5$, $n=6$, $p < 0,05$, após transformação por log) (Tabela 3.8). O resultado do levantamento das espécies de raízes grossas dos três ninhos escavados na Fazenda Vitória (ninhos C, G e I), indicou que há um maior número de morfoespécies no solo sob efeito dos ninhos ($4,6 \pm 0,9 \text{ esp. m}^{-3}$ vs $2,8 \pm 0,6$) (Tabela 3.8). Esta diferença, contudo, não foi estatisticamente diferente.

A biomassa total e densidade de comprimento de raízes finas no solo dos ninhos foi de $2,3 \text{ kg m}^{-2}$ e 48 km m^{-2} respectivamente, valores estes muito superiores aos encontrados para as áreas adjacentes ($0,57 \text{ kg m}^{-2}$ e $9,8 \text{ km m}^{-2}$) (Tabela 3.9, Figura 3.11). O murundu contribuiu com 30 % da biomassa e 36 % do comprimento total de raízes. Cerca de 30 % do comprimento total e da biomassa encontra-se abaixo de 100 cm. Já para o solo das áreas adjacentes, 44 % do comprimento total encontra-se entre zero e 50 cm de profundidade e apenas 10 % abaixo de 100 cm (Tabela 3.9). A biomassa média de raízes finas no solo sob efeito do ninhos foi estatisticamente maior para os intervalos de 100-200 e 200-300 cm, o mesmo acontecendo para a densidade média do comprimento de raízes finas (Tabela 3.9). As cavidades de detritos, com ocorrência entre 50 e 200 cm de profundidade, contribuíram com 1 e 3 % da biomassa total de raízes finas contida no solo dos ninhos.

Crescimento

Um total de 1665 árvores (DAP > 2 cm), distribuídas entre nove espécies mais dominantes na floresta secundária estudada na Fazenda Vitória, ocorreram dentro do raio de 40 m redor dos sete ninhos (total de 3.5 ha) de *A. sexdens* (ninhos, C, D, E, G, I, L, e

R). Dentre estas, as espécies mais importantes em abundância e biomassa viva foram *Rollinia exsucca* (11% do total de plantas monitoradas), *Banara guianensis* (25%), *Poecilanthe effusa* (24%) e *Casearia grandiflora* (15%). Já *Ocotea grandifolia* (6% das plantas monitoradas) e *Cecropia palmata* (5%) contribuíram juntas com cerca de 29% desta biomassa. As espécies com maior densidade foram *B. guianensis* (120 árvores ha⁻¹) seguida de *P. effusa* (114) e aquelas com densidades baixas foram *Z. rhoifolia* (10) e *V. guianensis* (17). As demais apresentaram densidades que variaram entre 22 e 73 árvores ha⁻¹.

A hipótese sobre os efeitos positivos de *A. sexdens* sobre o crescimento vegetal de plantas estabelecidas sobre e ao redor de seus ninhos (hipótese Hg., em parte), avaliados pela relação entre a distância das plantas ao centro do ninho (ponto mais alto do murundu) e suas respectivas taxas de crescimento (e biomassa), mostrou-se falsa (Figura 3.12). Desta forma, plantas estabelecidas ao redor ou sobre os ninhos cresceram tanto quanto aquelas estabelecidas à distância do ninho. As espécies com maiores taxas de crescimento, expressas em ganho em diâmetro (cm) por ano, foram *R. exsucca* ($1,08 \pm 0,9$ cm ano⁻¹, média \pm DP), seguida de *O. grandifolia* ($1,03 \pm 0,94$) e *Vismia guianensis* ($0,95 \pm 1,09$). Estas espécies reunidas contribuíram com 21 % do total de plantas e 46 % da biomassa viva total. As demais espécies apresentaram crescimento médio entre 0,24 e 0,89 cm ano⁻¹.

Nos experimentos com vasos, a altura média das mudas após 115 dias de crescimento foi de $4,8 \pm 1,5$ cm (média \pm DP, n=10) e $5,1 \pm 4,9$ cm para as mudas plantadas em vasos contendo as proporções de 0 % e 10 %, respectivamente, de matéria orgânica retirada dos ninhos. Para aquelas plantadas em vasos com 50 e 90 % de matéria orgânica os valores de altura foram $23,3 \pm 2,8$ cm e $24,5 \pm 3,6$, cerca de quatro vezes mais. O crescimento de mudas de *Cecropia* sp. em vasos com diferentes proporções de matéria orgânica retirada das cavidades subterrâneas de detritos dos ninhos e adicionada ao solo mineral, foi significativamente maior naqueles contendo

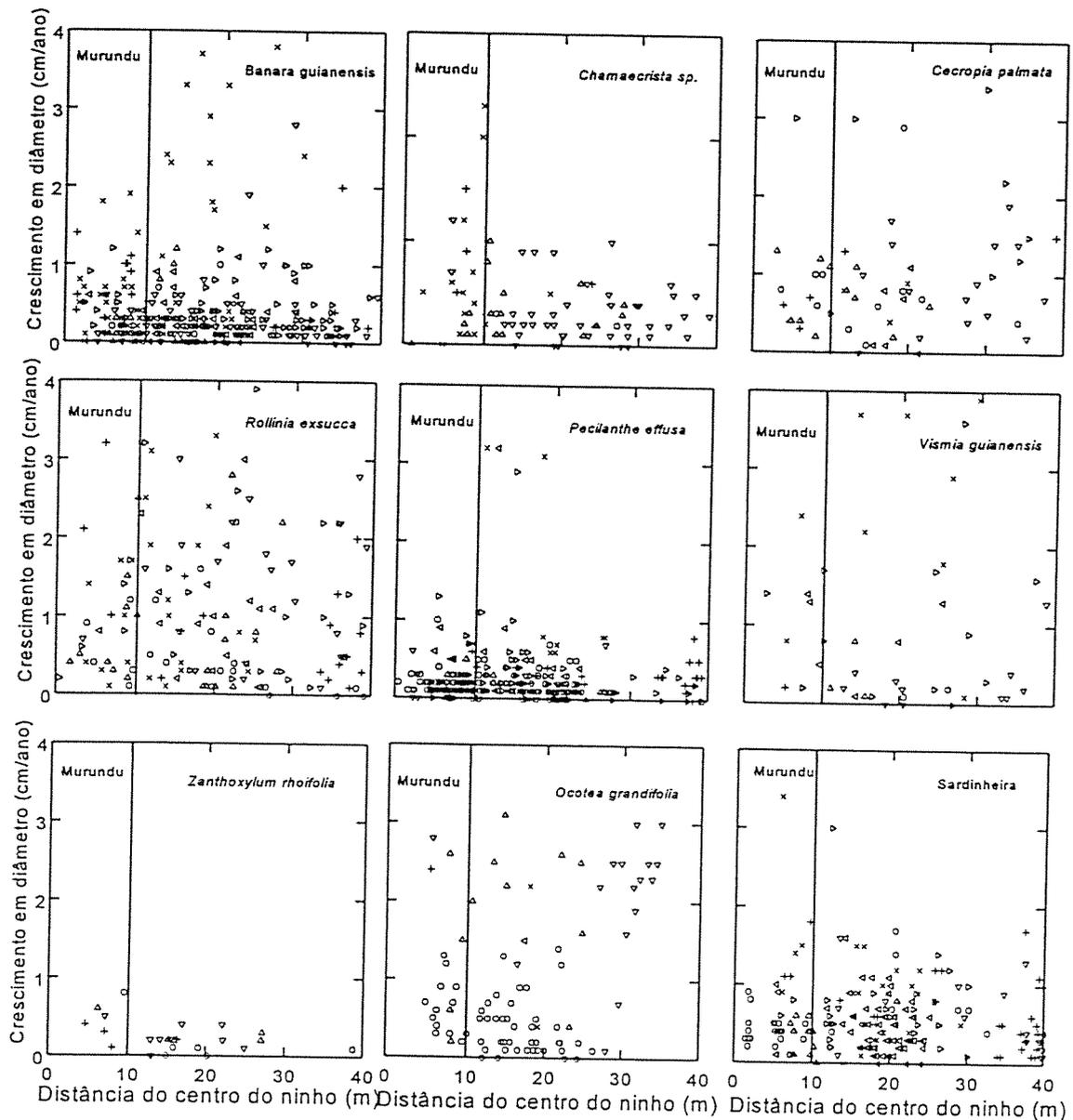


Figura 3.12. Relação entre a taxa anual de crescimento em diâmetro de nove espécies de árvores e a distância do centro do ninho de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória. Cada gráfico representa uma espécie, cada ponto no gráfico uma árvore. A linha vertical delimita a área do murundu. Os símbolos indicam o ninho: > ninho C, < ninho D, Δ ninho G, x ninho I, + ninho L, ∇ ninho P, ⊕ ninho Q e ○ ninho R.

Tabela 3.9 Densidade de comprimento e biomassa de raízes finas amostradas de diferentes intervalos de profundidade em solo de três ninhos da (*Alta sexdens*) e em três áreas adjacentes correspondentes sem efeito da formigas, em uma área de floresta secundária, município de Paragominas, PA.

Intervalo de Profundidade (cm)	Biomassa (kg m ⁻³)		Comprimento/volume (km m ⁻³) [†]		Total Acumulado (km m ⁻²) *		Porcentagem do total*		
	Ninho	Área adjacente	Ninho	Área adjacente	Ninho	Área adjacente	Ninho	Área adjacente	
Murundu (+ 110) §	0.60		0.06		10.52		1.05		2.18
Murundu (+ 100)	0.69		0.27		11.55		5.67		11.74
Murundu (+ 50)	0.66		0.33		11.62		11.48		23.75
0-50	0.28 ^a	0.62 ^b	0.14	0.31	12.20	8.63	17.58	4.31	36.38
50-100	0.24	0.35	0.12	0.18	9.86	5.69	22.51	7.16	46.59
100-200	0.68 ^a	0.04 ^b	0.68	0.04	12.42	1.79	34.93	8.95	72.28
200-300	0.25 ^a	0.03 ^b	0.25	0.03	5.24 ^a	0.58 ^b	40.18	9.53	83.13
300-400	0.49	0.01	0.49	0.01	8.15 ^a	0.23 ^b	48.34	9.76	100

§ O valores entre parênteses com sinal de mais (+) representam a altura do murundu a partir da superfície original do solo (~ 1,6 m abaixo topo do murundu).

† Valores obtidos a partir das medidas do peso seco de raízes finas encontradas em quatro amostras de 800 cm³ de solo realizadas à cada intervalo de profundidade, para cada poço escavado. Para se chegar ao valor em km m⁻³ foi utilizada as relações peso(g):comprimento (km) de raízes finas, fornecido por Nepstad (1989): 1.895km:lg (raízes < 1 mm diâmetro) e 0.155 km:lg (raízes entre 1 e 2 mm). Uma vez os valores do peso das raízes convertidos em quilômetros, estes foram divididos pelos volume de solo de cada amostra (800 cm³). Após a conversão de cm³ em m³ chegou-se aos valores em km m⁻³ apresentados na tabela.

* Os valores nesta coluna, apresentados com densidade de comprimento de raízes, foram calculados multiplicando-se os valores da coluna anterior pelo intervalo de profundidade (em metros) e acumulados ao valor calculado para o intervalo anterior.

‡ Valor acumulado (km m⁻²) de cada intervalo de profundidade, dividido pelo total acumulado no intervalo de 300-400 cm e multiplicados por 100.

