

MARCO ANTONIO PADILHA

**REMOÇÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS: EFEITO DO TAMANHO
DA SEMENTE, HÁBITAT E RIQUEZA DE ESPÉCIES**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia, para obtenção do título
de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2013

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

P123r
2013

Padilha, Marco Antonio, 1983-
Remoção de sementes por formigas: efeito do tamanho da
semente, hábitat e riqueza de espécies / Marco Antonio Padilha.
– Viçosa, MG, 2013.
x, 26f. : il. (algumas color.) ; 29cm.

Inclui anexos.

Orientador: José Henrique Schoereder

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 17-22

1. Formiga. 2. Ecologia. 3. Sementes - Dispersão. 4. Cerrados.
5. Mata Atlântica. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Animal. Programa de Pós-Graduação
em Entomologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.796

MARCO ANTONIO PADILHA

**REMOÇÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS: EFEITO DO TAMANHO
DA SEMENTE, HÁBITAT E RIQUEZA DE ESPÉCIES**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia, para obtenção do título
de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 28 de fevereiro de 2013

Tatiana Garabini Cornelissen
(Coorientadora)

Tathiana Guerra Sobrinho
(Coorientadora)

Ricardo Ildefonso de Campos

José Henrique Schoereder
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-graduação em Entomologia pela oportunidade de realização do curso de mestrado.

Ao meu orientador, José Henrique Schoereder, pela confiança depositada em mim, por sua paciência, sua calma e por dividir comigo sua experiência, sabedoria e criatividade científica.

À Tathiana Guerra Sobrinho pela co-orientação, com suas boas ideias, suas críticas e por sempre encontrar um espaço em seu tempo para me ajudar com prontidão e satisfação.

À Tatiana Cornelissen, também minha co-orientadora, primeiramente por ter me iniciado na Ecologia de insetos durante a graduação, permitindo a mim participar de seu grupo de pesquisa. E, finalmente, por me co-orientar neste trabalho de mestrado, tendo me ajudado desde a concepção do projeto e por sua intensa contribuição principalmente durante o trabalho de campo.

A Ricardo Ildfonso de Campos, membro da banca, pela contribuição no manuscrito e por ter me orientado no estágio em ensino, parte essencial para minha formação como acadêmico e futuro docente.

Aos meus colaboradores Carla Daniele Carvalho Guimarães, João Paulo Viana e Alysson DaMatta Barbosa pela inestimável ajuda no trabalho de coleta, desde a procura pelas áreas.

À D. Marisa e proprietários da Fazenda Casa Nova por permitirem a realização de meu trabalho em suas áreas particulares.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia de Insetos da Universidade Federal de São João Del Rei pelo apoio técnico.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Comunidades da Universidade Federal de Viçosa pela ajuda ao longo de todo o desenvolvimento deste trabalho e principalmente pela grande amizade.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Entomologia pelos valiosos ensinamentos.

À minha família pelo apoio sempre presente.

Aos meus amigos de república pela amizade e boa convivência, o que tornou tudo muito mais fácil.

A todos de quem eu talvez tenha esquecido, mas que de alguma forma contribuíram para que eu chegasse até aqui.

ÍNDICE

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MÉTODOS.....	4
2.1. Áreas de estudo.....	4
2.2. Coleta de formigas.....	5
2.3. Experimentos de remoção de sementes.....	6
2.4. Identificação dos espécimes.....	7
2.5. Análise dos dados.....	7
3. RESULTADOS.....	9
3.1. Composição da comunidade de formigas.....	9
3.2. Comportamento das formigas junto aos diásporos.....	9
3.3. Remoção de sementes.....	10
3.4. Espécies-chave.....	12
4. DISCUSSÃO.....	14
5. CONCLUSÕES.....	18
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	18
9. ANEXO.....	25

RESUMO

PADILHA, Marco Antonio, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2013. **Remoção de sementes por formigas: efeito do tamanho da semente, hábitat e riqueza de espécies.** Orientador: José Henrique Schoederer. Coorientadores: Tatiana Garabini Cornelissen e Tathiana Guerra Sobrinho.

As formigas são um dos grupos de animais mais importantes como dispersores de sementes. A remoção de sementes por formigas parece ser influenciada por quatro fatores: tamanho de diásporos, tipo de ambiente, riqueza de espécies de formigas e existência de espécies-chave de formigas. O objetivo do presente trabalho foi testar as seguintes hipóteses: 1) há mais remoção de sementes pequenas do que grandes tanto em Cerrado quanto em Mata Atlântica; 2) a taxa de remoção de sementes por formigas é maior em Cerrado do que em Mata Atlântica; 3) a frequência de eventos de remoção de sementes relaciona-se positivamente à riqueza de espécies de formigas nas duas formações; 4) no Cerrado, a remoção de sementes é aumentada pela presença de espécies-chave, ao contrário da Floresta, onde estas não devem ocorrer. O trabalho foi realizado em um fragmento de Cerrado e um de Floresta Atlântica, ambos em áreas particulares, situados na microrregião de São João Del Rei, MG, onde foram amostradas as comunidades de formigas e feitos experimentos de remoção utilizando-se sementes artificiais. Como resultados foram encontrados: 1) no Cerrado, a remoção de sementes pequenas foi maior do que a de sementes grandes, ao passo que na Floresta não houve diferença com relação ao tamanho da semente; 2) a remoção de sementes diferiu entre os ambientes apenas para as sementes pequenas, sendo maior sua remoção no Cerrado; 3) não houve correlação entre remoção de sementes e riqueza de formigas em nenhum dos dois ambientes, ao contrário do esperado; 4) conforme esperado, houve espécies-chave no Cerrado e não na Floresta. Ocorreram 13 espécies de formigas removedoras no Cerrado e oito na Floresta. Na Floresta, ao contrário do Cerrado, havia mais espécies que exploravam as sementes no local em vez de removê-las. Essas diferenças entre números de espécies removedoras nos dois ambientes, comportamento das formigas junto às sementes e a presença de espécies-chave no Cerrado podem ter sido determinantes das diferenças entre os padrões de remoção encontrados. As espécies-chave foram duas: uma delas, específica para sementes pequenas (*Pheidole oxyops*) e a outra, para as grandes (*Atta laevigata*). Ambos os

gêneros possuem características morfológicas e comportamentais que lhes possibilitam a eficiência como dispersores-chave de diásporos de diferentes tamanhos. Conclui-se para os fragmentos de Floresta e Cerrado estudados que a dispersão de sementes por formigas é um fenômeno não influenciado pela riqueza de espécies das dispersoras, mas em Floresta Atlântica é um mutualismo totalmente difuso, enquanto no Cerrado a relação mutualística, apesar de também difusa, é marcada pela presença de espécies mais representativas na interação. O papel das variáveis “tipo de ambiente” e “tamanho do diásporo” é, pelo menos em parte, corroborado neste trabalho.

ABSTRACT

PADILHA, Marco Antonio, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2013. **Seed removal by ants: effect of seed size, habitat and species richness.** Advisor: José Henrique Schoereder. Co-advisors: Tatiana Garabini Cornelissen and Tathiana Guerra Sobrinho.

Ants are one of the most important groups in seed dispersal. Seed removal by ants seems to be affected by four factors: ant species richness, the existence of keystone ant species, type of habitat and the size of diaspores. The aim of this work was to test the following hypotheses: 1) the seed removal rate is higher for small seeds than for large ones in both Cerrado vegetation (Brazilian savanna) and Atlantic rain forest; 2) the rate of seed removal by ants is higher in cerrado than in Atlantic rain forest; 3) the frequency of seed removal events is positively related to ant species richness in both habitats; 4) in cerrado vegetation, seed removal is increased by the presence of keystone ant species, contrary to the forest, where these species do not occur. The work was carried out in fragments of cerrado and rain forest, both in private areas, located on the region of São João Del Rei town, Minas Gerais state, Southeastern Brazil, where the ant communities were sampled and experiments of seed removal were performed, using artificial seeds. The following results were found: 1) in cerrado vegetation, removal rate of small seeds was higher than that of large ones, while in forest there was no such difference; 2) seed removal rate varied between the habitats only for the small seeds, being higher in cerrado vegetation; 3) there was no correlation between seed removal and ant species richness in the two habitats; 4) according the expectation, there were keystone species in cerrado, and not in forest. Thirteen ant species were found removing seeds in cerrado and eight in forest. In forest, contrary to cerrado, there were more species that explored the seeds on the spot instead of removing them. These differences between the number of ant species in both environments, the ants' behavior in relation to the seeds and the presence of keystone species in cerrado seem to be determinants of differences between patterns of seed removal found. There were two keystone ant species: one of them being specific for small seeds (*Pheidole oxyops*), and the other, for the large ones (*Atta laevigata*). Both genera have morphological and behavioral characteristics that enable them to be efficient dispersers of diaspores of different sizes. Thus, for forest and cerrado

fragments studied, it is possible to conclude that seed dispersal by ants is not affected by the dispersers' species richness, but in Atlantic rain forest it is an evenly diffuse mutualism, while in cerrado vegetation, this mutualistic relationship, although being also diffuse, is marked by the presence of more representative species. The role of the variables "type of habitat" and "diaspore size" is, at least in part, corroborated in this work.

