

**INTERAÇÕES ENTRE *Pachycondyla striata* e
Odontomachus chelifer (FORMICIDAE,
PONERINAE) E DIÁSPOROS EM TRÊS
FISIONOMIAS FLORESTAIS DA MATA
ATLÂNTICA.**



CLAUDIA BOTTCHER

Orientador: Prof. Dr. WESLEY RODRIGUES SILVA

Dissertação apresentada ao Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <i>Claudia Bottcher</i>
e aprovada pela Comissão Julgadora <i>[Signature]</i>

**UNICAMP
Campinas - SP - Brasil
Fevereiro – 2006**

NINADA BC
 CHAMADA T/UNICAMP
B658i
 EX 68179
 MBO BC/ 16.123.06
 OC. 11.00
 C D
 EÇO 26.04.06
 TA

BIB ID: 378223

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

B658i

Bottcher, Claudia

Interações entre *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* (Formicidae, Ponerinae) e diásporos em três fisionomias florestais da Mata Atlântica / Claudia Bottcher. -- Campinas, SP: [s.n.], 2006.

Orientador: Wesley Rodrigues Silva.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Formiga. 2. Interação inseto-planta. 3. Mata Atlântica. I. Silva, Wesley Rodrigues. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Título em inglês: Interactions between *Pachycondyla striata* and *Odontomachus chelifer* (Formicidae, Ponerinae), and diaspores in three landscapes at Mata Atlântica.

Palavras-chave em inglês: Ants; Insect-plant interaction; Mata Atlântica (Brazil).

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestre em Ecologia.

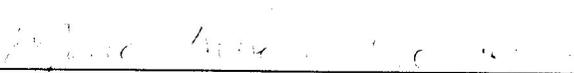
Banca examinadora: Wesley Rodrigues Silva, Marco Aurélio Pizo Ferreira, Paulo Sérgio Oliveira.

Data da defesa: 07/02/2006.

Campinas, 07 de fevereiro de 2006

Banca Examinadora

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva (Orientador)  _____

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira  _____

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira  _____

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas _____

Prof. Dr. Mauro Galetti _____

Dedico

À

Meus pais Neusa e Claudio Bottcher
pelo amor incondicional, bom exemplo
e honestidade, e por todo esforço para a
minha formação.

Ofereço

À

Meu irmão Alexandre Bottcher pelo
amor e carinho, exemplo de pessoa
linda.

Para ser grande, sê inteiro: nada
Teu exagera ou exclui.
Sê todo em cada coisa. Põe quanto és
No mínimo que fazes.
Assim em cada lago a Lua toda
Brilha, porque alta vive.

(Fernando Pessoa)

"De tudo ficam três coisas,
a certeza de que estamos começando,
a certeza que é preciso continuar. E
a certeza de que podemos ser
interrompidos antes de terminar.
Fazer da interrupção um novo caminho,
da queda um passo de dança,
do medo uma escola,
do sonho uma ponte,
da procura um encontro.
E assim terá valido a pena."

(Fernando Pessoa)

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus por ter me colocado em meio a tantas pessoas especiais que passei a amar e respeitar ao longo dos meus anos de vida. Ao Deus bondoso que me carregou no colo e mediante meus esforços e persistência me possibilitou alcançar cada objetivo idealizado.

A meus pais (Maria Neusa Silvestre Bottcher e Claudio Bottcher) e meu irmão (Alexandre Bottcher) agradeço por tudo que sou hoje. Obrigada pelo amor incondicional, o apoio na busca por meus sonhos, a confiança, o respeito e gosto pela vida. Sem vocês nada disso estaria acontecendo. Mãe, obrigada ainda pela ajuda em campo, por ter agüentado tanto porvinha e borrachudo, andar quilômetros e ainda ter fôlego pra cuidar de mim e dos amigos que fizemos na Ilha. Pai, obrigada ainda pelo apoio, serviço manual (quantas plaquinhas) e empréstimo da mamãe por todas as semanas de campo. Deda e Dani (Daniela M. D. Bottcher, cunhada), obrigada pela maior alegria de 2005, o Mateus (meu Lindão) veio pra suavizar o estresse da redação da tese.