- As letras *a* e *b* indicam comparação estatística entre as médias de ninho e áreas adjacentes. Letras distintas indicam a presença de diferenças estatísticas ao nível de $p <$

contendo proporções de 50 e 90 % de detrito (Figura 3.13). A mesma comparação entre as alturas médias das mudas dos diferentes tratamentos foi realizada em termos de biomassa vegetal seca. A Tabela 3.10 mostra a proporção de biomassa (em gramas) investido pelas mudas em estruturas aéreas (folhas e caule) e em raízes, indicando que também para biomassa a diferença entre os tratamentos foi a mesma que a encontrada para altura. A proporção da biomassa investida em folhas, caule e raízes não variou, contudo, entre os tratamentos.

O estresse hídrico sofrido pelas árvores de *Banara guianensis* estabelecidas sobre os murundus (ninhos A, I, Q e R) foi em média (\pm DP) superior ($0,51 \pm 0,33$, $n = 48$) àquelas ocorrendo fora do murundu ($0,32 \pm 0,25$, $n=25$, $t = 2,3$, $p < 0,05$). Por sua vez a relação entre o estresse hídrico das árvores foi relacionado com as suas respectivas distâncias ao centro dos ninhos após transformação dos dados por logaritmo na base 10 (somado a 1) ($n=73$, $F = 5.5$, $p = 0,02$), mas a distância das árvores ao centro do ninho explicou muito pouco ($r^2=0.07$, dados transformados) da variação observada no potencial hídrico (Figura 3.14).

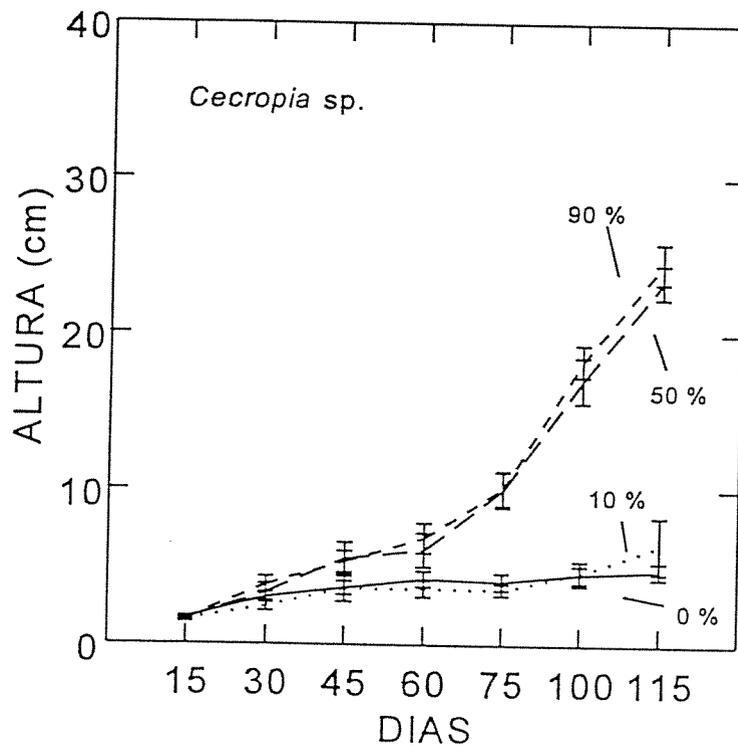


Figura 3.13. Crescimento em altura de plântulas de *Cecropia sp.* em vasos contendo proporções de 0 (controle), 10, 50 e 90 % de matéria orgânica retirada das cavidades de detrito de ninhos de *Atta sexdens* misturado com solo mineral. O solo mineral foi retirado de uma profundidade de quatro metros em área da floresta secundária da Fazenda Vitória sem influência dos ninhos.

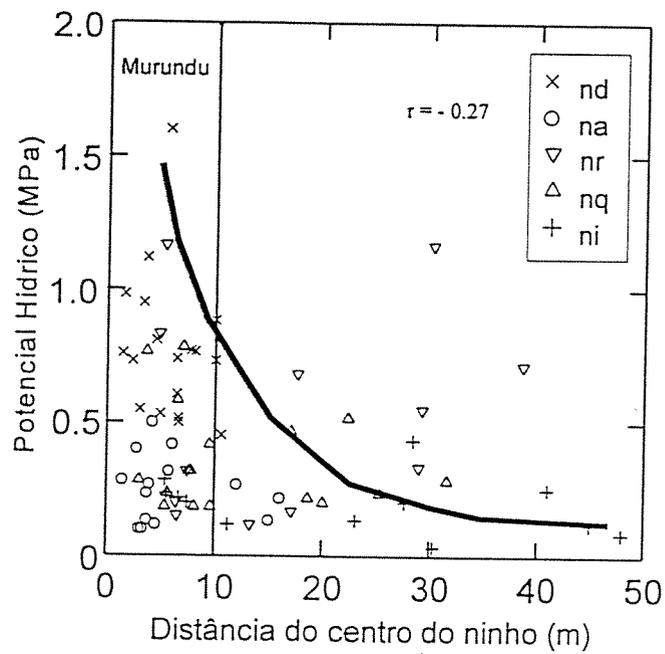


Figura 3.14. Relação entre o potencial hídrico de árvores de *B. guianensis* e a distância de cada uma ao centro de ninhos de *Atta sexdens* na Fazenda Vitória. A linha vertical delimita a área do murundu. Os símbolos indicam os diferentes ninhos (a, d, i, q, r) ao redor dos quais mediu-se o potencial hídrico das árvores de *B. guianensis*.

Tabela 3.10 Médias (\pm DP) do peso seco (g) de diferentes frações (folha, caule e raiz) de mudas de *Cecropia* sp. plantadas em vasos com diferentes percentagens de detrito retirado de cavidades subterrâneas de ninhos de *Atta sexdens* e misturado ao solo mineral. Os valores médios foram obtidos do peso de 15 mudas por tratamento, após 180 dias do início do experimento.

	Percentagem de Detrito			
	0 % (controle) n=10	10 % n=10	50 % n=8	90 % n=9
Folhas	0.11 \pm 0.09	0.32 \pm 0.36	1.52 \pm 0.50	1.70 \pm 0.32
Caule	0.04 \pm 0.04	0.07 \pm 0.17	0.64 \pm 0.20	0.72 \pm 0.17
Raíz	0.05 \pm 0.04	0.07 \pm 0.09	0.68 \pm 0.35	0.55 \pm 0.13
Total	0.19 \pm 0.16 ^a	0.47 \pm 0.57 ^a	2.85 \pm 0.86 ^b	2.97 \pm 0.54 ^b

As letras *a* e *b* indicam comparação estatística entre as médias. Letras distintas indicam a presença de diferentes estatísticas (ANOVA, $n=37$, $F=61.4$, $p < 0.001$).

DISCUSSÃO

Efeitos dos ninhos sobre a estrutura físico-química do solo

Um dos efeitos mais evidente das formigas cortadeiras do gênero *Atta* sobre o solo é, certamente, em termos físicos. Por exemplo, Autoriori (1947) cita que um ninho de *A. sexdens rubropilosa*, com cerca de seis meses de idade (ca. 100 m²), pode remover mais de 40 T de solo (ca. 20 m³). Em ambientes com alta densidade de ninhos maduros (> 40 m²), como é o caso nas florestas secundárias da Amazônia (ca. 3-7 ninhos ha⁻¹, Vasconcelos & Cherret 1995) e do cerrado brasileiro (ca. 14 ninhos ha⁻¹, Schoereder & Coutinho 1990) a área sob influência direta dos ninhos das saúvas pode ser superior a 10 %. Na floresta secundária da Fazenda Vitória, contudo, a área afetada pelos ninhos de *A. sexdens* foi de cerca de 2 %. Contudo, este valor pode ser maior a longo prazo. Perfecto & Vandermeer (1993) estimou que ninhos de *A. cephalotes* na Costa Rica podem afetar toda uma área de floresta entre 200 e 300 anos através do balanço entre abandono/mortalidade e fundação de novas colônias. Novas colônias ocupariam áreas não ocupadas pelas abandonadas ou mortas. Este fato pode também explicar a ocorrência de “manchas” de solo solto que ocorrem em solo profundo (entre 1 e 9 m) em áreas de floresta primária na Amazônia encontrados por Carvalheiro & Nepstad (1996). Tais “manchas” lembram bastante cavidades subterrâneas construídas por saúvas embora ocorram distantes de qualquer ninho de saúva, abandonado ou não.

Os estudos pioneiros do efeito de formigas cortadeiras sobre o solo (veja referências citadas em Weber 1972) já sugeriam o gênero *Atta* como sendo um grupo de espécies importantes nos processos de homogeneização do solo dos Neotrópicos (p.e. van der Voorde 1962). Alvarado *et al.* (1981), em um estudo na Costa Rica, reportou que *Atta cephalotes*, transporta solo dos horizontes AB e B para a superfície do solo, produzindo

um novo horizonte A, e sugere que esta espécie seja agente formador de sub-horizontes. Esta formação de sub-horizontes ficou evidente pelo depósito de solo profundo, de coloração avermelhada, nos murundus de alguns ninhos de *Atta sexdens*, na Fazenda Vitória.

Todas as alterações impostas pela ação das saúvas sobre o solo durante a construção e manutenção dos ninhos, resultam em mudanças nas características físicas e químicas do solo, como previsto pelas hipóteses Ha-He. A primeira evidência de que esta suposição seja verdadeira provém dos dados da textura do solo. O resultados obtidos, indicam que a grande proporção de areia (5-10 %) encontrada nas primeiras camadas (0-50 cm) de solo do murundu foi superior àquela encontrada no solo da floresta primária (1-2 %) que não sofrem ação das saúvas. Este aumento na proporção de areia no solo do murundu pode ser devido a retirada de parte da argila através de processos de lixiviação, uma vez que não há alteração na proporção de areia das camadas profundas, isto é, não houve transporte de área de camadas inferiores para as superiores. Alterações da textura decorrentes da atividade de saúvas, contudo, tem sido reportada para outras espécies. Alvarado *et al.* (1981), por exemplo, registrou aumento de 44 % para 70 % na proporção de argila do solo, quando da formação do murundu de *A. cephalotes*. As mudanças na textura do solo tem sido também observado para outras espécies não cortadeiras (Paton *et al.* 1995 e referências incluídas). Por exemplo, na Austrália, *Camponotus intrepitus* e *Aphaenogaster longiceps*, alteram a textura do solo, sendo que a primeira enriquece o solo do murundu com silte e argila (Cowan *et al.* 1985) e a segunda forma um pequeno murundu com pequenos grão de areia com argila aderida entre eles (Humphreys & Mitchell 1983, citado em Cowan *et al.* 1985).

As alterações na textura do solo dos ninhos de *Atta sexdens*, foram acompanhadas por significativas mudanças nos parâmetros físicos tais como a resistência a penetração, densidade aparente e porosidade do solo, corroborando a hipótese Ha. A porosidade do solo dos ninhos foi superior àquela da floresta primária e pastagem, especialmente em

relação ao volume de macroporos, o que resultou em diferenças significativas na resistência à penetração e densidade, principalmente em solo profundo (> 100 cm).

O aumento na porosidade e a diminuição da densidade e resistência do solo sob efeitos dos ninhos pode ser resultado da ação de dois fatores: (1) escavação do solo pelas formigas e (2) deposição de matéria orgânica estocada no interior das cavidades de detritos. Ambos tem a capacidade de aumentar a agregação das partículas constituintes do solo. No primeiro caso, as formigas abrem cavidades, muitas vezes, preenchendo-as com solo trazido de profundidade superiores. O solo contido nestas cavidades apresenta um arranjo na forma de pequenos “grãos”, os quais são formados e transportados por uma única operária, o que dá ao solo uma estrutura granulada e portanto com mais espaço entre suas partículas constituintes. Devido a isto, a resistência à penetração do solo depositado dentro das cavidades é baixa (abaixo da capacidade de registro do aparelho usado), as quais devem apresentar uma reduzida densidade e elevada porosidade. Este arranjo de partículas do solo depositado nas cavidades é facilmente observado sobre a superfície dos ninhos que estão em plena atividade de escavação. Como esperado, o solo dos murundus apresenta baixa resistência e densidade e elevada porosidade.