1. INTRODUÇÃO

A dispersão consiste no deslocamento de propágulos a partir da planta-mãe e, além de possibilitar a movimentação dos indivíduos, aumentando a sua distribuição espacial, evita a competição entre esta e as plântulas, que passam a ter maiores chances de sobrevivência (Cordeiro e Howe, 2003). De acordo com Janzen (1970), a dispersão também evita as altas taxas de predação e parasitismo que as sementes e/ou plântulas sofreriam caso se dispusessem em grandes densidades nas proximidades da planta parental, tornando-se potenciais manchas de recurso para predadores e parasitas específicos. A unidade de dispersão (propágulo ou diásporo) pode ser apenas a semente ou incluir o fruto ou também verticilos florais, os quais podem ser adaptações a diferentes agentes dispersores, tais como o vento, a água ou os animais (Noir *et al.*, 2002). O fenômeno da dispersão também possibilita a manutenção de povoamentos vegetais e da regeneração natural, além de permitir o fluxo gênico intra e entre populações. Desse modo, seu entendimento é essencial, por exemplo, para a recuperação de áreas degradadas por ação antrópica (Deminics *et al.*, 2009).

Recentemente, a dispersão de sementes vem sendo utilizada na pesquisa como uma medida do funcionamento de ecossistemas. Essa questão, que emergiu como central na Ecologia na última década, refere-se à relação entre a diversidade de espécies e as funções do ecossistema (Loreau *et al.*, 2001) e é, na maioria das vezes, documentada como positiva (Jonsson e Malmqvist, 2000; Zak *et al.*, 2003). Tais funções podem incluir a produtividade (Hector *et al.*, 1999), ciclagem de nutrientes (Heemsbergen *et al.*, 2004; Rubinstein e Vasconcelos, 2005; Srivastava *et al.*, 2009), polinização (Dauber *et al.*, 2010) e a dispersão de sementes (Crist, 2009), objeto do presente estudo.

As formigas são um dos grupos animais mais importantes na dinâmica de sementes (Hölldobler e Wilson, 1990). A dispersão de sementes por formigas, chamada mirmecocoria, tem sido descrita em diferentes habitats ao redor do mundo, envolvendo mais de setenta famílias de plantas e quatro subfamílias de formigas (Dunn *et al.*, 2007). Esse processo foi primeiramente investigado e descrito nas regiões áridas da Austrália e da África, onde é especialmente comum (Beattie, 1985). Como, de um modo geral, cada planta mirmecocórica pode ser

dispersa por muitas espécies de formigas, a mirmecocoria é um caso de mutualismo difuso (Zamora, 2000).

As plantas mirmecocóricas especializadas produzem um corpo gorduroso preso externamente à semente, chamado elaiossomo, que serve de alimento para as formigas, tendo surgido naqueles vegetais como uma adaptação à dispersão por estes insetos (Van der Pijl, 1969). Já as mirmecocóricas não especializadas são aquelas que não possuem elaiossomo, mas sim outras estruturas que são nutritivas às formigas, principalmente polpa de frutos, possibilitando também a dispersão por esses animais (Vander Wall e Longland, 2004). Esses frutos, adaptados à dispersão primariamente por mamíferos e aves, também podem ter suas chances de germinação aumentadas pela interação com formigas. Tal fato ocorre porque muitas sementes são abandonadas, regurgitadas ou defecadas por aves ou mamíferos frugívoros ainda com polpa aderida à sua superfície. As formigas podem então consumir os restos da polpa, limpando as sementes (Passos e Oliveira, 2002). Esse tipo de mirmecocoria não especializada pode ser referida como diplocoria, já que houve a participação de dois agentes dispersores. É especialmente comum em florestas tropicais devido à grande quantidade desses frutos que se tornam recurso para as formigas (Jordano, 2000), as quais passam a ser, portanto, dispersoras ocasionais.

O processo de dispersão por formigas se dá basicamente pela seguinte sequência de eventos: as formigas são atraídas pelo elaiossomo ou polpa e levam as sementes para o ninho, longe da planta parental, onde consomem apenas essas partes nutritivas e descartam as sementes nas câmaras de lixo ou em pilhas de rejeitos do lado de fora, dependendo da espécie da formiga (Hughes e Westoby, 1992). Nesses locais, as sementes germinam, beneficiadas pelo solo do formigueiro, que podem ter níveis adequados de nutrientes, porosidade, umidade e granulometria e pela própria manipulação pela formiga (Passos e Oliveira, 2004). Trata-se, portanto, de uma dispersão direcionada, por meio da qual as plantas-filhas podem colonizar habitats distantes e previsíveis no tempo e no espaço, alcançando locais mais apropriados para germinação e estabelecimento (Wenny, 2001). Os benefícios da interação para a formiga são indicados por Gammans *et al.* (2005). Nesse trabalho, foi verificado que, em termos de produção e peso de larvas, a dieta constituída de elaiossomo é mais benéfica para a colônia, quando comparada a outras dietas.

Um importante fator que influencia na remoção de diásporos por formigas é o seu tamanho. Pizo e Oliveira (2001) demonstraram ser este, juntamente com o conteúdo lipídico, o principal fator-chave da interação. Sendo as demais características semelhantes entre diásporos de diferentes espécies, as formigas transportam em maior quantidade os de menor tamanho (Leal e Oliveira, 1998). Além disso, Edwards *et al.* (2006), trabalhando com mirmecocóricas especializadas, demonstraram que a efetividade dessa relação mutualística é resultado de um *trade-off* entre o benefício nutricional para a formiga (tamanho do elaiossomo) e o custo ao transportar a semente (tamanho da semente).

Uma variável que deve ser considerada ao se estudar o fenômeno da mirmecocoria é a riqueza de espécies de formigas, pois parece haver uma relação direta entre a diversidade da mirmecofauna e remoção de sementes. Pizo e Oliveira (2000) e Passos e Oliveira (2003), encontraram correlação positiva entre a frequência de interações formiga-diásporo e a abundância relativa de cada uma das espécies de formiga envolvidas em tais interações. Peternelli (2007) comparou ambientes de floresta e pasto abandonado, tendo notado maior percentual de remoção de sementes por formigas na floresta e atribuído esse resultado à maior riqueza de espécies de formigas naquele ecossistema.

Outro elemento da diversidade de formigas a ser levado em consideração em relação à mirmecocoria é a existência de espécies-chave. Uma espécie considerada como chave em determinada função ecológica deve ser aquela que contribui para essa função de maneira tal que sua eventual exclusão ocasionaria perda significativa nas taxas de tais eventos ecológicos (Naeem *et al.*, 2009). No caso da dispersão de sementes, espécies-chave têm sido documentadas principalmente para a savana australiana (Majer *et al.*, 2011) e para as florestas temperadas da América do Norte (Heithaus *et al.*, 2005).

Por outro lado, no caso de plantas mirmecocóricas, Lengyel *et al.* (2009) apontam sua maior ocorrência em ecossistemas abertos, com solos de baixa fertilidade, como savanas, do que em outros ecossistemas com características opostas em relação ao solo e à cobertura vegetal, ou seja, florestas. Contudo, ainda não se sabe se esses padrões observados comparativamente entre as savanas e florestas de outras regiões biogeográficas se aplicam ao cerrado e a Floresta Atlântica no Brasil.

Sendo assim, a remoção de sementes por formigas parece ser influenciada por quatro fatores: riqueza de espécies de formigas, existência de espécies-chave de formigas, tipo de ambiente e tamanho de diásporos. Por ser geralmente documentada maior ocorrência de plantas mirmecocóricas em ambientes com formação vegetacional mais aberta e solo menos fértil, como savanas, supõe-se que o percentual de remoção de sementes por formigas seja maior nesses locais, em comparação com outros ecossistemas naturais, como florestas, pois nas savanas podem ocorrer mais espécies-chave de formigas dispersoras. Ademais, seja qual for o tipo de bioma, parece razoável supor que quanto maior a riqueza de espécies de formigas, maior será a frequência de eventos de remoção de sementes e que haja mais remoção das sementes de menor tamanho. É importante acrescentar que embora haja estudos envolvendo tamanho de diásporos dispersos por formigas em Floresta Atlântica e Cerrado, não há ainda nenhum que tenha sido feito de forma comparativa entre os dois ambientes, separando as variáveis “tamanho” e “tipo de hábitat”.

O objetivo do presente trabalho foi testar as seguintes hipóteses: 1) há mais remoção de sementes pequenas do que grandes tanto na Floresta como no Cerrado; 2) a taxa de remoção de sementes por formigas é maior no Cerrado do que na Floresta; 3) a frequência de eventos de remoção de sementes relaciona-se positivamente à riqueza de espécies de formigas nas duas formações; 4) no Cerrado, a remoção de sementes é aumentada pela presença de espécies-chave, ao contrário da Floresta, onde estas não devem ocorrer.