Obrigada a cada membro da minha família (avós, tios e tias, primos e primas) pessoas essenciais na minha vida, que me apoiaram e incentivaram, respeitaram e confiaram em mim, sorriram frente as minhas conquistas e foram minha sustentação frente as minhas derrotas. Obrigada por tudo! A Lizonete (Li), Ruy Roberto (Bertinho), Roberta (Rô) e Alexandra (Dundum) Bottcher agradeço também pela ajuda e divertido convívio nas idas ao campo.

Obrigada ao Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva (orientador) pela orientação, oportunidade e confiança dedicados a mim ao longo de todo o desenvolvimento do projeto e redação da dissertação. Pela paciência com a qual respondia meus questionamentos sobre o projeto, campo e disciplinas. Obrigada pelo bom humor de sempre!

Ao Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira agradeço pela colaboração e conhecimentos dedicados a mim durante todo o desenvolvimento do projeto e redação da tese. Pela prontidão e paciência com a qual respondia todas minhas dúvidas sobre o sistema de estudo, métodos e teoria. Obrigada pela calma e atenção!

Ao Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas e Prof. Dr. José Roberto Trigo, meu obrigada por suas observações e sugestões que muito contribuíram para a redação desta dissertação. Ao Prof. Dr. José Roberto Trigo também agradeço pelos ensinamentos e por ter disponibilizado o laboratório e equipamentos para as análises químicas.

Obrigada ao Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira, por suas observações e sugestões que muito contribuíram para a versão final desta dissertação. Também agradeço pelas conversas e dicas sobre os dados e teorias durante o desenvolvimento deste trabalho.

Obrigada Miu (Paulo Roberto (Miudo) Guimarães Jr) pela grande e importante amizade. Obrigada pelo apoio em minhas decisões desde o início da graduação, cada dúvida tirada, cada sugestão sobre meus projetos, cada dica e conhecimento que me passou e, principalmente pelo incentivo na época de prestar a prova para o mestrado. Valeu a pena!

A Alessandro dos Santos Farias (Lê) agradeço por ter devolvido minha autoconfiança. Pela amizade, carinho, incentivo e apoio na minha decisão em fazer pós-graduação, pela paciência com minhas crises de “ta dando tudo errado” e “não sei estatística” e por ter agüentado tanta ausência pelas minhas idas ao campo. Obrigada por acreditar em mim e me fazer acreditar também!

Obrigada Paulinho (Paulo Enrique Cardoso Peixoto) pela amizade incondicional. Por agüentar minhas crises de “não tenho tese” e “não vou conseguir terminar”. Pelo apoio em todos os momentos desde o início do mestrado. Pela ajuda essencial nas análises e discussão dos dados. Aprendi muito e com certeza sem você tudo teria sido muito, mas muito mais difícil.

A Juliana M. Nascimento (Ju) e Érika C. L. B. de Freitas (Su) agradeço pela amizade sincera e importante, por todo o apoio e paciência, pela agradável e divertida convivência diária e pelos muitos sorrisos, risos e lágrimas compartilhados. Obrigada também Ju, pela ajuda no período inicial e mais cansativo de campo. Agradeço a Ana Flávia Ferro (Aninha) e Bárbara Monte-Mór (Babi) pela grande amizade, apoio, carinho e cumplicidade em momentos alegres e tristes. Também agradeço a Ana Paula Albano pela amizade que apesar de recente já é indispensável. Obrigada a Diego Demarco (Di), Luiz Fernando Martins (Lui) e Adriana Salomão (Dri) pelo agradável convívio durante toda a graduação e pela amizade sincera que perdura mesmo mediante a distância nos dias de hoje.

Agradeço a Ernani Roberto Heerdt de Paiva (Beto) por ter suavizado os últimos meses de redação da tese. Obrigada por cada sorriso que trouxe a meu rosto, por cada carinho e palavra agradável em momentos de estresse e desânimo.