As mudanças no arranjo das partículas do solo nos ninhos de *Atta sexdens*, também podem ocorrer pela decomposição da matéria orgânica contida dentro das cavidades de detrito. A decomposição da matéria orgânica tem a capacidade de formar e manter agregados de partículas de solo (Uehara & Gilman 1981, Oades, *et al.* 1989). Isto explicaria a baixa resistência e densidade aparente e elevada porosidade do solo profundo nos ninhos. Isto acontece exatamente nos intervalos de profundidade onde as cavidades de detritos ocorrem em maior quantidade (100-200 e 200-300 cm). A agregação das partículas pode, ainda, ser mantida pela ação de cátions (p.e. Ca^{++} , Mg^{++} e K^{+}) presentes no solo. A disponibilidade destes cátions está diretamente relacionada com a concentração de matéria orgânica. Os cátions são capazes de ligarem-se quimicamente à partículas de solo negativamente carregadas formando “pontes” entre agregados

mantendo-os unidos (Paul & Clark 1989).

As alterações na estrutura física do solo geralmente promove alterações correspondentes nas características químicas e hidrológicas. O aumento na porosidade e agregação de partículas do solo resultam no aumento da capacidade de retenção de nutrientes e armazenamento de água (Hillel 1980). Basicamente, toda a alteração química promovida pelas saúvas resulta da retirada, durante a escavação das cavidades, de solo mineral em profundidade e, portanto, pobre em nutrientes, substituindo-o por matéria orgânica. A incorporação de matéria orgânica realizada pelas saúvas e seus efeitos sobre o solo do ninho, pode estar refletida nos menores valores de pH. Valores mais baixos de pH em água indicam maior quantidade de matéria orgânica e confirma parte da hipótese Hb.

O resultado das alterações promovidas pelas saúvas sobre o solo, está refletida em mudanças na concentração ($\mu\text{g g}^{-1}$) e estoques dos nutrientes analisados. Parte da alteração na distribuição das concentrações dos nutrientes nos ninhos é devido a ação mecânica das saúvas sobre o solo. Durante a atividade de escavação as saúvas transportam partículas do solo mais profundo, geralmente mais pobre em nutrientes, para a superfície (murundu) ou para o interior de cavidades vazias. Simultaneamente, a superfície do murundu recebe constante depósito de liteira. O depósito de solo sobre o murundu, intercalado com o de liteira, gera uma distribuição das concentrações de nutrientes mais uniforme ao longo do perfil do solo do murundu se comparada com a superfície das áreas adjacentes. Em profundidade (100-300 cm), os aumentos na disponibilidade de alguns nutrientes, especialmente K e NO_3^- , aparentemente é resultado direto da decomposição da matéria orgânica estocada pelas formigas dentro de cavidades subterrâneas, principalmente as de detritos. O material contido dentro destas cavidades mostrou-se altamente enriquecido de todos os seis nutrientes analisados, se comparado ao solo adjacente às cavidades e ao solo das áreas sem a influência dos ninhos. Como resultado, o estoque (concentração x densidade do solo) total de nutrientes no solo dos ninhos foi

maior do que nas áreas adjacentes corroborando a hipótese Hb.

Algumas indicações de que os detritos produzidos pelas saúvas são fontes importantes de nutrientes tem sido registrado por alguns autores. Haines (1978, 1995), por exemplo, encontrou aumentos significativos, principalmente de P, N e Ca, e também de raízes, nos depósitos de detritos de *A. colombica*. Esta espécie, contudo, não deposita os dejetos da colônia em cavidades subterrâneas, como as demais espécies de saúvas, mas sim sobre a superfície do solo. Desta mesma forma, as cavidades de detrito nos ninhos de *A. sexdens* representam uma fonte rica em nutrientes que são liberados, via decomposição, para o solo ao lado. Especialmente para K^+ e NO_3^- , os aumentos foram significativos (527 % e 1431 % respectivamente) no solo profundo dos ninhos. Tal fato reforça a idéia de que o detrito armazenado pelas saúvas promove aumento na quantidade de nutrientes disponíveis no solo ao lado das cavidades. K^+ e NO_3^- têm baixa valência (número de ligações químicas possíveis), pois estão fracamente ligados à sítios de trocas de cátions, como partículas de solo ou de matéria orgânica, e por consequência apresentam elevada mobilidade. Desta forma, podem facilmente percolar de dentro das cavidades de detrito para o solo ao lado e abaixo. Este enriquecimento do solo do ninho pôde ser observado também para Ca e Mg, mas com menos intensidade. Com valência maior do que K, íons de Ca e Mg permanecem mais fortemente ligados a matéria orgânica e portanto com menos possibilidade de percolar.

Apesar das cavidades de detrito representarem uma fonte de nutrientes para as plantas, seus efeitos sobre a fertilidade do solo dependerá da quantidade de matéria orgânica estocada no seu interior, que está relacionada com o volume de solo ocupado pelas cavidades. Nos três ninhos escavados (ninhos C, G e I) onde as medidas de nutrientes foram realizadas, o volume de solo ocupado pelas cavidades foi variável entre ninhos (1 até 30 %) o que sugere que em alguns deles o detrito pode ter pouco efeito sobre o solo. Contudo, é possível que grande parte desta variação seja devido a diferenças de idade e tamanho das colônia ou ainda pela escolha do ponto de perfuração dos poços. O

centro dos murundus (ponto mais elevado) foi escolhido como ideal para abertura dos poços. Contudo, em algumas escavações exploratórias iniciais realizadas em alguns ninhos (há dúvidas sobre a espécie de saúva), indicaram que nem sempre as escavações neste ponto garantem que o maior número de cavidades seja encontrado. Se isto procede, é possível que a maioria dos ninhos escavados apresentem um volume de solo ocupado por cavidades de detrito muito maior do que aquele estimado neste estudo, chegando próximo ao valor encontrado para o ninho A (30 % do volume de solo do ninho).

Não somente a quantidade de matéria orgânica estocada nas cavidades subterrâneas de ninhos de saúvas podem resultar em aumento na disponibilidade de nutrientes no solo. A qualidade desta matéria também é importante. As saúvas apresentam forte seletividade na escolha de plantas para o corte (Hölldobler & Wilson 1990) as quais estão relacionadas com a concentração de nutrientes e compostos secundários nas folhas. Por exemplo, *Atta cephalotes*, é capaz de discriminar espécies vegetais ou folhas com um elevado teor de nitrogênio (Berish 1985), um elemento supostamente importante para o crescimento do jardim de fungo (Martin & Martin 1970). Isto poderia explicar as altas quantidades de nitrato encontradas no solo dos ninhos em profundidade, uma vez que os processos de mineralização de nitrogênio depende de uma grande quantidade de matéria orgânica rica em nitrogênio (baixa razão C:N) disponível para ação bacteriana. A incorporação, após processamento pelo fungo simbiote, deste material vegetal rico em N dentro das cavidades de detritos pode, portanto, explicar as elevadas concentrações de NO_3^- produzido por processos de nitrificação no solo dos ninhos em profundidade o qual estaria disponível para absorção direta pelas raízes.

O ninhos de *A. sexdens* não exercem qualquer efeito sobre a emissão de gases traço (NO , N_2O) e CO_2 . A grande variação encontrada entre os diferentes períodos de medidas, não permitiram um teste adequado das hipóteses sugeridas (Hc e Hd). No entanto, os elevados valores das emissões de N_2O registrados a partir dos olheiros em algumas ocasiões de amostragem, podem estar relacionados à distribuição, em profundidade, de

NO_3^- no solo dos ninhos. Uma vez que NO_3^- (e também NH_4) representam o substrato necessário para ação bacteriana para produção de NO e N_2O (denitrificação) (Davidson 1991, Davidson & Schimel 1995), é possível que parte significativa desta produção aconteça em profundidade nos ninhos e que estes gases escapem para atmosfera através dos canais subterrâneos construídos pelas saúvas. Isto explicaria também as variações diárias no fluxo de N_2O e CO_2 a partir dos olheiros. O maior fluxo de gases registrado durante o período noturno, estaria ligado à uma possível desobstrução dos canais que antecede o início da atividade de forrageio de *A. sexdens*, que geralmente ocorre durante à noite.

Efeito do ninho sobre a água no solo

A porosidade, a textura e a estrutura do solo determinam seu potencial de capilaridade (força com que a água é retida no solo) e sua condutividade hidráulica (quantidade de água que atravessa o solo por unidade de tempo). Estes, por sua vez, influenciam a quantidade de água disponível para plantas que o solo é capaz de armazenar (Hillel 1980, Kramer 1983). Se as alterações físicas e químicas no solo dos ninhos de *A. sexdens* resultam no aumento em sua porosidade e agregação, este pode armazenar mais água (hipótese He.). O aumento no volume de solo ocupado por macroporos, em relação aos microporos, registrado para o solo dos ninhos, deve aumentar sua capacidade em armazenar água, uma vez que no interior dos macroporos a água é mantida com uma tensão menor do que nos microporos e, portanto, fica mais disponível para as plantas. Os resultados das estimativas de ADP_{max} , indicam uma tendência de aumento no solo dos ninhos, principalmente nos intervalos de profundidade onde a porosidade foi maior, embora este aumento não tenha sido superior a 3 %.

Apesar de ADP_{max} ser maior no solo dos ninhos, o volume de água (VAS) estocado no seu interior foi significativamente menor. Contudo, o fato de VAS_{TDR} dos ninhos ter sido menor, isto não representa que a água disponível para plantas (ADP_p) seja também

menor, uma vez que esta é estabelecida pela diferença entre o volume de água no solo e o volume no ponto de murchamento de folhas. As medidas de ADP_p foram similares, principalmente durante a estação seca quando a água disponível para plantas tenderam a zero, tanto em profundidade (> 50 cm) como nas camadas próximas a superfície. Com o abastecimento do solo pelas chuvas a disponibilidade de água foi maior no solo próximo a superfície, tanto no solo dos ninhos como no das áreas adjacentes. Assim como na estação seca, as diferenças na ADP_p não foram significativas entre o solo dos ninhos e áreas adjacentes, exceto para o mês de fevereiro de 1998. Tal resultado pode ser devido a três fatores. Primeiro, o índice pluviométrico do período de medidas de TDR pode não ter sido suficiente para demonstrar a capacidade extra do solo dos ninhos em armazenar água. Segundo, esta capacidade máxima não foi atingida pois a água retirada do solo pela grande quantidade de raízes encontradas nos ninhos. Finalmente, é possível que parte da água precipitada seja drenada através dos canais subterrâneos dos ninhos ou grandes macroporos, deixando de abastecer o solo. Contudo, a drenagem no solo da Fazenda Vitória tende a permanecer próxima de zero, mesmo durante a época chuvosa (Jipp *et al.* 1998).