2. MÉTODOS

2.1. Áreas de Estudo

O trabalho foi realizado em duas áreas particulares, sendo uma delas, um fragmento de Cerrado com 19,88 hectares a 2,7 Km do município de Ritópolis, MG (21°00'S, 44°20'O) e a outra, um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual com 106,2 hectares a 9,7 Km do município de São Tiago, MG (20°57'S, 44°20'O). As duas áreas distam 13 km entre si e estão situadas na microrregião de São João Del Rei, mesorregião do Campo das Vertentes. Esta, segundo Scolforo e Carvalho (2006), caracteriza-se como uma “mancha” de fisionomia savânica, pontuada por fragmentos de floresta estacional semidecidual,

situada em meio ao domínio do bioma Floresta Atlântica. Tal fisionomia savânica característica da região é considerada como Cerrado “sensu stricto” (Gonzaga *et al.*, 2008).

A região apresenta clima do tipo Cwb, segundo a classificação de Köppen, ou seja, subtropical moderado úmido, também chamado tropical de altitude, com os meses mais quente e mais frio apresentando, respectivamente, temperaturas médias de 22 e 15°C. Apresenta duas estações bem definidas (verão quente e úmido e inverno frio e seco), com a precipitação média anual em torno de 1500 mm (Silva *et al.*, 2004).

2.2. Coleta de formigas

As coletas foram realizadas em fevereiro de 2012. Para a amostragem de formigas foram estabelecidas em cada uma das duas áreas (Floresta e Cerrado) dez parcelas de 10 X 10 m distantes 50 m entre si. Essa distância entre as parcelas deve garantir a independência das amostras, de modo que o desenho experimental proporcione repetições verdadeiras (fig. 1).

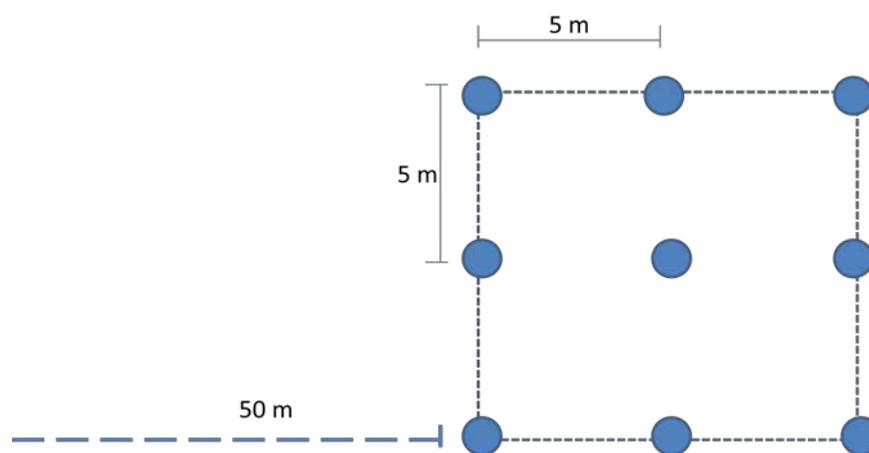


Figura 1: Desenho experimental mostrando uma parcela, com a disposição dos pontos amostrais e experimentais, bem como as distâncias entre estes e entre as parcelas.

Em cada uma das parcelas foram colocadas nove armadilhas do tipo *pitfall*, arranjadas em forma de um *grid* com as armadilhas distando 5 m entre si. Cada *pitfall* consistiu de um frasco plástico de 500 mL, enterrado com a borda ao nível do solo e preenchido em aproximadamente 1/3 de seu volume com solução de água e detergente neutro (9:1), permanecendo no campo por 48 horas.

2.3. Experimentos de remoção de sementes

Este trabalho foi realizado entre março e abril de 2012. Para os experimentos de remoção de sementes foram utilizadas sementes artificiais, feitas de acordo com um método modificado de Peternelli (2007): 100 g de sementes de girassol moídas e misturadas com 10 g de farinha de trigo, sendo a mistura homogeneizada com 100 mL de água destilada, resultando em uma pasta. Dessa pasta foram feitas as sementes artificiais em duas classes de tamanho (pequenas e grandes, com 4 e 12 mm de diâmetro, respectivamente), as quais foram posteriormente submetidas à secagem a 50°C por 2 horas. Passos e Oliveira (2003), com base em muitos trabalhos realizados em florestas tropicais, consideraram duas classes de tamanho: pequenos (maior diâmetro dos diásporos \leq 5 mm) e médios a grandes (maior diâmetro \geq 10 mm). Já em ambiente de Cerrado, Leal e Oliveira (1998) adotam três classes de tamanho: pequenos, médios e grandes, com aproximadamente 4, 8 e 12 mm de maior diâmetro, respectivamente. Assim, a adoção das classes de tamanho de 4 e 12 mm neste trabalho foi feita com o intuito de se enquadrar nas classificações dos trabalhos mencionados, mantendo o padrão metodológico para as duas áreas estudadas.

A utilização de sementes artificiais teve como objetivo permitir a variação de tamanho ao mesmo tempo em que se mantém a composição química constante e garantir a não introdução da espécie utilizada no local, já que o processo de trituração destrói o embrião da semente. Além disso, sabe-se que a remoção de sementes por formigas é fortemente correlacionada ao seu conteúdo lipídico, tanto em Cerrado (Christianini *et al.*, 2007) como em Floresta Atlântica (Pizo e Oliveira, 2000). É fato que as sementes de girassol, utilizadas no preparo das sementes artificiais, possuem aproximadamente 60% de sua constituição química composta de lipídios (Fassio e Cozzolino, 2004), porcentagem esta que é semelhante às dos frutos/sementes preferencialmente removidos pelas formigas (Pizo e Oliveira, 2000). Esses fatos levam a crer na eficiência da atratividade das sementes artificiais aqui empregadas.

Nas mesmas áreas (Floresta e Cerrado) e mesmas parcelas utilizadas para a coleta de formigas, foram estabelecidos depósitos de sementes em mesmo número e arranjo espacial feito para os *pitfalls*. Cada depósito de sementes consistiu de uma folha de papel-toalha sobre a qual foram dispostas 20 sementes artificiais (10 grandes e 10 pequenas). Os pontos amostrais foram montados às 7:00 h e

observados durante 8 horas consecutivas a fim de se registrarem as espécies de formigas transportando as sementes grandes e/ou pequenas. Foram considerados como transporte efetivo os eventos em que a formiga deslocava a semente a uma distância igual ou superior a 30 cm do ponto de origem. Para cada evento de remoção a formiga foi coletada e armazenada para identificação da mesma forma como descrito para o item 4.2. Adicionalmente, foram registrados os seguintes padrões de comportamento das mesmas em relação às sementes: transporta individualmente, transporta coletivamente (com recrutamento) e explora a semente no próprio local.

Depois de decorridas as 8 horas de observação e coleta, as sementes restantes foram deixadas no campo por 48 horas e, ao final desse tempo, foi verificado o percentual de sementes pequenas e grandes removidas em cada depósito. Durante esse período as mesmas foram protegidas por gaiolas de arame (15 X 15 X 15 cm; 1,5 cm de espessura da malha) para assegurar que as sementes não fossem levadas por vertebrados.

2.4. Identificação dos espécimes

As formigas coletadas foram triadas no Laboratório de Ecologia de Insetos, do departamento de Zootecnia da Universidade Federal de São João Del Rei – UFSJ, armazenadas em etanol 70% e levadas para identificação no Laboratório de Ecologia de Comunidades da Universidade Federal de Viçosa – UFV.

As formigas foram identificadas quando possível até o nível de espécie com a utilização das chaves de classificação de Bolton (1995) e Fernández (2003) e diversas chaves para identificação de espécie, além de comparações com a coleção de referência do laboratório.

2.5. Análise dos dados

Para a análise dos experimentos de remoção de sementes, os dados foram considerados separadamente, da seguinte forma: percentual dos eventos ocorridos durante o período de observação, que tenham resultado em remoção efetiva da semente e percentual de sementes consumidas ao final de 48 horas. Isso porque, ao final das 48 horas, não é possível saber quais das sementes consumidas foram efetivamente removidas e quais foram consumidas no local, sendo levadas pelas

formigas em partículas. Esse último caso não poderia ser considerado como dispersão efetiva se se tratasse de sementes verdadeiras, pois nesse caso, eles não seriam levados para longe da planta-mãe.

Assim, foram inicialmente calculadas as médias dos percentuais de sementes grandes e pequenas consumidas ao final de 48 horas e removidas durante o período de observação, para cada parcela da floresta e do cerrado.

Para testar a hipótese de que o percentual de remoção de sementes seria maior no cerrado do que na floresta e também a hipótese de que haveria mais remoção de sementes pequenas do que de sementes grandes nos dois ambientes, realizou-se uma análise de variância de dois fatores (*two-way* ANOVA) comparando as médias dos percentuais de remoção das sementes das duas classes de tamanho, nas duas formações. Nesse caso, só foi possível considerar os dados do período de observação, também pela razão da impossibilidade de distinção da natureza das interações (remoção ou consumo local).