Obrigada a Alessandra P. Majer (Alê/mãe) e a Natalia O. Leiner (Nat) pela amizade sincera, pelo carinho e paciência com as crises existenciais durante todo o período que estivemos juntas na pós-graduação, pelas conversas e conselhos tão essenciais. Agradeço também ao Marco Aurélio R. de Mello e Emílio Garcia pela amizade e pelo agradável convívio no LIVEP. A Roberta M. Bonaldo (Rô) e João Paulo Krajewski, Sílvia M. Futada e todos os demais amigos de pós-graduação, obrigada pela amizade e troca de experiências.

Agradeço a Laura Borges (Laurinha) que me acompanhou durante a maior parte das minhas viagens de campo. Obrigada pela amizade, pela imensa ajuda e pelas longas e inesquecíveis conversas acompanhadas de chimarrão e bolacha recheada. Ao Tiago Barbosa (Padre) agradeço pela grande ajuda em campo, pelas risadas e conversas agradáveis. Também agradeço ao Beto, Milena, Irene e Noele pela ajuda e a convivência durante o trabalho de campo.

A Eliana Cazetta (Li) agradeço pela importante amizade, pelo convívio agradável durante a maior parte das minhas idas ao campo, pelas conversas e confissões depois dos cansativos dias de trabalho, pela companhia em forrós e passeios pela ilha e pela ajuda em campo. Também agradeço a companhia e amizade de Rodrigo, Elaine, Vanessa, Marina, Mafalda e todos os amigos que estiveram trabalhando na ilha no mesmo período em que estive.

Ao Instituto Florestal e Ibama agradeço pela aprovação do projeto de pesquisa e pelo apoio logístico.

Agradeço ao diretor do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Marcos Campollim, pela ajuda concedida e a Adélia, Weslia e demais funcionários da base pela ajuda e atenção durante todo o período em que estive por Cananéia.

Aos monitores do Parque Tiago, Claudio, Juninho e Selmo agradeço pela ajuda em campo e tantos ensinamentos sobre as matas, plantas e animais. Agradeço também aos demais funcionários do Parque Lair, Romeu, Evaristo, Ilzo, Nanqui, Cida, Lobo, Renato e Dona Maria; aos demais monitores (Noeli, Suelen, Leandro e Rafael) e moradores (Serginho, Adriano e Dona Maria). A todos muito obrigado por tornarem minhas estadias tão tranquilas e alegres.

Obrigada Sr. João Cardoso, pessoa linda, pelas histórias e cantigas.

Agradeço a sempre prestativa Sandra (técnica do LIVEP) pela ajuda nas triagens e processamento dos meus materiais.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Zoologia, agradeço pela amizade, pelo agradável convívio e pelas dicas e ajuda que me deram durante a realização deste trabalho.

Agradeço a todos os professores que tive e que contribuíram para o meu crescimento pessoal e profissional.

Agradeço a Capes e CNPq pela concessão das bolsas de mestrado. A PROAP e FAEPEX, obrigada pelo financiamento dos gastos com o trabalho de campo durante todo o desenvolvimento do projeto.

Sumário

	Página
Índice.....	11
Índice de Figuras.....	13
Índice de Tabelas.....	16
Resumo.....	18
Abstract.....	19