Efeito dos ninhos sobre a vegetação

Diversos fatores são responsáveis pelo sucesso do estabelecimento e crescimento de plantas em um determinado ambiente. Tais fatores podem ser divididos entre aqueles ligados ao solo (textura, pH, aeração, temperatura, fertilidade, etc), aqueles relacionados ao clima (precipitação, a energia radiante, vento, pressão de vapor, etc.) (Kramer 1983) e ainda aqueles ligados fatores bióticos (competição, herbivoria, predação etc.) (Harper 1977). As saúvas interferem de maneira expressiva sobre as relações entre plantas e seu ambiente e potencialmente podem definir fisionomias vegetais, especialmente durante os processos de sucessão secundária (Fowler *et al* 1989). Nas próximas seções, discute-se os

diferentes resultados obtidos sobre as influências de *A. sexdens* sobre a vegetação secundária como consequência das alterações promovidas pelos seus ninhos sobre o solo.

Raízes

A distribuição e abundância de raízes está relacionada à disponibilidade de água e nutrientes no solo (Jeffrey 1987, Cuevas & Medina 1988, Jackson et al. 1990) e onde este apresenta-se com baixa resistência mecânica (Carvalho & Nepstad 1996, Bennie 1991). O crescimento é facilitado quando a competição, com raízes vizinhas por um determinado recurso, é reduzida. Qualquer alteração em um destes parâmetros deverá ter grande influência sobre as relações solo-planta.

A. sexdens promove várias alterações físico-químicas no solo que possivelmente estão relacionadas com os elevados valores de biomassa e densidade de raízes finas e grossas no solo sob efeito do ninho (hipótese Hf). A biomassa de raízes grossas no solo dos ninhos foi significativamente superior (cerca de duas vezes) a encontrada no solo adjacente, e ocorreram em profundidade maiores, embora não tenha havido diferença significativa no número de espécies de raízes. Este aumento na biomassa de raízes grossas nos ninhos, está relacionado com a baixa resistência do solo. Cabe ressaltar que a biomassa de raízes grossas medida no solo das áreas adjacentes aos ninhos estão próximos aos encontrados em um estudo sobre a diversidade e biomassa de raízes realizados na Fazenda Vitória por Reston & Nepstad (1994). Estes autores descreveram 48 espécies de raízes ocorrendo no solo da floresta secundária ao longo de um perfil de 9 metros de profundidade e observaram que cerca de 80 % da biomassa das raízes estava localizada entre 10 e 50 cm de profundidade. O valor encontrado neste estudo no solo das áreas adjacentes foi cerca de 94 % (77 % para o murundu). Contudo, não foi observado a ocorrência de raízes abaixo de dois metros no solo da floresta secundária como encontrado por Reston & Nepstad (1994), exceto no solo sob influência dos ninhos, o que

representou em média 3 % da biomassa total.

Os ninhos também apresentaram efeito positivo sobre a densidade de raízes finas (< 2 mm) (hipótese Hf.). A densidade do comprimento (km m^{-3} ou km m^{-2}) obtida em cada intervalo de profundidade, foi cerca de cinco vezes maior no solo dos ninhos se comparado ao solo das áreas adjacentes, indicando que a hipótese Hd. é verdadeira. Em um estudo sobre a distribuição de raízes finas, Nepstad (1989) reportou, para o solo da floresta primária adjacente à área de estudo na Fazenda Vitória, o valor de 12 km de raiz por m^2 para a profundidade de 0-3 metros, sendo que cerca de 87 % da biomassa concentrou-se no primeiro metro de solo. Este resultado é semelhante ao encontrado neste estudo (10 km m^{-2}) nas áreas adjacentes ao ninhos, sendo que, neste caso 73 % da biomassa está concentrada no primeiro metro de profundidade. Ambos os valores são inferiores aos observados nos ninhos onde o comprimento total acumulado de raízes finas chegou a 48 km m^{-2} e cerca de 80 % maior daquele registrado no solo das áreas adjacentes ($9,76 \text{ km m}^{-2}$). Cerca de 20 % do total de raízes finas concentraram-se no murundu. Excluindo a contribuição do murundu para o valor total de comprimento de raízes no solo dos ninhos, o valor total encontrado foi de 36 km m^{-2} , ainda muito superior àquele encontrado no solo da floresta secundária.

A combinação de menor resistência e densidade do solo e do acúmulo de matéria orgânica dentro das cavidades subterrâneas, deve explicar grande parte do aumento de raízes finas no solo do ninho em profundidade, especialmente nas cavidades de detritos dos ninhos, pois concentraram matéria orgânica rica em nutrientes. Haines (1978) por exemplo, reportou uma maior quantidade de raízes crescendo em áreas de depósito de detritos de *A. colombica* se comparado ao solo intacto. Carvalheiro & Nepstad (1996) demonstraram que “manchas” de solo solto podem ocupar até 1,2 % do volume do solo na floresta primária adjacente à área de estudo na Fazenda Vitória e concentrar de 2 à 6,5 % do comprimento total de raízes finas. Estes autores relacionaram muitas destas “manchas

à cavidades antigas de detritos ou fungos construídas por saúvas.

Crescimento vegetal e Estresse hídrico

Se estas alterações impostas pelas saúvas sobre o solo são relevantes para a vegetação, a presença dos ninhos de *A. sexdens* devem ter um efeito positivo sobre as taxas de crescimento das plantas estabelecidas no solo sob seu efeito (hipótese Hg.). Contudo, a relação entre a taxa de crescimento em diâmetro de árvores e a distância do centro ninho não foi significativa para nenhuma das nove espécies avaliadas. Desta forma, o crescimento de árvores estabelecidas próximas ou sobre os ninhos não foi distinta daquelas ocorrendo distantes. A mesma relação também não foi significativa quando as espécies foram analisadas por classe de tamanho, o que indica que não há influência dos ninhos tanto em árvores menores (e possivelmente mais jovens) ou maiores (adultas) (Moutinho, dados não publicados). Esta falta de resposta da vegetação aérea à presença dos ninhos aparentemente pode ser explicada por quatro diferentes hipóteses: (1) a influência física-química do ninho vai muito além dos limites do murundu, (2) as árvores estabelecidas a distâncias relativamente grandes (> 5 m) podem explorar o volume de solo sob efeito do ninho, (3), apesar das alterações promovidas pelos ninhos sobre o solo, estas não são suficientes para conferir vantagens à vegetação e (4) a vegetação amostrada ($DAP > 2$ cm) está dentro de uma faixa etária ou tamanho na qual o crescimento em diâmetro é lento para mostrar diferenças significativas a curto prazo.

A primeira hipótese, contudo, parece não ser apropriada. Algumas escavações preliminares ao estudo aqui descrito foram realizadas em um ninho na Fazenda Vitória. Estas escavações consistiram na abertura de três poços, utilizando uma retro-escavadeira, alinhados no sentido do centro do murundu para a periferia, formando uma trincheira. O primeiro poço foi escavado próximo ao centro do ninho, o segundo imediatamente ao lado do murundu e último a cerca de cinco metros do segundo poço. Em todos os três poços

mediu-se a resistência do solo à penetração (Moutinho, dados não publicados), um parâmetro positivamente relacionado a porosidade e densidade, e alterado pela presença dos ninhos. Estas medidas não foram incluídas formalmente no corpo de resultados deste Capítulo, pois não existiu certeza de que o ninho escavado pertencia realmente a *A. sexdens*. O resultado, portanto, sugere que a influência dos ninhos restringe-se aos limites do murundu.

A segunda hipótese pode ser verdadeira. Durante a determinação das espécies de raízes grossas em um dos ninhos na Fazenda Vitória, foram coletadas raízes de uma espécie de cipó, *Memora flavida*, cuja a planta mais próxima estava à 15 metros do ninho. Deste modo, é possível que as plantas estabelecidas distantes do ninho possam, potencialmente, ser beneficiadas pela sua presença. Além disto, várias outras espécies são capazes de lançar raízes a vários metros de profundidade (Nepstad *et al.* 1995, Reston & Nepstad 1994, Reston 1998) ocupando assim facilmente o solo sob efeito dos ninhos.

A terceira hipótese pode também ser verdadeira, pelo menos nos casos onde os ninhos não apresentam tamanho suficiente para produzir efeitos significativos sobre o solo ou que a matéria orgânica estocada no ninho não apresenta qualidade nutricional relevante para espécies vegetais. Apesar da hipótese de que ninhos de formigas sejam sítios ricos em nutrientes disponíveis para plantas e que podem promover crescimento vegetal, especialmente de plântulas (Beattie & Culver 1977), poucos estudos que envolvem experimentação tem sido realizados para testá-la. O trabalho Horvitz & Schemske (1986) é um dos poucos exemplos onde se tenta usar experimentos controlados para avaliar o efeito dos ninhos sobre o crescimento vegetal. Estes autores encontraram aumentos na concentração de nutrientes (p.e. NO_3^- , Mg, matéria orgânica, Fe e alguns micronutrientes) em ninhos de *Pachycondyla harpax*, uma espécie não cortadeira, em relação ao solo ao lado. Contudo, eles não identificaram qualquer resultado significativo do solo do ninho sobre o crescimento de plântulas de *Calathea ovandensis*. No entanto, evidência de que ninhos promovem o crescimento vegetal são encontrados. Por exemplo, Beattie (1985)

relata que plântulas de *Viola* spp., um gênero de mirmecófilas (i.e. associadas à formigas) apresentaram crescimento facilitado quando próximas à ninhos de formigas, embora eles não identificaram qual fator, ligado aos ninhos, foi importante para determinar tal resultado.

Finalmente, a quarta hipótese pode explicar a falta de diferenças em crescimento de árvores estabelecidas sobre os ninhos em relação àquelas distantes. Em um estudo recente, Garrettson, *et al.* (1998) reportam que ninhos ativos de *A. cephalotes* diminuem a diversidade e abundância de plântulas (< 10 cm de altura) e quando abandonados este padrão se inverte. Para plantas maiores (10-100 cm) este padrão não foi tão nítido. Embora a estrutura de ninhos de *A. cephalotes* seja diferente dos de *A. sexdens*, pois o primeiro caracteriza-se por uma clareira e o outro por um murundu, é possível que o efeito dos ninhos de *A. sexdens* seja mais nítido sobre plântulas. Além disto, o fato de ninhos *A. sexdens* não apresentarem clareiras é possível que este efeito seja positivo, mesmo sobre colônias ativas.

Os resultados dos estudos em vasos, contudo, reforça a idéia de que o material estocado dentro das raízes pode ter efeito direto sobre o crescimento vegetal. As mudas de *Cecropia* sp. plantadas em vasos onde o material estocado dentro das cavidades foi misturado ao solo mineral nas proporções de 50 e 90 %, foi cerca de cinco vezes maior do que em vasos controle (somente solo mineral). Isto sugere que os ninhos de saúvas podem representar sítios ricos em nutrientes com papel relevante no processo de sucessão. Uma discussão mais detalhada de outros benefícios para a vegetação promovido pelos ninhos de *A. sexdens* encontra-se no capítulo seguinte.

As indicações de que os ninhos facilitam o crescimento de raízes as quais podem captar um volume maior de água do solo, sugere que árvores crescendo próximas aos ninhos sofram um menor estresse hídrico do que estabelecidas há vários metros de distancia (hipótese Hg, em parte). Os resultados sobre o estresse hídrico sofrido por

árvores de *B. guianensis* crescendo próximas e distantes dos ninhos apresentam uma relação inversa ao esperado pela hipótese. Houve uma fraca relação negativa entre a distância das árvore ao centro do ninho com seus respectivos índices de estresse hídrico. Uma vez que não há diferenças na água disponível para plantas (ADP_p) entre o solo dos ninhos e áreas adjacentes, tal estresse pode ser consequência de uma maior competição radicular por este recurso uma vez que a biomassa de raízes finas no solo dos ninhos é consideravelmente maior.