Para testar a hipótese da relação positiva entre remoção de sementes e riqueza de espécies de formigas nos dois ambientes, os dados da remoção efetiva observada foram analisados contra as riquezas de espécies nas sementes durante os experimentos, enquanto que os dados da remoção após 48 horas foram analisados contra as riquezas de espécies locais registrada nos *pitfalls*, pois não se sabe se fora das 8 horas de observação, as formigas não registradas nos experimentos poderiam atuar na remoção. Foram feitas, então, análises de covariância (ANCOVA) entre o percentual de sementes removidas ou consumidas e riqueza de espécies e tipo de ambiente (floresta e cerrado). Remoção de sementes grandes e remoção de sementes pequenas foram variáveis respostas tratadas separadamente em cada análise.

A análise descrita a seguir foi feita com a finalidade de testar a hipótese da existência de espécies-chave. Parte-se do princípio de que uma espécie considerada como chave em uma determinada função ecológica deve ser aquela que contribui para essa função de maneira tal que sua eventual exclusão ocasionaria perda significativa nas taxas de tais eventos ecológicos. Então, para verificar se existiriam espécies-chave para remoção de sementes na floresta e no cerrado, foram calculadas as médias das sementes grandes e pequenas efetivamente removidas durante a observação em cada ambiente. A seguir, calcularam-se as mesmas médias excluindo-se os eventos de remoção de cada

uma das espécies removedoras registradas. As médias da remoção geral foram comparadas por ANOVA a cada uma das médias obtidas com as exclusões das espécies removedoras. Aquelas espécies cuja exclusão fosse significativa seriam consideradas espécies-chave.

As ANOVA's e ANCOVA's foram feitas no software R (R Development Core Team, 2010), incluindo análise de resíduos.

3. RESULTADOS

3.1. Composição da comunidade de formigas

Foram amostradas, ao todo, 135 espécies de formigas, sendo 78 delas presentes no cerrado e 75 na floresta. Houve sobreposição de 19 espécies. As espécies compreendem 8 subfamílias (Anexo).

3.2. Comportamento das formigas junto às sementes

No cerrado, 13 espécies de formigas foram registradas removendo efetivamente as sementes durante a observação dos experimentos. Destas, cinco espécies de *Pheidole*, *Acromyrmex laticeps* e *Trachymyrmex* sp. 3 foram capazes de remover e transportar as sementes pequenas, principalmente de forma coletiva, já que são espécies com grande capacidade de recrutamento, o que facilita o transporte. Contudo, houve também registros destas espécies transportando individualmente sementes pequenas, porém, nenhuma grande. *Ectatomma brunneum* e *Ectatomma edentatum* também foram importantes removedoras individuais de sementes pequenas, embora tenham sido, muitas vezes, observadas puxando as sementes com as mandíbulas, chegando a erguê-las e soltando logo em seguida, abandonando-as. *Pachycondyla striata* e *Pachycondyla verena*, embora menos representativas, também removeram sementes pequenas, sempre individualmente, já que são espécies que apresentam forrageamento individual. Indivíduos de *Solenopsis* sp. 4 realizaram coletivamente apenas um evento de remoção de semente pequena; todas as outras vezes comportaram-se explorando as sementes pequenas e grandes no próprio local, removendo partículas, assim como várias outras espécies de *Pheidole* e também *Wasmannia auropunctata* e *Linepithema cerradense*. *Atta laevigata* foi uma grande removedora de sementes

pequenas e responsável pela quase totalidade das grandes. Além dessa espécie, *Pachycondyla striata* foi vista uma vez removendo uma semente grande.

Na floresta, oito espécies foram registradas removendo sementes, sendo cinco espécie do gênero *Pheidole*, além de *Atta sexdens*, *Acromyrmex subterraneus* e *Ectatomma edentatum*. O comportamento destas com relação às sementes pequenas e grandes foi bastante semelhante ao daquelas dos respectivos gêneros no cerrado. Também houve espécies que exploraram sem remover, como *Solenopsis* sp. 1.

É importante observar que, como dito anteriormente, o comportamento de explorar sem remover não é representativo de uma dispersão efetiva de sementes. Por isso, essas interações não são enfatizadas neste trabalho.

3.3. Remoção de sementes

No cerrado, a remoção de sementes pequenas foi significativamente maior do que a de sementes grandes ($F_{(1,18)} = 11,53$; $p = 0,003$). Já na floresta, não houve essa diferença ($F_{(1,18)} = 1,74$; $p = 0,204$). Ao se comparar a remoção de sementes de mesmo tamanho em relação aos dois tipos de ambiente, o resultado foi significativo para as sementes pequenas, sendo estas mais removidas no cerrado do que na floresta ($F_{(1,18)} = 5,56$; $p = 0,030$) e não houve diferença significativa para as sementes grandes entre os ambientes ($F_{(1,18)} = 0,64$; $p = 0,433$). (Fig. 2).

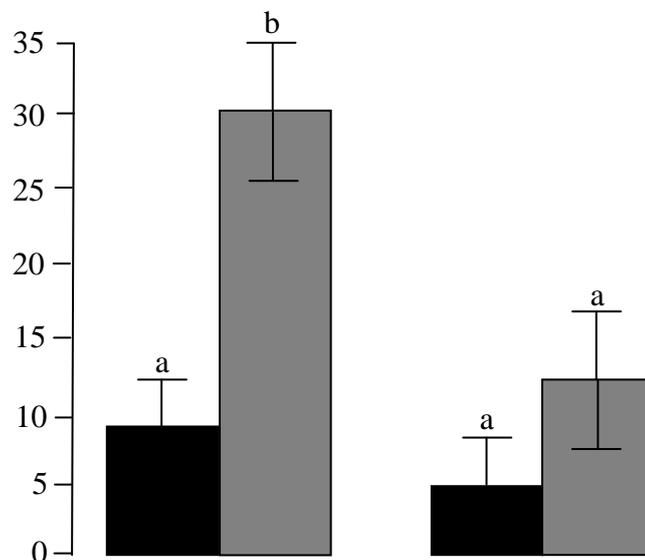


Figura 2: Análise de variância (ANOVA) entre as médias dos percentuais de remoção de sementes grandes e pequenas nos ambientes de cerrado e floresta.

Contudo, a remoção de sementes pequenas e grandes nos diferentes ambientes nos períodos de observação e de 48 horas não foi correlacionada à riqueza de espécies local nas sementes e nos *pitfalls*, respectivamente (Tab. 1, Fig. 3). Os dados referentes aos percentuais de remoção de sementes se aplicaram à distribuição Quasibinomial.

Tabela 1: Resultados da análise de covariância (ANCOVA) entre percentual de remoção de sementes de diferentes tamanhos, no período de observação (8h) e no período que inclui a não-observação (48h) em relação à riqueza local de formigas nas sementes e nos *pitfalls*, respectivamente e nos diferentes ambientes.

Tamanho	Período	Riqueza	Ambiente
pequenas	8h	$F_{(1,18)} = 2,66; p = 0,123$	$F_{(1,17)} = 3,07; p = 0,99$
grandes	8h	$F_{(1,18)} = 0,67; p = 0,426$	$F_{(1,17)} = 0,24; p = 0,629$
pequenas	48h	$F_{(1,18)} = 3,54; p = 0,078$	$F_{(1,17)} = 0,08; p = 0,785$
grandes	48h	$F_{(1,18)} = 0,61; p = 0,444$	$F_{(1,17)} = 0,18; p = 0,675$