Índice

	Página
Introdução.....	20
Objetivos.....	27
Materiais e Métodos.....	27
<i>Área de Estudo</i>	27
1 - Vegetação de Restinga.....	29
2 - Floresta Pluvial Tropical de Planície Litorânea.....	31
3 - Floresta Pluvial Tropical da Serra do Mar.....	33
<i>Caracterização das Áreas Estudadas</i>	36
1 - Características Abióticas.....	36
1.1 – Cobertura do Dossel.....	36
1.2 – Penetrabilidade do Solo.....	36
1.3 – Profundidade da Serrapilheira.....	37
2 - Características Bióticas.....	38
2.1 - Abundância de Frutos na Serrapilheira.....	38
2.2 - Abundância de Artrópodes na Serrapilheira.....	38
<i>Caracterização das Espécies de Ponerinae</i>	40
1 - Abundância das Espécies de Ponerinae.....	40
2 - Preferência Alimentar das Espécies de Ponerinae.....	41
3 - Remoção de Frutos pelas Ponerinae.....	42
<i>Caracterização do Estabelecimento das Plântulas</i>	47
Resultados.....	49
<i>Caracterização das Áreas Estudadas</i>	49
1 - Características Abióticas.....	49
1.1 – Cobertura do Dossel.....	49
1.2 – Compactação do Solo.....	50
1.3 – Profundidade da Serrapilheira.....	53
2 - Características Bióticas.....	53

2.1 - Abundância de Frutos na Serrapilheira.....	53
2.2 - Abundância de Artrópodes na Serrapilheira.....	54
<i>Caracterização das Espécies de Ponerinae.....</i>	<i>56</i>
1 - Abundância das Espécies de Ponerinae.....	56
2 - Preferência Alimentar das Espécies de Ponerinae.....	58
3 - Remoção de Frutos pelas Ponerinae.....	59
<i>Caracterização do Estabelecimento das Plântulas.....</i>	<i>62</i>
Discussão.....	69
<i>Interações em Ponerinae e diásporos não mirmecocóricos.....</i>	<i>69</i>
<i>Efeito das Ponerinae no Estabelecimento e Sobrevivência das Plântulas.....</i>	<i>72</i>
Referências Bibliográficas.....	77

Índice de Figuras

	Página
Figura 1 - Localização do Núcleo Perequê (estrela vermelha), Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), Cananéia, São Paulo.....	28
Figura 2 - Áreas onde o estudo foi desenvolvido: Mata de Restinga (restinga), Floresta Pluvial Tropical de Planície Litorânea (planície) e Floresta Pluvial Tropical da Serra do Mar (encosta). Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.....	29
Figura 3 - Trecho de Mata de Restinga estudada no Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP (Foto: C. Bottcher).....	31
Figura 4 - Trecho de Floresta de Planície Litorânea estudada no Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP (Foto: C. Bottcher).....	33
Figura 5 - Trecho de Floresta de Encosta estudada no Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP (Foto: C. Bottcher).....	35
Figura 6 - Armadilhas do tipo pitfall em floresta de Planície, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. O prato plástico que recobre a armadilha foi utilizado pra evitar que o conteúdo transbordasse em caso de chuva (Foto: C. Bottcher).....	39
Figura 7 - Experimento de remoção de diásporos. Interação entre uma formiga <i>Odontomachus chelifer</i> e um diásporo de <i>Ocotea pulchella</i> . (foto: C. Bottcher).....	43
Figura 8 - Ninho de <i>Odontomachus chelifer</i> , cercado por plântulas (placas prata) em Mata de Restinga, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. A bandeira maior, mais ao centro da foto, indica a entrada do ninho (Foto: C. Bottcher).....	47
Figura 9 - Porcentagem de cobertura do dossel em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. São apresentadas as medianas e, indicados pelas linhas verticais, os intervalos de 95% de confiança.....	50
Figura 10 - Penetrabilidade do solo em ninhos de (a) <i>Pachycondyla striata</i> (n=20) e (b) <i>Odontomachus chelifer</i> (n=20), e em suas respectivas áreas controle (n=20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.....	52