Todos os efeitos dos ninhos de *A. sexdens* sobre as características físico-químicas do solo demonstrados neste estudo, sugerem que esta espécie representa um dos principais componentes animais envolvidos no processo de “bio-pertubação” (reação entre animais, plantas e solo mineral que altera o solo por agregação de suas partículas, transporte, mistura e depósito de matéria orgânica, Paton et al. 1995), em áreas de floresta secundária na Amazônia.

CAPÍTULO IV

AS SAÚVAS COMO FATOR CHAVE NA SUCESSÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA

INTRODUÇÃO

Alguns fatores tem sido sugeridos como determinantes do processo de sucessão florestal na Amazônia, após distúrbios causados pelo homem sobre a floresta nativa. Este estão relacionados com (1) o tipo, a intensidade e a duração do distúrbio sofrido (Uhl *et al.* 1988), (2) a composição de espécies remanescentes no banco de sementes e de propágulos (Saldarriaga *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1996) (3) o ambiente abiótico (e.g. quantidade de luz, água e nutrientes) e (4) o biótico (e.g. predadores e dispersores de sementes, herbívoros) (Nepstad *et al.* 1996, Vieira 1997). Os dois primeiros determinam as espécies disponíveis para a colonização e os restantes as espécies que vão sobreviver.

As saúvas, assim como outras espécies formigas não cortadeiras, participam ativamente do processo de sucessão, contribuindo na determinação da direção e a velocidade da recuperação florestal em pastagens (Nepstad *et al.* 1991, Nepstad *et al.* 1995, Vasconcelos & Cherret 1998, Moutinho 1998). Neste capítulo, é discutido o papel das saúvas (*Atta* spp.) como um dos fatores chave influenciando os processos de sucessão florestal em pastagens abandonadas da região Amazônica.

As saúvas e a sucessão florestal em pastagens abandonadas: impactos negativos

O impacto negativo mais evidente das saúvas sobre o processo de recuperação florestal em pastagens abandonadas é sua ação na predação de sementes e herbivoria de plântulas e da vegetação adulta.

Alguns experimentos de predação de sementes realizados em uma área de pastagem abandonada na Fazenda Vitória (veja Capítulo II), por exemplo, indicaram que mais de 80% das sementes de 6 espécies de árvores da floresta primária depositadas sobre o solo foram removidas após 20 dias (Nepstad *et al.* 1996, 1998). A taxa de remoção, contudo, foi dependente do peso e tamanho da sementes. Após 10 dias de exposição, praticamente todas as sementes pequenas (< 0,02 g) foram removidas (Nepstad *et al.*, 1996), principalmente por espécies pequenas de formigas (Nepstad *et al.*, 1996, Moutinho 1998), tais como *Pheidole* sp (1,5 - 2,0 mm de comprimento corporal), uma formiga granívora e *S. gr. saevissima* (2,0 - 2,5 mm), uma formiga de fogo (Moutinho 1998). Já as sementes de tamanho intermediário (0.1 - 1 g) foram freqüentemente levadas por *A. sexdens*. Somente as sementes de maior tamanho (> 5 g), sofreram, aparentemente, maior predação por roedores (Nepstad *et al.* 1996). Uma vez que a grande maioria das espécies de sementes que chegam à pastagem, via dispersores, são pequenas (Nepstad *et al.* 1991, da Silva *et al.* 1995), as espécies de formigas de tamanho reduzido (< 2.5 mm) podem ter importância relativamente elevada, como barreira à recuperação florestal. Estas espécies podem coletar grande número de sementes pois procuram ativamente os recursos e são capazes de recrutar grande número de companheiras de ninho para a tarefa de busca e transporte de itens alimentares. *A. sexdens* também representa um predador de sementes potencialmente importante já que se utiliza de sementes de tamanho relativamente maior, as quais apresentam maior probabilidade de germinar no solo da pastagem (Nepstad *et al.* 1996). No entanto, é possível que o modo de forrageio de *A. sexdens*, isto é, utilizando-se de trilhas bem definidas, acabe por reduzir sua relevância como predador de sementes em pastagens. Em experimentos de predação de sementes realizados na área de pastagem abandonada da Fazenda Vitória, foi possível verificar que as sementes carregadas por *A. sexdens* foram somente aquelas que por acaso foram distribuídas ao lado (ca. 10-20 cm) das trilhas de forrageio (Vasconcelos & Moutinho, dados não publicados).

É através da herbivoria que *A. sexdens* atua como uma barreira relevante à

recuperação florestal (Nepstad *et al.*, 1991, Vasconcelos & Cherret 1997). Nepstad *et al.* 1996, observaram que mais de 30 % da folhagem de seis espécies de plântulas, entre espécies arbóreas e arbustivas, foi removida após 16 dias de exposição nas pastagens abandonadas. Somente as plântulas com algumas semanas de idade e com reserva em tecidos secundários, sobreviveram ao ataque de *A. sexdens* em pastagens. Um resultado semelhante foi conseguido por Vasconcelos & Cherrett (1997) para outra espécie de saúva, *A. laevigata*, na região de Manaus, Amazônia central. Estes autores revelaram que 50 % das plântulas emergentes em um campo agrícola abandonado foram atacadas pelas saúvas. A mortalidade foi maior (18 %) para aquelas plântulas atacadas em relação as não atacadas (0.6 % de mortalidade). Parte deste ataque intensivo das saúvas sobre a vegetação que se estabelece em área recém abandonadas (< 5 anos), pode ser devido a simplicidade do ambiente e as características da vegetação pioneira. Em ambientes estruturalmente mais simples a probabilidade de encontro do recurso vegetal mais adequado pelas saúvas aumenta (Blanton & Ewel 1985). Além disto, as espécies pioneiras apresentam concentrações relativamente reduzidas de compostos secundários em suas folhas (Coley 1983). Tais características podem torná-las mais palatáveis às saúvas (Shepherd 1985, citado em Vasconcelos & Cherret 1995).

Além do efeito da herbivoria sobre as plântulas, o corte de folhas de plantas adultas pelas saúvas em pastagens de estágios de sucessão mais avançados (p.e. 10-15 após o abandono), pode representar um fator preponderante nos rumos da recuperação florestal. Na Fazenda Vitória, *A. sexdens* foi seletiva na escolha de plantas para o corte, como geralmente acontece em ambientes florestais (Rockwood & Hubbell 1987, Blanton & Eweel 1985). Cerca de 10 espécies de árvores (DAP > 2 cm) da floresta secundária foram utilizadas com frequência por *A. sexdens*, o que representou 20 % do total das espécies inventariadas. Contudo, estas espécies juntas, contribuíram com cerca de 40 % da biomassa vegetal da floresta secundária e 60 % do número total de árvores (Tabela 2.1). É possível, portanto, que grande parte da biomassa cortada por *A. sexdens* na

Fazenda Vitória é provenientes de espécies com dominância elevada na floresta secundária e portanto de fácil encontro.

Os impactos da herbivoria de saúvas sobre a vegetação, contudo, depende do volume de folhas removidas por estes insetos. Cherret (1986) calculou, baseado em vários estudos, que cerca de 12 % do volume de folhas são removidas pelas saúvas nos ambientes onde ocorrem. Blanton & Ewel (1985) calcularam que *A. cephalotes*, em uma área de sucessão florestal (ca. 10 anos de idade) na Costa Rica, pode remover 3 % da área foliar. A herbivoria promovida pelas saúvas sobre a vegetação da floresta secundária, contudo, é difícil de ser avaliada. Estudos deste tipo requerem uma abordagem experimental geralmente trabalhosa e difícil de ser controlada. Vasconcelos e Cherret (1997), por exemplo, não encontraram diferenças significativas na recuperação da vegetação em pastagens, entre áreas onde *A. laevigata* foi excluída, com aquelas expostas ao seu ataque. Os autores sugerem, contudo, que este resultado seja devido ao tamanho reduzido das parcelas que delimitaram as áreas de exclusão e da baixa densidade de colônias na área de estudo. No entanto, é evidente a diminuição da atividade de corte com o avanço da sucessão florestal.

As saúvas e a sucessão florestal em pastagens abandonadas: impactos positivos

Os efeitos negativos das saúvas sobre a vegetação em regeneração podem ser contrabalançados por efeitos positivos. Se por um lado as saúvas cumprem, em algum grau, o papel de predadores de sementes, por outro, elas podem dispersá-las durante o transporte até o ninho. Na Fazenda Vitória, observações não sistemáticas da atividade de *A. sexdens* sugerem que um grande número de sementes é “perdido” ao longo da trilha durante o transporte até o ninho (obs. pes.). Isto implicaria provavelmente num modo de dispersão, uma vez que as sementes manipuladas e abandonadas pelas saúvas parece não perder a viabilidade para germinação (Roberts & Heithaus 1986). As sementes podem

permanecer viáveis mesmo após serem carregadas para dentro da colônia. Por exemplo, sementes de *Davilla kuntia* (cipó de fogo) encontradas nas cavidades de detritos a mais de três metros de profundidade em um ninho de *A. sexdens* escavado na Fazenda Vitória, germinaram após exposição a luz e umidade (obs. pes.). Além disto, é possível que as saúvas sejam capazes de auxiliar na germinação de sementes através da remoção da polpa de frutos (como observado algumas vezes na Fazenda Vitória) e registrado por alguns autores (Oliveira *et al.* 1995).

Os efeitos positivos mais importantes das saúvas sobre o desenvolvimento da vegetação em pastagens recém abandonadas (< 5 anos) aparentemente estão relacionados, aos seus ninhos. Na fase inicial da sucessão, a pastagem é invadida por várias espécies pioneiras, como *Solanum crinitum*, *Cordia multispicata*, *Cecropia* spp. e *Vismia* spp. Estas espécies necessitam, de modo geral, de condições propícias para se estabelecerem nas pastagens. As sementes de muitas espécies pioneiras permanecem dormentes no solo e só germinam após longos períodos de luz e variação na temperatura (Bazzar & Pickett 1980). As plântulas destas espécies são ainda exigentes por altas concentrações de nutrientes para viabilizar o seu desenvolvimento rápido, e a concorrência por estes recursos com as gramíneas das pastagens pode reduzir sua expectativa de vida (Bazzar & Pickett 1980). Este parece ser o caso da relativa baixa sobrevivência de mudas de *S. crinitum* quando plantadas em áreas de pastagem abandonada (Nepstad *et al.* 1996).

Os ninhos de saúva, contudo, podem propiciar sítios adequados para os estabelecimento destas espécies pioneiras em pastagens amazônicas como sugerido para outras regiões. Por exemplo, ninhos de *A. vollenweideri* em pastagens no Paraguai são responsáveis pela formação de ilhas de vegetação (Jankman 1978, Farji Brener & Silva 1995b, Farji Brener & Silva 1996). A sucessão vegetal sobre o ninho, inicia-se após a morte da colônia com o colonização por espécies de cactos e finaliza-se após o estabelecimento de plantas lenhosas (Jankman 1978). Em savanas da Venezuela o mesmo processo acontece. O estabelecimento de espécies de árvores florestais em pequenos

bosques são positivamente associadas a presença de ninhos de *A. laevigata* (Farji Brener & Silva 1995b), especialmente uma espécie, *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) (Farji Brener & Silva 1996). Os ninhos ainda impõem aumentos significativos de N, Mg, Ca e carbono orgânico ao solo onde ocorrem (Farji Brener & Silva 1995b). A formação de vegetação associada a murundus também tem sido descrito para outras espécies de insetos sociais, como os cupins (Diniz *et al.* 1986, Oliveira-Filho & Furley 1990). Os cupinzeiros em regiões de cerrado estão ativamente envolvidos na formação de ilhas de vegetação, pois propiciam às plantas um sítio mais adequado ao crescimento vegetal, principalmente em áreas que sofrem alagamentos (Oliveira-Filho & Furley 1990). O solo dos cupinzeiros ainda tendem a apresentar maior concentração de nutrientes (Diniz *et al.* 1986). Tais processos de formação de “ilhas de vegetação” tem sido indicado como um dos processos que dão início a sucessão florestal em pastagens (Vieira *et al.* 1994, da Silva *et al.* 1996).