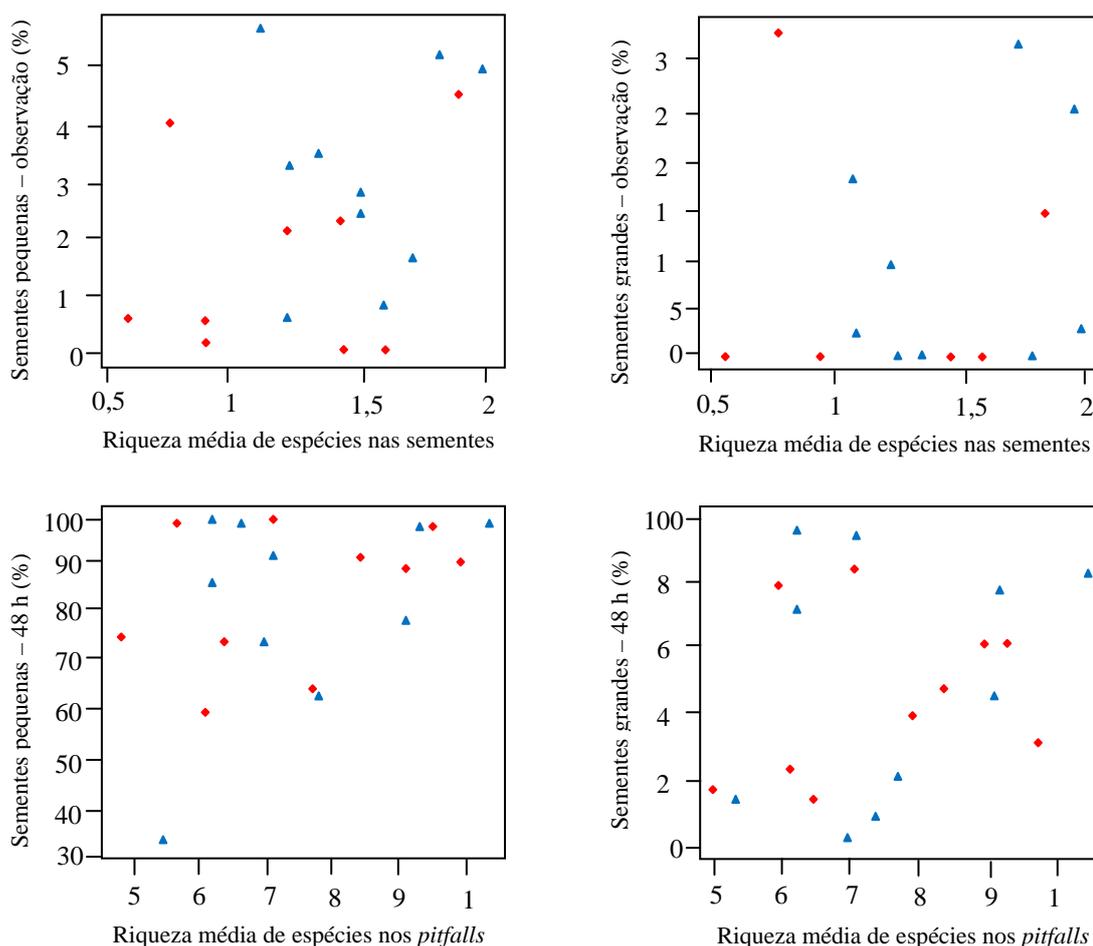


Figura 3: Correlação entre as médias dos percentuais de sementes removidas e riqueza de espécies de formigas em cada parcela dos dois ambientes (triângulos azuis = floresta e losangos vermelhos = cerrado) para (A) sementes pequenas removidas durante a observação e riqueza de espécies nas sementes, (B) sementes grandes removidas durante a observação e riqueza de espécies nas sementes, (C) sementes pequenas removidas durante 48 horas e riqueza de espécies nos *pitfalls* e (D) sementes grandes removidas durante 48 horas e riqueza de espécies nos *pitfalls*. Os símbolos representam as unidades amostrais (parcelas).

3.4. Espécies-chave

A análise de variância entre as médias dos percentuais de remoção de sementes e as médias excluindo-se os eventos de remoção de cada espécie removedora mostrou que no cerrado há duas espécies que possivelmente sejam espécies-chave, sendo uma delas específica para as sementes pequenas (*Pheidole oxyops*) ($F_{(1,18)} = 4,33$; $p = 0,052$) e outra específica para as sementes grandes (*Atta laevigata*) ($F_{(1,18)} = 9,02$; $p = 0,007$). *Pheidole oxyops* foi responsável por 49,5% das sementes pequenas removidas e *Atta laevigata*, por 92,22% das grandes. Para os dados da floresta, as análises não apontam a existência de possíveis espécies-chave

(Tab. 2). Nesse ambiente, apesar de *Atta sexdens* ter sido responsável por 93,09% das sementes removidas, estas foram muito “diluídas” no espaço amostral, ou seja, esse efeito foi muito local, havendo muita remoção em poucos pontos e zero em outros. Isso tornou a diferença não significativa ($F_{(1,18)} = 3,24$; $p = 0,089$).

Tabela 2: Médias das porcentagens de sementes pequenas e grandes removidas por parcela no Cerrado e na Floresta, de modo geral e excluindo-se cada uma das espécies dispersoras. Valores significativos quando comparados com o geral, em negrito.

Cerrado		
Espécies envolvidas	Sementes pequenas removidas (média ± DP)	Sementes grandes removidas (média ± DP)
Geral	31,9 ± 16,9	9 ± 12,01
Exceto <i>Ectatomma brunneum</i>	28,9 ± 18,05	9 ± 12,01
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 6	30,9 ± 17,32	9 ± 12,01
Exceto <i>Pheidole oxyops</i>	16,11 ± 16,01	8,44 ± 12,04
Exceto <i>Pachycondyla verenae</i>	31,78 ± 16,74	9 ± 12,01
Exceto <i>Atta laevigata</i>	23,44 ± 14,59	0,7 ± 1,17
Exceto <i>Ectatomma edentatum</i>	31,67 ± 16,38	9 ± 12,01
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 13	31,67 ± 16,88	9 ± 12,01
Exceto <i>Pachycondyla striata</i>	31,78 ± 16,68	8,89 ± 12,07
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 19	31,78 ± 16,68	9 ± 12,01
Exceto <i>Acromyrmex laticeps</i>	29,67 ± 15,44	8,89 ± 12,07
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 15	31,78 ± 16,68	9 ± 12,01
Exceto <i>Trachymyrmex</i> sp. 3	31,44 ± 17,3	9 ± 12,01
Exceto <i>Solenopsis</i> sp. 4	31,78 ± 16,68	9 ± 12,01
Floresta		
Espécies envolvidas	Sementes pequenas removidas (média ± DP)	Sementes grandes removidas (média ± DP)
Geral	13,33 ± 16,48	4,78 ± 11,01
Exceto <i>Acromyrmex subterraneus</i>	12,11 ± 14,32	4,44 ± 10,73
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 18	9,67 ± 14,28	4,78 ± 11,01
Exceto <i>Atta sexdens</i>	9,11 ± 10,91	0,33 ± 1,05
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 7	13 ± 15,82	4,78 ± 11,01
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 20	10,67 ± 14,66	4,78 ± 11,01
Exceto <i>Pheidole gertrudae</i>	12,44 ± 16,45	4,78 ± 11,01
Exceto <i>Ectatomma edentatum</i>	13,22 ± 16,44	4,78 ± 11,01
Exceto <i>Pheidole</i> sp. 1	13,22 ± 16,44	4,78 ± 11,01

4. DISCUSSÃO

A hipótese do tamanho das sementes, de que haveria mais remoção das pequenas do que das grandes nos dois ambientes, foi aceita apenas para o cerrado, sendo que na floresta tal diferença não ocorreu. Provavelmente, isso foi devido à menor atuação das formigas da floresta como removedoras efetivas das sementes pequenas. A maior parte das interações entre formigas e essas sementes, observadas nos experimentos na floresta, foi do tipo em que a formiga explorava no local, mas não removia. De fato, o número de espécies que efetivamente removia sementes pequenas foi maior no cerrado (13 espécies) do que na floresta (8 espécies).

Já a hipótese de que haveria mais remoção de sementes no cerrado do que na floresta foi corroborada apenas em relação às sementes pequenas, de modo que para as grandes não houve diferença entre os dois ambientes. Tal fato provavelmente se deva à expressiva atuação na remoção de sementes grandes por *Atta laevigata* e *Atta sexdens* no cerrado e na floresta, respectivamente. Ambas tiveram participação semelhante em tais eventos, apesar de, como explicado anteriormente, a remoção de sementes grandes por *Atta sexdens* na floresta tenha sido bem concentrada em poucas parcelas.

De qualquer forma, a remoção significativamente maior de sementes pequenas no cerrado em comparação à floresta é condizente com a literatura, que mostra ser um padrão já bem conhecido a predominância da mirmecocoria em ambientes mais secos e de solos pobres, com vegetação esparsa, tais como desertos e savanas (Milewski e Bond, 1982). Nas florestas tropicais, ao contrário, a mirmecocoria é rara e, em sua maior parte apresenta-se como uma relação oportunista e não especializada (Lengyel *et al.*, 2010). A razão disso é, provavelmente, o baixo custo energético da produção do elaiossomo em comparação com os frutos carnosos (Goltblatt, 1997), sendo a produção dos primeiros mais favorável em ambientes secos e nutricionalmente pobres. Contudo, embora essa explicação seja satisfatória para as savanas africana e australiana, não o é para o cerrado brasileiro, já que nesse ambiente a dispersão por formigas é secundária, sendo a maior parte das espécies de plantas zoocóricas, dispersas primariamente por pássaros e não apresentando elaiossomo (Christianini *et al.*,

2007). Outra suposição parece mais razoável para o cerrado: se a mirmecocoria é um tipo de dispersão direcionada, já que as sementes são movidas para locais específicos mais favoráveis (Passos e Oliveira, 2004), deve ser esse o tipo de dispersão mais promissor nos ambientes com solos de baixo conteúdo nutricional e umidade, ao contrário das florestas, onde a dispersão “ao acaso” tem mais chances de sucesso. De fato, a preferência de formigas dispersoras por locais mais secos já foi demonstrada experimentalmente (Warren *et al.*, 2012).