Na pastagem abandonada da Fazenda Vitória foi possível observar uma concentração de vegetação arbustiva (principalmente *S. crinitum* e *C. multispicata*) sobre vários murundus de *A. sexdens* (Figura 4.1). Inicialmente, a germinação de sementes destas espécies pioneiras sobre os ninhos, poderia ser viabilizado por um maior período de insolação, uma vez que o solo do murundu permanece mais exposto do que aquele da pastagem. Uma vez rompida a barreira de germinação, as plântulas disporiam de um solo com características mais adequadas para o desenvolvimento vegetal como a baixa densidade e alta porosidade do solo, que propiciariam um crescimento rápido das raízes. No caso das pastagens abandonadas, especialmente na Amazônia oriental, o principal fator abiótico que causa grande mortalidade de plântulas, é o estresse hídrico, devido a seca intensa durante alguns meses (Nepstad *et al.* 1996). Finalmente, o crescimento rápido e o estabelecimento desta vegetação estaria garantida pela maior concentração de nutrientes no solo dos ninhos, especialmente em profundidade. O acesso das plantas ao solo profundo dos ninhos poderia ser garantido pela baixa resistência do solo ao

crescimento das raízes e também por uma tendência de algumas espécies em apresentarem um desenvolvimento radicular rápido, por exemplo, *Vismia guianensis* e *S. crinitum*, (Dias-Filho, dados não publicados, citado em Dias-Filho & Dawson 1995).

A hipótese de que os ninhos de saúva facilitariam o estabelecimento de vegetação pioneira em áreas de pastagens abandonadas, tem implicações importantes para a recuperação florestal. *C. multispicata* e *S. crinitum* são espécies consideradas formadoras de “ilhas de vegetação” em pastagens (Nepstad *et al.* 1991, Vieira *et al.* 1994). Sob plantas de *C. multispicata*, por exemplo, o número de sementes depositadas, geralmente por pássaros e morcegos, é cerca de 15 vezes maior se comparado ao número depositado na pastagem aberta (Vieira *et al.* 1994). Estas sementes quando depositadas sobre o murundu geralmente não são carregadas para dentro do ninho. Deste modo, os ninhos de saúva estariam garantindo a criação destas ilhas, as quais viabilizariam a recuperação florestal em áreas alteradas (da Silva *et al.* 1995, Vieira *et al.* 1994). Os efeitos positivos dos ninhos permaneceriam ao longo do processo de desenvolvimento da vegetação, mesmo após a morte da colônia (Garretson *et al.* 1998).

Ainda como efeito benéfico, as saúvas podem aumentar a diversidade de espécies vegetais. Durante a atividade de corte de folhas, as saúvas freqüentemente produzem aberturas no dossel das florestas quando as árvores que atacam acabam morrendo e formando “clareiras” (Fowler *et al.* 1989). Assim como acontece em clareiras produzidas pela queda natural de árvores, a morte de árvores atacadas pelas saúvas promoveriam sítios adequados, por exemplo, para a germinação de espécies de sementes que dependem de radiação solar direta ou ainda promoveria o crescimento de plântulas que estavam suprimidas pelo sombreamento da copa.

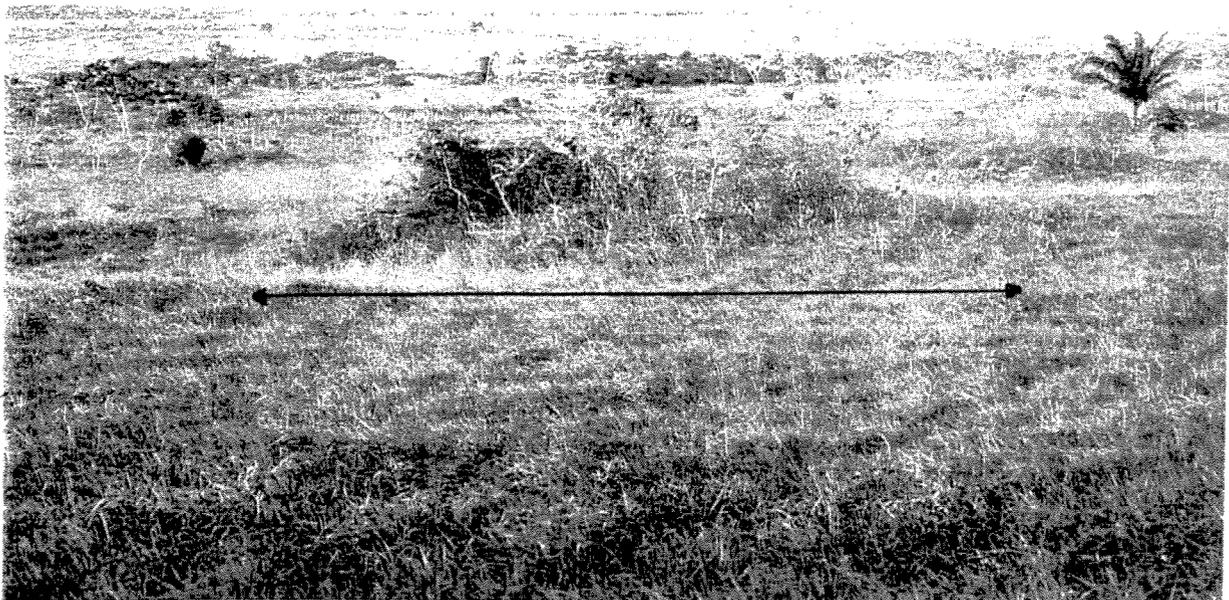


Figura 4.1. Ninho de *Atta sexdens* (seta) em pastagem abandonada da Fazenda Vitória. Note a concentração de vegetação arbustiva sobre o murundu, indicando que ninhos de saúvas em pastagens podem representar um sítio propício ao estabelecimento plântulas pioneiras ou que o capim não cresce sobre os ninhos. As espécies mais comuns sobre o murundu são *Solanum crinitum* e *Cordia multispicata*, ambas formadoras de “ilhas de vegetação” (veja texto para mais detalhes).

*O balanço entre efeitos positivos e negativos das saúvas sobre a
sucessão florestal em pastagens*

O papel das formigas na recuperação florestal em pastagens da Amazônia deve ser avaliado pelo balanço entre seus efeitos negativos e positivos. A dinâmica deste balanço certamente deve estar condicionada, diretamente, à alguns parâmetros populacionais, tais como idade, tamanho e densidade das colônias. Além disto, o tempo transcorrido após o abandono do pasto, que determina a biomassa vegetal acumulada acima do solo, a abertura do dossel, a composição florística e a condições abióticas, são importantes para caracterizar o status das saúvas como facilitadoras ou não da recuperação florestal em pastagens.

A densidade de colônias ativas de saúvas em ambientes abertos e nas florestas secundária jovens é bastante superior em relação àquela observada em ambientes florestados velhos ou primários (Vaconcelos & Cherrett 1995). Portanto, é de se esperar que, no caso de sistemas florestais em desenvolvimento sobre pastagens abandonadas, a densidade, tamanho e a atividade de colônias de *Atta*, e neste caso *A. sexdens*, deverá aumentar até um certo limite. Este limite pode ser estabelecido por parâmetros como tempo de abandono, biomassa e diversidade de espécies vegetais, além de competição entre colônias. Assim, é possível avaliar em que ponto as saúvas poderão ter um papel mais benéfico ou mais prejudicial à recuperação florestal. Uma tentativa de estabelecer este limite, está representada pelo modelo gráfico apresentado na Figura 4.2. Tomando-se a biomassa acima do solo e/ou a densidade de espécies de árvores (eixo *y* a direita) como parâmetros para avaliar o estágio de sucessão das propriedades da floresta secundária, é possível estabelecer sua relação com a densidade de ninhos (eixo *y* a esquerda), ao longo do tempo de recuperação florestal (eixo *x*). Para a construção do modelo gráfico, foram utilizados os dados de biomassa vegetal arbórea apresentados por Uhl *et al.* (1988) para pastagens com diferentes idades (1-8 anos) de abandono no

nordeste do Pará, município de Paragominas. Contudo, somente aquelas pastagens classificadas pelos autores como sendo de uso moderado foram incluídas no modelo. Isto deve-se ao fato de que os dados sobre a densidade das colônias, provém de levantamentos realizados na floresta secundária da Fazenda Vitória a qual sofreu uso moderado. O valor de biomassa vegetal para florestas com idade de 17 anos, foi estimado a partir de levantamento na floresta secundária da Fazenda Vitória no ano de 1994. Já o valor para florestas de 20 anos foi estimado na mesma floresta da Fazenda Vitória dois anos depois (1996) (Stanley, dados não publicados). A densidade de ninhos, exclusivamente de *A. sexdens*, foi determinada nas áreas da Fazenda Vitória abandonadas recentemente (< 3 anos) e para a floresta secundária (20 anos). A densidade de colônias de *A. sexdens* em florestas secundárias jovens (ca. 7 anos de idade) e velhas (ca. 15 anos) foi obtida de Vasconcelos & Cherret (1995), que realizaram medidas também na Fazenda Vitória e arredores.

A análise da Figura 4.2 sugere que nos primeiros 10 anos da sucessão vegetal na Fazenda Vitória, houve um aumento rápido na densidade de ninhos de *A. sexdens* (ca. 0,60 ninhos ano⁻¹) atingindo seu ponto máximo (4,4 ninhos ha⁻¹) após este período, quando a floresta secundária atingiu cerca de 30 T/ha de biomassa viva acima do solo e cerca de 15-20 espécies de árvores (> 2 m de altura ou 2 cm DAP). A partir deste ponto, houve um declínio gradual no número de colônias (0,44 colônias ano⁻¹) ativas (i.e. aquelas com atividade visível de corte e escavação). A redução da densidade de colônias ativas de *A. sexdens* representa, obviamente, um aumento na densidade de colônias mortas ou inativas, mas cujas estruturas (murundus e cavidades subterrâneas) podem permanecer durante vários anos. Garrettson *et al.* (1998), em estudo na Costa Rica encontraram, por exemplo, um maior número e diversidade de espécies de plantas sobre ninhos abandonados de *A. cephalotes* do que no solo da floresta ao redor. Assim, pelo menos para a região do nordeste paraense, é possível especular que florestas crescendo em áreas de pastagens abandonadas que sofreram uso moderado (*sensu* Uhl *et al.* 1988),

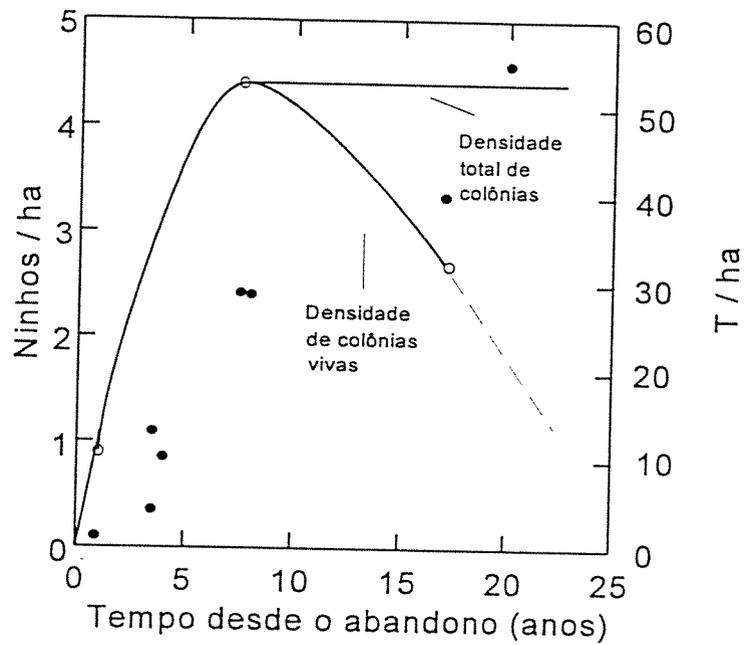


Figura 4.2. Relação entre densidade de ninhos de *A. Sexdens*, a biomassa vegetal viva e o tempo de recuperação da floresta secundária crescendo sobre pastagem abandonada. Veja texto para detalhes.

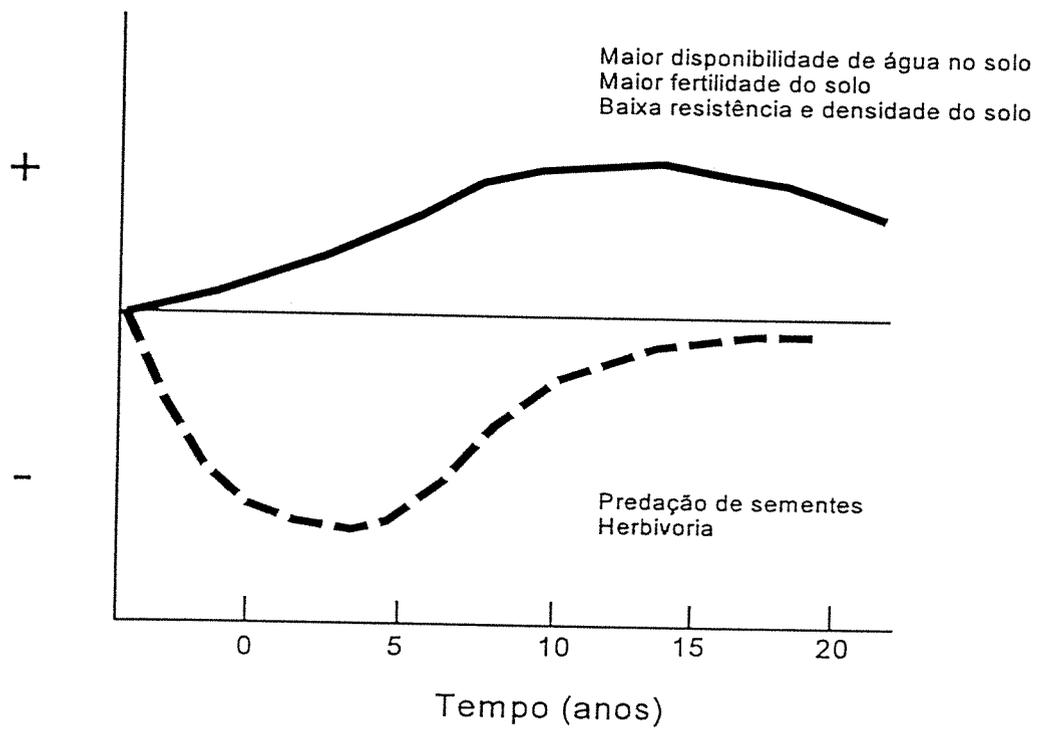


Figura 4.3. Balanço entre os efeitos benéficos (+) e prejudiciais (-) das saúvas à recuperação florestal em pastagens na Amazônia. Veja texto para detalhes.

com idade entre 15-20 anos e com cerca de 40 T/ha de biomassa, já não representam um habitat adequado para o estabelecimento de novas colônias ou para a sobrevivência das colônias maduras de *A. sexdens*. Diferentes hipóteses podem ser levantadas para explicar tal fenômeno. As florestas secundárias mais velhas e com maior biomassa podem, por exemplo, representar um ambiente onde o encontro das plantas utilizadas pelas saúvas dificultado, ou que não permitam luminosidade suficiente para o aquecimento dos ninhos. Contudo, a densidade de colônias pode ser dependente do tipo de uso que a pastagem tenha sofrido. A recuperação da biomassa em pastagem de uso leve por exemplo, pode chegar a 50 T/ha em menos de 5 anos após o abandono (Uhl *et al.* 1988), tornando-se inadequada ao estabelecimento de ninhos de saúvas. Nestas florestas, a densidade seria baixa e/ou os ninhos teriam dimensões reduzidas ($< 40 \text{ m}^2$) em relação àquelas crescendo sobre pastagens abandonadas que sofreram uso moderado. Este fato pode explicar, em parte, por que algumas florestas secundárias da região oriental da Amazônia apresentam baixa densidade (< 1 ninho por ha) de ninhos de saúvas (obs. pes.).

A relação estabelecida na Figura 4.2 permite algumas previsões quanto ao balanço entre os efeitos positivos e negativos das saúvas no processo de recuperação florestal em pastagens. Este balanço está representado pelo modelo gráfico descrito na Figura 4.3. Inicialmente, deve-se separar e classificar os efeitos negativos dos positivos (eixo y). Os negativos neste caso estão representados essencialmente pela herbivoria (redução de área foliar e, por sua vez, da fotossíntese e do crescimento) e predação de sementes (redução da probabilidade de estabelecimento de plântulas). Os positivos são vários, tais como o aumento da fertilidade e aeração, diminuição da resistência e aumento da biomassa de raízes. A dispersão de sementes por *Atta* pode trazer um benefício para a recuperação, mas há poucos estudos que permitam definir melhor o seu papel como dispersor. A intensidade dos efeitos negativos (i.e. o aumento da distância da curva pontilhada da linha

horizontal que separa os dois tipos) aumenta com o incremento da atividade de corte e com a predação de sementes. Já a intensidade dos efeitos positivos (linha contínua), aumenta diretamente com o tamanho (volume de solo ocupado por cavidades) do ninho e quantidade de matéria orgânica estocadas nas cavidades subterrâneas. Ambos os efeitos são dependentes da densidade de colônias e do tempo. Quanto maior a densidade de colônias maduras, maior número de formigas em atividade de corte mas também maior a influência positiva dos ninhos sobre o solo. Desta forma, a predominância de um efeito sobre o seu antagônico, é mediada pelo tempo (ou idade) de recuperação da floresta. Em início da sucessão (1-3 anos após abandono), os efeitos negativos sobre a recuperação florestal devem ser proporcionalmente superiores aos positivos, pois a atividade de corte das formigas promove grandes impactos sobre o processo de estabelecimento da vegetação através da predação de semente e plântulas (Nepstad *et al.* 1996). Por outro lado, os ninhos ainda não apresentam tamanho e profundidade suficientes para promoverem efeitos significativos no solo. Além disto, é comum que as saúvas de colônias localizadas em áreas de floresta secundária velhas ou mesmo em pastagens ativas explorem plantas nas pastagens adjacentes em início de sucessão (obs. pes.) intensificando os efeitos negativos da predação de sementes e herbivoria sobre a vegetação.

Com o desenvolvimento da vegetação e aumento da sua biomassa, a situação se inverte. Os ninhos já maduros e grandes (apos 5-10 anos), começam a diminuir de atividade (Figura 4.2) uma vez que a floresta torna-se inadequada para a sua sobrevivência. Na fase final, os efeitos positivos são sensivelmente maiores em relação aos negativos, pois os ninhos mortos ou abandonados ainda mantêm um estoque considerável de matéria orgânica e, assim, continuam influenciando positivamente as características físico-químicas do solo. Portanto, é nesta fase final de sucessão que os ninhos de saúvas apresentam um papel positivo mais relevante, beneficiando o crescimento da floresta, possivelmente até seu estado de equilíbrio estável. Em resumo, o

papel das saúvas na sucessão florestal seria no sentido de acelerar o processo, principalmente na fase após o declínio da atividade de corte (após 10 anos de abandono).

Os fatores que potencialmente determinam o papel positivo ou negativo de saúvas para o processo de sucessão florestal em pastagens abandonadas amazônicas, são inúmeros. Este trabalho representa um passo inicial no sentido de avaliar sob que situação estes insetos podem ser benéficos ou prejudiciais à tais processos.. Com mais informações, é possível que no futuro as saúvas deixem de ter o status de grandes vilões da agricultura e sistemas florestais, evitando que muitas espécies tenham suas populações reduzidas a ponto de correrem risco de extinção.

LITERATURA CITADA

- Alvarado A., C. W. Berish e F. Peralta. 1981. Leaf cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anedepts in Costa Rica. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45: 790-794.
- Autoriori, M. 1947. Contribuição para o conhecimento da saúva. *Arquivos do Instituto de Biologia* 18: 39-70.
- Bazzaz F.A. and S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- Beattie A.J. & D.C. Culver. 1977. Effects of the mound nests of the ant, *Formica obscuripes*, on the surrounding vegetation. *The American Midland Naturalist* 97: 390-399.
- Beattie A.J. 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge University Press, Cmabridge.
- Berish C. W. 1985. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *The American Midland Naturalist* 115: 268-276.
- Blanton C.M. & J.J. Ewel. 1985. Leaf-cutting ant herbivory in succecional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology* 66: 861-869.
- Bennie A.T.P. 1991. Growth and mecanical impedance. In Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi, *Plant Roots. The Hidden Half*. Marcel Dekker, N.Y.
- Boletim da EMBRAPA. 1979. *Métodos de análise de solos e calcários*. Boletim Técnico 55: 1-26. Rio de Janeiro.
- Brener A.G.F. & J.F. Silva (1995). Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27: 250-253.
- Bundy, L.G. and J.J Meisinger. 1994. Nitrogen Availability Indices. In R.W. Weaver (ed.). *Methods of Soil Analysis: Part 2 Microbiological abd Biochemical Properties*. Soil Science Society of America, Madison.

- Carlson S. R. e W. G. Whitford. 1991. Ant mound influence on vegetation and soil in a semiarid mountain ecosystem. *The American Midland Naturalist* 126: 125-139.
- Carvalho K.O. & D.C. Nepstad. 1996. Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forests and pastures of eastern Amazonia. *Plant and Soil* 182: 279-285.
- Cicerone, R.J. 1987. Changes in stratospheric ozone. *Science* 237: 35-42.
- Clapperton C. 1993. *Quaternary Geology of South America*. Elsevier Science. N.Y.
- Cherret M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. In C.S. Lofgren & R.K. Vender Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Westview Press, Boulder.
- Coley P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Cox G. W., J. N. Mills e B. A. Ellis. 1992. Fire ants (Hymenoptera: Formicidae) as major agents of landscape development. *Environmental Entomology* 21: 281-286.
- Cowan J.A., G.S. Humphreys, P.B. Michell / C.L. Murphy. An assessment of pedoturbation by two species of mound-building ants, *Camponotus intrepitus* (Kirby) and *Iridomyrmex purpureus* (F. Smith). *Australian Journal of Soil Research* 22: 95-97.
- Crutzen P.J. 1979. The role of NO and NO₂ in the chemistry of the troposphere and stratosphere. *Annual Review of Earth Planet. Science* 237: 35-42.
- Culver D. C. e A. J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology* 64: 485-492.
- Cuovas, E. & E. Medina. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests: II Fine roots growth nutrients availability, and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76: 222-235.
- da Silva, J. M. C.; C. Uhl, and G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian Pasture. *Conservation Biology* 10: 491-503.