Parece óbvio, portanto, que em ambientes savânicos seja maior a riqueza de espécies de plantas mirmecocóricas, especializadas ou não. A relação entre riqueza e abundância dessas plantas e a remoção de sementes por formigas já foi estudada e é positiva de acordo com Mitchel *et al.* (2002). Além disso, a ocorrência de espécies de formigas que sejam espécies chave no processo de dispersão é maior onde há maior densidade de mirmecocóricas (Ness e Morin, 2008).

A hipótese da relação positiva entre a remoção de sementes na floresta e a riqueza de espécies de formigas não foi corroborada. A hipótese era fundamentada na maior parte das teorias acerca da relação entre biodiversidade e funcionamento de ecossistemas, que preveem um aumento da taxa de determinada função ecológica em função do aumento da riqueza de espécies, pelo menos em fase inicial (Naeem *et al.*, 2009). Essa suposição parece bastante razoável, pois, por probabilidade, quanto mais espécies compõem a comunidade, maior será o número daquelas que desempenham a função ecológica em questão. Gove *et al.* (2007) explicam que, se considerarmos a mirmecocoria como um mutualismo do tipo em que as múltiplas mutualistas têm igual importância na interação, poderemos mesmo esperar um aumento na remoção de sementes com o aumento da riqueza. No entanto, segundo os mesmos autores, poderemos também esperar uma constância, pois a relação tende a ser positiva em um primeiro momento, mas atingir um platô a partir do ponto em que surgem espécies redundantes.

É importante salientar que a ausência de correlação entre remoção de sementes e riqueza de espécies de formigas, bem como a confirmação apenas parcial das hipóteses relacionadas a tamanho das sementes e tipo de ambiente, talvez se devam à utilização de sementes artificiais. Estas, por serem constituídas de material triturado, talvez tenham favorecido o comportamento de exploração

local em relação à remoção efetiva. Talvez mais do que seria esperado se fossem utilizadas sementes naturais.

Contudo, os dados empíricos frequentemente não têm mostrado correlação positiva entre remoção de sementes e riqueza de espécies de formigas, mas sim uma inexistência de correlação determinada pela existência de espécies-chave de dispersão. Em todos esses casos, a remoção está correlacionada com a densidade da espécie-chave (Gove *et al.*, 2007; Zelikova *et al.*, 2008; Zelikova e Breed, 2008; Ness e Morin, 2008). Esse fato é consoante com os resultados apresentados aqui para o ambiente de cerrado.

As espécies-chave de formigas dispersoras possuem características que lhes possibilitam grande adaptação à capacidade de dispersão, tais como sincronia entre período anual e diário de atividade de forrageamento e período de frutificação das plantas e queda das sementes, respectivamente; formato e profundidade do ninho, o que pode proporcionar maior sucesso de germinação (Majer *et al.*, 2011). O tipo de estratégia de forrageamento também é importante. Arnan *et al.* (2010) demonstraram serem as formigas que forrageiam em grupo melhores dispersoras do que as que forrageiam individualmente. Isso porque se estas têm a vantagem de promover uma inspeção mais ampla, contínua e simultânea dos arredores do ninho, aquelas têm uma vantagem ainda maior, que é a maior eficiência em explorar manchas de recursos (Wilby e Shachak, 2000; Heredita e Detrain, 2005). O forrageamento em grupo tem ainda a vantagem do recolhimento por certas operárias de sementes perdidas por outras (Detrain e Tasse, 2000). Para as espécies-chave encontradas no cerrado neste estudo, *Atta laevigata* e *Pheidole oxyops*, a estratégia de forrageamento foi mesmo um dos fatores relevantes, visto que são ambas forrageadoras em grupo. Muitos eventos de remoção realizados por essas formigas foram, inclusive, com cada semente sendo transportada por muitos indivíduos. Estes eventos compreenderam 76,87% das sementes removidas por *Pheidole oxyops* e 36,24% das removidas por *Atta laevigata*.

Características morfológicas como o tamanho da formiga são também relevantes em associação com o tamanho das sementes (Brown *et al.*, 1979; Rissing e Pollock, 1984; Reyes-López e Fernández-Haeger, 2001). Heredita e Detrain (2005), por exemplo, trabalhando com *Messor barbarus*, uma espécie de formiga europeia, com castas polimórficas, viram que o recrutamento das

operárias médias é muito maior do que das menores e maiores. As menores são recrutadas no início da exploração do recurso, mas só continuam se forem capazes de transportar as sementes; se estas forem muito grandes, as operárias menores não mais são vistas na arena de forrageamento. Já as operárias maiores só são recrutadas tardiamente e se forem as únicas capazes de transportar sementes demasiadamente grandes. Zelikova e Breed (2008), por outro lado, não consideram o tamanho da formiga como fator preponderante, pois encontraram como espécies-chave, duas formigas de tamanhos bem diferentes, *Ectatomma ruidum* e *Pheidole fallax* na remoção de sementes da mesma espécie, logo, do mesmo tamanho. Consideram a grande capacidade de recrutamento como determinante da eficiência de *P. fallax*, a menor, em proporção semelhante à de *E. ruidum*, a maior, sendo essa última uma espécie de operárias individualistas.

Para as espécies-chave deste trabalho, as vantagens relacionadas a tamanho se aplicam. Evidência disso é que *Atta laevigata*, altamente polimórfica, atuou na grande maioria das sementes grandes removidas no cerrado, sendo que só as operárias maiores transportaram-nas individualmente. As médias, quando transportaram sementes grandes, o fizeram com a participação de outras. *Pheidole oxyops*, com operárias bem menores do que as de *Atta laevigata* e muito menos polimorfismo, transportaram quase somente sementes pequenas; apenas 3,4% das sementes removidas por elas eram grandes.

Formigas do gênero *Atta*, compreendidas dentro da tribo Attini, mantêm um mutualismo obrigatório com um fungo simbionte, que é cultivado dentro do ninho, tendo como substrato o material vegetal trazido pelas formigas (Hölldobler e Wilson, 2009). Embora, por esse motivo, possa parecer que elas seriam predadoras de sementes, Oliveira *et al.* (2005) mostraram que, ao contrário, elas favorecem a germinação de plantas mirmecocóricas não especializadas, pois extraem a polpa, livrando as sementes do ataque de microrganismos oriundos de seu apodrecimento e, finalmente deixam as sementes limpas na pilha de rejeitos que, como dito anteriormente, são locais propensos à germinação.

A importância do gênero *Pheidole* para a dispersão de sementes no cerrado também já foi comprovada por Christianini e Oliveira (2010), cujos resultados mostram a maior parte das espécies de formigas dispersoras pertencentes a esse gênero.

Trabalhos futuros poderão ser realizados, associando os dados de riqueza e composição de espécies de formigas e remoção de sementes à fitossociologia dos biomas Floresta Atlântica e Cerrado, a fim de se verificar empiricamente se nas áreas de estudo a densidade de plantas mirmecocóricas não especializadas é realmente maior no cerrado do que na floresta. Os estudos feitos nesses ambientes até o presente momento apresentam, no máximo, listas de espécies das plantas envolvidas nesse tipo de interação, mas não trazem dados populacionais, o que seria essencial para a confirmação da hipótese da maior representatividade de plantas dispersas por formigas no cerrado brasileiro, como em outras savanas do mundo.

5. CONCLUSÕES

A partir do exposto, para os fragmentos de cerrado e floresta estacional semidecidual abordados no presente trabalho, conclui-se:

- O tamanho da semente é uma variável determinante da remoção por formigas em cerrado, mas não em floresta;
- A remoção de sementes por formigas é melhor representada em cerrado do que em floresta, pelo menos em relação às sementes pequenas;
- No cerrado, a remoção de sementes por formigas não tem relação direta com a riqueza de espécies, mas é determinada pela presença de espécies-chave desses animais, ou seja, espécies que são mais representativas nessa relação mutualística difusa;
- Na floresta, a remoção de sementes também não é diretamente correlacionada à riqueza de espécies de formigas e todas as espécies contribuem de forma semelhante para a relação.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNAN, X.; RETANA, J.; RODRIGO, A.; CERDÁ, X. *Foraging behaviour of harvesting ants determine seed removal and dispersal*. *Insectes sociaux*. V. 57, pp. 421 – 430. 2010.
- BEATTIE, A. J. *The Evolutionary Ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press. 1985.