- Davidson, E.A., P.M. Vitousek, P.A. Matson, R. Riley, G. Garcia-Mendez & J.M. Maass. 1991. Soil emissions of nitric oxide in a seasonally dry tropical forest of Mexico. *Journal of Geophysics Resarch* 96: 15439-15445.
- Davidson, E.A. & S.E. Trumbore. 1995. Gas diffusivity and production of CO₂ in deep soils of the eastern Amazon. *Tellus* (47B): 550-565.
- Davidson E.A. & J.P. Schimel. 1995. Microbial processes of production and consumption of nitric oxide, nitrous oxide and methane. In P.A. Matson & R.C. Harriss (eds.). *Biogenic trace gases: measuring emissions from soil and water*. Blackwell Science, Oxford.
- Della Lucia T.M.C. 1993. As formigas cortadeiras. Editora Folha de Viçosa, Viçosa, MG.
- Dias-Filho, M. & T.E. Dawson. 1995. Physiological responses to soil moisture stress in two Amazonian gap-invader species. *Funcional Ecology* 9: 213-221.
- Diniz de Araújo Neto, P.A. Furley, M. Haridasan & C.E. Johnson. 1986. The murundu of the cerrado region of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2: 17-55.
- Durrant S.F. 1992. Inductively coupled plasma-mass spectrometry for biological analysis. *Trends in Analytical Chemistry* 11: 68-73.
- Farji Brener A. G. & J. F. Silva. 1995a. Leaf-cutting ants nests and soil fertility in a well-drained Savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27: 250-253.
- Farji Brener A. G. & J. F. Silva. 1995b. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Jornal of Tropical Ecology* 11: 651-669.
- Farji Brener A. G. & J. F. Silva. 1996. Leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12: 163-168.
- Fearnside, P. M. 1990. Predominant land uses in Brazilian Amazonia. In *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest*. A. B. Anderson, ed., 233-251, N.Y., Columbia University Press

- Fowler, H.G., M.I. Pagani, O. Aulino da Silva, L.C. Forti, V. Pereira da Silva & H. Luiz de Vasconcelos. 1989. A pest is a pest is a pest ? The dilemma of Neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental. Manejement* 13: 671-675.
- Garrettson, M., J.F. Stetzel, B.S. Halpern, D.J. Hearn, B.T. Lucey & J. McKone. 1998. Diveristy and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 17-26.
- Giller P. S. 1996. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity and Conservation* 5: 135-168.
- Haines B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ants, *Atta colombica* in Panama. *Biotropica* 10: 270-277.
- Haines B. L. 1995. Impact of leaf cutting ants on vegetation development at Barro Colorado island. páginas 99-111. In Golley F. B. e Medina E. (eds.). *Tropical Ecology Ecosystems*. Spring-Verlag, NY
- Harper J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, N.Y.
- Herkelrath W.N. 1991. Automatic, real-time monitoring of soil moisture in a remote field area with time domain reflectometry. *Water Resourcers Research* 27: 857-864.
- Hillel D.1980. *Fundamental of soil physics*. Academic Press INC, San Diego.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson 1990. *The Ants*. Harvard University Press. Cambridge.
- Horvitz C. C. e D. W. Schemske. 1986. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia* 70: 318-320.
- Jackson R.B., J.H. Manwaring & M.M. Caldwell. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344: 58-60.
- Jeffrey D.W. 1987. *Soil-Plant Relationships: an ecological approach*. Croom Helm, London.

- Jipp P.H., D.C. Nepstad, D.K. Cassel, and C. Reis de Carvalho. 1998. Deep soil moisture storage and transpiration in forest and pastures of seasonally-dry Amazonia. *Climatic Change* 39: 395-412.
- Jonkman, J.C.M. 1978. Nest of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 86: 25-34.
- Kramer P.J. 1983. *Water relations of plants*. Academic Press, Inc. San Diego.
- Koide, R.T., R.H. Robichaux, S.R. Morse & C.M. Smith. 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In R.W. Pearcy, J. Ehleringer, H.A. Mooney & P.W. Rundel (eds.). *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall. London
- Lavelle P., E. Blanchart & A. Martins. 1992. Impacts of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics, pp. 157-185. In R. Lal & P.A. Sanchez (eds.) *Myths and science of soils of the tropics*. SSSA Special Publication no. 29.
- Linden D.R., P.F. Hendrix, D.C. Coleman & C. Corves. 1994. *Faunal indicators of soil quality*. Special Publication no. 35, SSA, Madison, WI.
- Lockaby B. B. e J. C. Adams. 1985. Pedoturbation of a forest soil by fire ants. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49: 220-223.
- Malozmova, L. A. e N. P. Komyra. 1973. Effect of ants on soil. *Sov. I. Ecol.* 4: 450-452.
- Mariconi F.A. M. 1970. *As saúvas*. Editora Agronômica "Ceres", São Paulo.
- Martin M.M. & J.S. Martin. 1970. The biogeochemical basis for the symbiosis between the ant, *Atta colombica tonsipes*, and its food fungus. *Journal of Insect Physiology* 16: 109-119.
- Moutinho P.R.S. 1998. Impactos da formação de pastagens sobre a fauna de formigas: conseqüências para a recuperação florestal na Amazônia oriental. In C. Gascon & P.R.S. Moutinho (eds.) *Dinamica, recuperação e manejo da floresta amazônica*, INPA, Manaus, Brasil.
- Munsell Color 1990. *Munsell Soil Color Charts*. Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation, Baltimore, Maryland, USA.

- Nepstad D.C. 1989. Forest regrowth in abandoned pastures of eastern Amazonian: limitations to tree seedling survival and growth. Dissertação de Doutorado, Yale University.
- Nepstad D.C.; C. Uhl; & E.A.S. Serrão. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: Forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- Nepstad D.C., C.R. de Carvalho, E.A. Davidson, P. Jipp, P. Lefebvre, G.H. Negreiros, E.D. da Silva, T. Stone, S. Trumbore & S. Vieira. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- Nepstad D.C., P. Jipp, P.R.S. Moutinho, G. Negreiros & S. Vieira. 1995. The loss and recovery of forest health in seasonally-dry Amazonia: canopy seasonality, biomass and ants. In D. J. Rapport C.L. Gaudet & P. Calow (eds.) *Evaluating and monitoring the health of large-scale ecosystems*. NATO ASI Series, Vol I28, Springer-Verlag.
- Nepstad D.C., C. Uhl, C.A. Pereira & J.M.C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos*: 76: 25-39.
- Oades, J.M., G.P. Gillman, G.Uehara, N.V. Hue, M. van Noordwijk, G.P. Robertson & K. Wada. 1989. Interactions of soil organic matter and variable-charge clays. In . D.C. Coleman, J.M. Oades, G. Uehara (eds.) *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems*. Niftal, University of Hawaii.
- Oliveria-Filho, A.T. & P.A. Furley. 1990. Monchão, cocuruto, murundu. *Ciência Hoje* 11/61: 30-37.
- Oliveira P.S., M. Galetti, F. Pedroni & L.P.C. Morellato. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* 4:518-522.
- Paton, T.R., G. S. Humphreys e P. B. Mitchell. 1996. *Soils: a new global view*. Yale University Press, New Haven.
- Paul A. & F.E. Clark 1989. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Booknews, Inc.

- Perfecto, I. & Vandermeer J. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316-321.
- Petal, J. 1978. The role of ants in ecosystems. In M.V. Brian (ed.), *Production ecology of ants and termites* (International Biology Programme, no. 13). Cambridge University Press, N.Y.
- Pickles W. 1940. The effects of ants on the acidity of soils. *Entomol. Mon. Mag.* 76: 49-55.
- Pokarzhewsky A. D. 1981. The distribution and accumulation of nutrients in nest of ant *Formica polyctena*. *Pedobiologia* 21: 117-124.
- Porter S.D. 1994. *A Master Bibliography of Ant Literature*. Gainesville, Florida.
- Prince, W.J. 1979. *Spectrochemical Analysis by Atomic Absorption*. Heyden & Sons, London.
- Ribeiro, M. N. G. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica*. 1976; 6:229-233.
- Richeter, D.D. & L.I. Babbar. 1991. Soil diversity in the tropics. *Advance in Ecological Research* 21: 315-389.
- Roberts J.T. & E.R. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a Neotropical fig tree. *Ecology* 67: 1046-1051.
- Reston, T. & D.C. Nepstad. 1994. Diversidade de raízes profundas em mata primária e em área em processo de regeneração após uso para pecuária na Amazônia ooriental. *Agropecuária* 1: 329-336.
- Reston, T. 1998. Recuperação do sistema radicular profundo em uma floresta secundária na Amazônia oriental. In C. Gascon & P.R.S. Moutinho (eds.) *Dinamica, recuperação e manejo da floresta amazônica*, INPA, Manaus, Brasil.
- Rockwood L.L. & S.P. Hubbell 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia* 74: 55-61.
- Saldarriaga J.G., D.C. West, M.L. Tharp & C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of

- forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*: 76:938-958.
- Serrao, E. A. & J.M. Toledo. 1990. The search for sustainability in Amazonian. In A. B. Anderson (ed.). *Alternatives to Deforestation: Steps Toward Sustainable Use of the Amazon RainForest*. Columbia University Press. N.Y
- Serrão E.A.S. & A. Homma. 1993. Brazil country profile. In *Sustainable agriculture and the environment in the humid tropics*. National Research Council, Washington D.C.
- Schoereder, J.H. & L.M. Coutinho. 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicinae: Attini) de duas regiões de cerrado do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia* 34: 561-568.
- Scholander P.F, H.T. Hammel, E.D. Bradstreet & E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-356.
- Sombroek, W.G. 1966. *Amazon soils, a reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region*. PUDOC, Wageningen, Netherlands.
- Topp, G.C., J.L. Davis & A.P. Annan. 1980. Electromagnetic determination of soil water content: measurements in coaxial transmission lines. *Water Resource Research*. 16: 574.
- Topp, G.C. & J.L. Davis 1985. Measurement of soil water content using time domain reflectometry (TDR): a field evaluation. *Soil Science Society of America Journal*. 49: 19-24.
- Topp, G.C., Y.T. Galganov, B.C. Ball & M.R. Carter. 1993. Soil water desorption curves. In M.R. Carter (ed.), *Soil sampling and methods of analysis*. Canadian Society of Soil Science.
- Uehara G. e G. Gilman 1981. *The mineralogy, chemistry, and physics of tropical soils with variable charge clays*. Westview Press, Inc.
- Uhl, C.; R. Buschbacher, E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*: 76: 663-681.
- Van der Voorde, P. K. J. 1962. Leaf-cutting ants and the soil profile in Surinam. *Boor en Spade, Utrecht* 12: 1-5.

- Van Raij B. 1994. Soil testing and plants analysis in Brazil. *Commun. Soil Science and Plant Analysis*: 25: 739-751.
- Vasconcelos H.L. and J.M. Cherrett. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 2:107-113.
- Vasconcelos H.L. & M. Cherrett. 1998. Efeitos da herbivoria por saúvas (*Atta laevigata*) sobre a regeneração florestal em uma área agrícola abandonada da Amazônia central. In C. Gascon & P.R.S. Moutinho (eds.) *Dinamica, recuperação e manejo da floresta amazônica*, INPA, Manaus, Brasil.
- Vieira, I.C.G., C. Uhl & D.C. Nesptad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio*: 115:91-99.
- Vieira, I.C.G. (1997). Forest succession after shift cultivation in eastern Amazonia. Dissertação de Ph.D. pela Universidade de Stirling.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. (2 ed.), Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Weber, N.A. 1972. *Gardening Ants: The Attines*. Philadelphia, American Philosophical Society.