- BOLTON, B. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 1995.
- BROWN, J. H. *Granivory in desert ecosystems*. Annual Review of Ecology and Systematics. V. 10, pp. 201 – 227. 1979.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. *Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna*. Journal of Ecology. V. 98, pp. 573 – 582. 2010.
- CHRISTIANINI, A. V.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; OLIVEIRA, P. S. *The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna*. Journal of tropical Ecology. V. 23, pp. 343 – 351. 2007.
- CICCARELLI, D.; ANDREUCCI, A. C.; PAGNI, A. M.; GARBARI, F. *The role of the elaiosome in the germination of seeds of Myrtus communis L. (Myrtaceae)*. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem. V. 111, pp. 143 – 146. 2004.
- CORDEIRO, N. J.; HOWE, H. F. *Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree*. PNAS. V. 100, pp. 14052 – 14056. 2003.
- CRIST, T. O. *Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review*. Myrmecological news. V. 12, pp. 3 – 13. 2009.
- DAUBER, J.; BIESMEIJER, J. C.; GABRIEL, D.; KUNIN, W. E.; LAMBORN, E.; MEYER, B.; NIELSEN, A.; POTTS, S. G.; ROBERTS, S. P. M. *Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach*. Journal of Ecology. V. 98, pp. 188 – 196. 2010.
- DEMINICS, B. B.; VIEIRA, H. D.; ARAÚJO, S. A. C.; JARDIM, J. G.; PÁDUA, F. T.; CHAMBELA NETO, A. *Dispersão natural de sementes: importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais*. Archivos de zootecnia. V. 58, pp. 35 – 58. 2009.
- DETRAIN, C.; TASSE, O. *Seed drops and caches by the harvester ant Messor barbarus: do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands?* Naturwissenschaften. V. 87, pp. 373 – 376. 2000.
- DUNN, R. R.; GOVE, A. D.; BARRACLOUGH, T. G.; GIVNISH, T. J.; MAJER, J. D. *Convergent evolution of an ant-plant mutualism across plant*

- families, continents, and time*. Evolutionary Ecology research. V. 9, pp. 1349 – 1362. 2007.
- EDWARDS, W.; DUNLOP, M.; RODGERSON, L. *The evolution of rewards: seed dispersal, seed size and elaiosome size*. Journal of Ecology. V. 94, pp. 687 – 694. 2006.
- FASSIO, A.; COZZOLINO, D. *Non-destructive prediction of chemical composition in sunflower seeds by near infrared spectroscopy*. Industrial crops and products. V. 20, pp. 321 – 329. 2004.
- FERNÁNDEZ, F. *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Bogotá, Colombia: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. 2003.
- GAMMANS, N.; BULLOCK, J. M.; SCHÖNROGGE, K. *Ant benefits in a seed dispersal mutualism*. Oecologia. V. 146, pp. 43 – 49. 2005.
- GOLDBLATT, P. *Floristic diversity in the cape flora of South Africa*. Biodiversity and conservation. V. 6, pp. 359 – 377. 1997.
- GONZAGA, A. P. D.; OLIVEIRA FILHO, A. T.; MACHADO, E. L. M.; HARGREAVES, P.; MACHADO, J. N. M. *Diagnóstico florístico-estrutural do componente arbóreo da floresta da Serra de São José, Tiradentes, MG, Brasil*. Acta botanica brasílica. V. 22, pp. 505 – 520. 2008.
- GOVE, A. D.; MAJER, J. D.; DUNN, R. R. *A keystone ant species promotes seed dispersal in a “diffuse” mutualism*. Oecologia. V. 153, pp. 687 – 697. 2007.
- HECTOR, A.; SCHMID, B.; BEIERKUHNLEIN, C.; CALDEIRA, M. C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P. G.; FINN, J. A.; FREITAS, H.; GILLER, P. S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HÖGGER, P.; HUSS-DANELL, K.; JOSHIL, J.; JUMPPONEN, A.; KÖRNER, C.; LEADLEY, P. W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C. P. H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S. J.; PEREIRA, J. S.; PRINZ, A.; READ, D. J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E.-D.; SIAMANTZIOURAS, A.-S. D.; SPEHN, E. M.; TERRY, A. C.; TROUMBIS, A. Y.; WOODWARD, F. I.; YACHI, S.; LAWTON, J. H. *Plant diversity and productivity experiments in European grasslands*. Science. V. 286, pp. 1123 – 1127. 1999.
- HEEMSBERGEN, D. A.; BERG, M. P.; LOREAU, M.; VAN HAL, J. R.; FABER, J. H.; VERHOEF, H. A. *Biodiversity effects on soil processes*

- explained by interspecific functional dissimilarity*. Science. V. 306, pp. 1019 – 1020. 2004.
- HEITHAUS, E. R.; HEITHAUS, P. A.; LIU, S. Y. *Satiation in collection of myrmecochorous diaspores by colonies of Aphaenogaster rudis (Formicidae: Myrmicinae) in Central Ohio, USA*. Journal of Insect Behavior, V. 18, pp. 827 – 846. 2005.
- HEREDITA, A.; DETRAIN, C. *Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant Messor barbarus*. Behavioural processes. V. 70, pp. 289 – 300.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. *The ants*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 1990.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. *The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. W. W. Norton & Company. 2009.
- HUGHES, L.; WESTOBY, M. *Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants*. Ecology. V. 73, pp. 1300 – 1312. 1992.
- JANZEN, D. H. *Herbivores and the number of tree species in tropical forests*. The American naturalist. V. 104, pp. 501 – 525. 1970.
- JONSSON, M.; MALMQVIST, B. *Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects*. Oikos. V. 89, pp. 519 – 523. 2000.
- JORDANO, P. *Fruits and frugivory*. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2^a ed. CABI. Wallingford, Reino Unido. Pp. 125 – 166. 2000.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. *Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in Cerrado vegetation in Southeast Brazil*. Biotropica. V. 30, pp. 170 – 178. 1998.
- LENGYELL, S.; GOVE, A. D.; LATIMER, A. M.; MAJER, J. D.; DUNN, R. R. *Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants*. Plos One. V. 4, pp. 1 – 6. 2009.
- LENGYEL, S.; GOVE, A. D.; LATIMER, A. M.; MAJER, J. D.; DUNN, R. R. *Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: a global survey*. Perspectives in plant Ecology, Evolution and Systematics. V. 12, pp. 43 – 55. 2010.

- LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P.; BENGTTSSON, J.; GRIME, J. P.; HECTOR, A.; HOOPER, D. U.; HUSTON, M. A.; RAFFAELLI, D. *Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges*. Science. V. 294, pp. 804 – 808. 2001.
- MAJER, J. D.; GOVE, A. D.; SOCHACKI, S.; SEARLE, P.; PORTLOCK, C. A *comparison of the autecology of two seed-taking ant genera, Rhytidoponera and Melophorus*. Insectes sociaux. V. 58, pp. 115 – 125. 2011.
- MILEWSKI, A. V.; Bond, W. J. *Convergence of myrmecochory in Mediterranean Australia and South Africa*. Geobotany. V. 4, pp. 89 - 98. 1982.
- MITCHELL, C. E.; TURNER, M. G.; PEARSON, S. M. *Effects of historical land use and forest patch size on myrmecochores and ant communities*. Ecological applications. V. 12, pp. 1364 – 1377. 2002.
- NAEEM, S.; BUNKER, D. E.; HECTOR, A.; LOREAU, M.; PERRINGS, C. *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economical perspective*. Oxford University Press. 2009.
- NESS, J. H.; MORIN, D. F. *Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators*. Biological conservation. V. 141, pp. 838 – 847. 2008.
- NOIR, F. A.; BRAVO, S.; ABDALA, R. *Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano*. Quebracho. V. 9, pp. 140 -150. 2002.
- OLIVEIRA, P. S.; GALETTI, M.; PEDRONI, F.; MORELLATO, L. P. C. *Seed cleaning by Mycocepurus goeldii ants (Attini) facilitates germination in Hymenaea courbaril (Caesalpinaceae)*. Biotropica. V. 27, pp. 518 – 522. 1995.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. *Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil*. Journal of Tropical Ecology. V. 19, pp. 261 – 270. 2003.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. *Interaction between ants and fruits of Guapira opposita (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: effects on seeds and seedlings*. Oecologia. V. 139, pp. 376 – 382. 2004.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. *Ants affect the distribution and performance of seedlings of Clusia criuva, a primary bird-dispersed rainforest tree*. Journal of Ecology. V. 90, pp. 517 – 528. 2002.

- PETERNELLI, E. F. O. *Interação entre formigas e sementes com ênfase nas cortadeiras*. Tese de doutorado apresentada à Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, Brasil. 2007.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. *The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic Forest of Southeast Brazil*. Biotropica. V. 32, pp. 851 – 861. 2000.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. *Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil*. Plant Ecology. V. 157, pp. 37 – 52. 2001.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>. 2010.
- REYES-LÓPEZ, J. L.; FERNÁNDEZ-HAEGER, J. *Some factors determining size-matching in the harvester ant *Messor barbarus*: food type, transfer activity, recruitment rate and size-range*. Insectes sociaux. V. 48, pp. 118 – 124. 2001.
- RISSING, S. W.; POLLOCK, G. B. *Worker size variability and foraging efficiency in *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae)*. Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 15, pp. 121 – 126. 1984.
- RUBISTEIN, A.; VASCONCELOS, H. L. *Leaf-litter decomposition in Amazonian forest fragments*. Journal of Tropical Ecology. V. 21, pp. 699 – 702. 2005.
- SCOLFORO, J. R.; CARVALHO, L. M. T.(Ed.). *Mapeamento e Inventário da Flora e dos Reflorestamentos de Minas Gerais*. Lavras: UFLA, cap. 5, pp.75-278. 2006.
- SILVA, A. C.; VIDAL-TORRADO, P.; MARTINEZ CORTIZAS, A.; GARCIA RODEJA, E. *Solos do topo da serra São José (Minas Gerais) e suas relações com o paleoclima no Sudeste do Brasil*. Revista Brasileira de Ciências do Solo. V. 28, pp. 455 – 466. 2004.
- SRIVASTAVA, D. S.; CARDINALE, B. J.; DOWNING, A. L.; EMMETT DUFFY, J.; JOSEAU, C.; SANKARAN, M.; WRIGHT, J. P. *Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition*. Ecology. V. 90, pp. 1073 – 1083. 2009.
- VAN DER PIJL, L. *Principles of dispersal in higher plants*. Science. V. 165, pp. 1001 – 1002. 1969.

- VANDER WALL, S. B.; LONGLAND, W. S. *Diplochory: are two seed dispersers better than one?* Trends in Ecology and Evolution. V. 19, pp. 155 – 161. 2004.
- WARREN, R. J.; GILADI, I.; BRADFORD, M. A. *Environmental heterogeneity and interspecific interactions influence nest occupancy by key seed-dispersing ants.* Environmental Entomology. V. 41, pp. 463 – 468. 2012.
- WENNY, D. G. *Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal.* Evolutionary Ecology Research. V. 3, pp. 51 – 47. 2001.
- WILBY, A.; SHACHAK, M. *Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory.* Oecologia. V. 125, pp. 495 – 503. 2000.
- ZAK, D. R.; HOLMES, W. E.; WHITE, D. C.; PEACOCK, A. D.; TILMAN, D. *Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links?* Ecology. V. 84, pp. 2042 – 2050. 2003.
- ZAMORA, R. *Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences.* Oikos. V. 88, pp. 442 – 447. 2000.
- ZELIKOVA, T. J.; BREED, M. D. *Effects of habitat disturbance on ant community composition and seed dispersal by ants in a tropical dry forest in Costa Rica.* Journal of tropical Ecology. V. 24, pp. 309 – 316. 2008.
- ZELIKOVA, T. J.; DUNN, R. R.; SANDERS, N. J. *Variation in seed dispersal along an elevational gradient in Great Smoky Mountains National Park.* Acta oecologica. V. 34, pp. 155 – 162. 2008.

9. ANEXO

Espécies amostradas nos *pitfalls* e experimentos na floresta e no cerrado, separadas por subfamília

Espécies	Cerrado	Floresta
Subfamília Myrmicinae		
<i>Acromyrmex</i> sp. 1		X
<i>Acromyrmex landolti</i>	X	
<i>Acromyrmex laticeps</i>	X	
<i>Acromyrmex subterraneus</i>		X
<i>Acromyrmex aspersus</i>		X
<i>Apterostigma</i> gr. <i>pilosum</i> sp. 1		X
<i>Apterostigma</i> gr. <i>pilosum</i> sp. 2	X	
<i>Atta sexdens</i>		X
<i>Atta laevigata</i>	X	
<i>Carebara</i> sp. 1	X	
<i>Carebara brasilliana</i>		X
<i>Cephalotes pusillus</i>	X	
<i>Crematogaster</i> sp. 1	X	
<i>Crematogaster</i> sp. 2		X
<i>Crematogaster erecta</i>		X
<i>Crematogaster acuta</i>	X	
<i>Crematogaster goeldii</i>		X
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1	X	
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 2	X	
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 3		X
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 4	X	
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 5.	X	
<i>Hylomyrma balzani</i>		X
<i>Hylomyrma reitteri</i>		X
<i>Megalomyrmex</i> sp.	X	X
<i>Mycetarotes</i> sp. 1	X	
<i>Mycetarotes</i> sp. 2		X
<i>Mycetarotes carinatus</i>		X
<i>Mycocepurus goeldii</i>	X	
<i>Mycocepurus smithii</i>	X	
<i>Nesomyrmex asper</i>		X
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i>	X	
<i>Octostruma stenognatha</i>		X
<i>Oxyepoecus reticulatus</i>		X

<i>Pheidole</i> sp. 1		X
<i>Pheidole</i> sp. 2		X
<i>Pheidole</i> sp. 3		X
<i>Pheidole</i> sp. 4	X	
<i>Pheidole</i> sp. 5	X	
<i>Pheidole</i> sp. 6		X
<i>Pheidole</i> sp. 7		X
<i>Pheidole</i> sp. 8	X	
<i>Pheidole</i> sp. 9		X
<i>Pheidole</i> sp. 10	X	
<i>Pheidole</i> sp. 11	X	
<i>Pheidole</i> sp. 12	X	
<i>Pheidole</i> sp. 13	X	
<i>Pheidole</i> sp. 14	X	
<i>Pheidole</i> sp. 15	X	
<i>Pheidole</i> sp. 16		X
<i>Pheidole</i> sp. 17	X	X
<i>Pheidole</i> sp. 18	X	X
<i>Pheidole gertrudae</i>		X
<i>Pheidole oxyops</i>	X	
<i>Procryptocerus convergens</i>		X
<i>Rogeria lirata</i>	X	
<i>Solenopsis</i> sp. 1	X	X
<i>Solenopsis</i> sp. 2	X	X
<i>Solenopsis</i> sp. 3		X
<i>Solenopsis</i> sp. 4	X	X
<i>Solenopsis</i> sp. 5	X	X
<i>Solenopsis</i> sp. 6	X	X
<i>Solenopsis</i> sp. 7		X
<i>Solenopsis</i> sp. 8		X
<i>Solenopsis</i> sp. 9		X
<i>Strumigenys denticulata</i>		X
<i>Strumigenys fridericimuelleri</i>	X	
<i>Trachymyrmex</i> sp. 1		X
<i>Trachymyrmex</i> sp. 2		X
<i>Trachymyrmex</i> sp. 3	X	
<i>Tranopelta gilva</i>	X	
<i>Wasmannia affinis</i>		X
<i>Wasmannia auropunctata</i>	X	
<i>Wasmannia lutzii</i>		X

Subfamília Formicinae

<i>Brachymyrmex</i> sp. 1		X
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2		X
<i>Brachymyrmex</i> sp. 3	X	X
<i>Brachymyrmex</i> sp. 4	X	
<i>Brachymyrmex</i> sp. 5		X
<i>Camponotus</i> sp. 1	X	
<i>Camponotus</i> sp. 2	X	X
<i>Camponotus</i> sp. 3	X	
<i>Camponotus</i> sp. 4	X	
<i>Camponotus</i> sp. 5		X
<i>Camponotus</i> sp. 6	X	
<i>Camponotus</i> sp. 7	X	
<i>Camponotus</i> sp. 8		X
<i>Camponotus</i> sp. 9	X	
<i>Camponotus</i> sp. 10	X	X
<i>Camponotus</i> sp. 11		X
<i>Camponotus</i> sp. 12	X	X
<i>Camponotus</i> sp. 13	X	
<i>Camponotus</i> sp. 14	X	
<i>Camponotus</i> sp. 15		X
<i>Camponotus</i> sp. 16	X	X
<i>Myrmelachysta zeledoni</i>		X
<i>Nylanderia</i> sp. 1		X
<i>Nylanderia</i> sp. 2	X	

Subfamília Ponerinae

<i>Anochetus diegensis</i>	X	
<i>Centromyrmex brachycola</i>	X	
<i>Hypoponera</i> sp. 1	X	X
<i>Hypoponera</i> sp. 2	X	
<i>Hypoponera</i> sp. 3	X	
<i>Hypoponera</i> sp. 4		X
<i>Hypoponera</i> sp. 5		X
<i>Hypoponera foreli</i>		X
<i>Odontomachus chelifer</i>		X
<i>Odontomachus minutus</i>	X	X
<i>Pachycondyla harpax</i>	X	X
<i>Pachycondyla verenae</i>	X	
<i>Pachycondyla rostrata</i>	X	
<i>Pachycondyla striata</i>	X	X

Subfamília Dolichoderinae		
<i>Dorymyrmex</i> sp.	X	
<i>Forelius</i> sp.	X	
<i>Linepithema aztecoides</i>	X	
<i>Linepithema cerradense</i>	X	
<i>Linepithema gallardoi</i>	X	
<i>Linepithema iniquum</i>		X
<i>Linepithema pulex</i>		X
<i>Tapinoma</i> sp.	X	
Subfamília Ectatomminae		
<i>Ectatomma brunneum</i>	X	
<i>Ectatomma edentatum</i>	X	X
<i>Ectatomma opaciventre</i>	X	
<i>Ectatomma permagnum</i>	X	
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1		X
<i>Gnamptogenys</i> sp. 2	X	
<i>Gnamptogenys</i> sp. 3	X	
<i>Gnamptogenys striatula</i>	X	X
<i>Typhlomyrmex pusillus</i>		X
Subfamília Heteroponerinae		
<i>Heteroponera dolo</i>		X
<i>Heteroponera mayri</i>		X
Subfamília Pseudomyrmicinae		
<i>Pseudomyrmex termitarius</i>		X
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>		X
Subfamília Ecitoninae		
<i>Labidus coecus</i>	X	
<i>Labidus praedator</i>		X