- Figura 11 - Produção de frutos nos meses de outubro/2003 a abril/2005 (não houve amostragem nos meses de junho e julho/2004), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....54
- Figura 12 - Biomassa total de artrópodes amostrada nos meses de novembro, janeiro e março com armadilhas do tipo pitfall colocadas na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. São apresentadas as medianas e, indicados pelas linhas verticais, os intervalos de 95% de confiança.....55
- Figura 13 - Frequência de amostras nas diferentes classes de biomassa de artrópodes coletados com armadilhas do tipo pitfall na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....56
- Figura 14 - Número de indivíduos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* coletados com armadilhas do tipo pitfall na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. São apresentadas as médias e, indicados pelas linhas verticais, os intervalos de 95% de confiança.....57
- Figura 15 - Proporção de iscas de sardinha com formiga em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Colunas brancas = *Odontomachus chelifer*; colunas achuradas = *Pachycondyla striata*. As linhas verticais indicam o erro padrão.....58
- Figura 16 - Proporção de itens alimentares escolhidos por *Odontomachus chelifer* experimentos de escolha entre barata/goiaba na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o erro padrão.....59
- Figura 17 - Média do número médio de plântulas ao longo dos meses em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n=20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam os intervalos de 95% de confiança.....63
- Figura 18 - Recrutamento (nascimento – morte) de plântulas em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n = 20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linha verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.....65
- Figura 19 - Recrutamento (nascimento – morte) de plântulas ao longo dos meses em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas

respectivas áreas controle (n = 20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.....66

Figura 20 - Taxa de crescimento média de plântulas em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n = 20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.....68

Tabela 1 - Características físico-químicas do solo de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Valores médios de K, Ca, Mg, Na, Al e C.T.C (capacidade de troca de cátions) são dados em mmol xdm^{-3} ; P, S, Cu, Fe, Mn e Zn em xmg dm^{-3} ; matéria orgânica em g xdm^{-3} e textura em porcentagem. Dados retirados de Pinto (1998), profundidade do solo de 0-20cm e áreas: restinga alta, mata de planície e mata de encosta 1.....	35
Tabela 2 - Espécies de plantas utilizadas no experimento de remoção por Ponerinae em chão de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Família e espécie de plantas foram organizadas em ordem alfabética. Forma de crescimento (A = árvore, Arb = arbusto, L = liana), características morfológicas e químicas das espécies de diásporos. Espécies de Ponerinae removendo diásporos: Ps = <i>Pachycondyla striata</i> ; Oc = <i>Odontomachus chelifer</i> ; N = não houve remoção.....	45
Tabela 3 - ANOVA de medidas repetidas comparando a penetrabilidade do solo em ninhos de <i>Pachycondyla striata</i> e <i>Odontomachus chelifer</i> , e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	49
Tabela 4 - ANOVA de medidas repetidas comparando a quantidade de serrapilheira em ninhos de <i>Pachycondyla striata</i> e <i>Odontomachus chelifer</i> , e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	51
Tabela 5 - ANCOVA de medidas repetidas comparando a biomassa de frutos coletado no solo da mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	53
Tabela 6 - ANOVA de dois fatores (Modelo Linear Generalizado, distribuição Poisson, função Logarítmica) comparando a abundância de <i>Pachycondyla striata</i> e <i>Odontomachus chelifer</i> em armadilhas do tipo pitfall em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	53
Tabela 7 - Resumo dos efeitos das duas espécies de Ponerinae estudadas, <i>Pachycondyla striata</i> (Ps) e <i>Odontomachus chelifer</i> (Oc), em sementes e plântulas na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Dados obtidos de julho de 2004 a maio de 2005.....	57

Tabela 8 - Número de interações entre formigas e espécies selecionadas de diásporos amostradas em chão de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Conteúdo lipídico das porções frescas dos diásporos (polpa ou arilo), número total de interações com formigas e número de interações envolvendo <i>Pachycondyla striata</i> (Ps) e <i>Odontomachus chelifer</i> (Oc).....	60
Tabela 9 - ANOVA de medidas repetidas comparando a média do número médio de plântulas em ninhos de <i>Pachycondyla striata</i> e <i>Odontomachus chelifer</i> e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	61
Tabela 10 - ANOVA (dois fatores) de medidas repetidas comparando o recrutamento de plântulas em ninhos de <i>Pachycondyla striata</i> e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	62
Tabela 11 - ANOVA (dois fatores) de medidas repetidas comparando a taxa de crescimento média de plântulas em ninhos de <i>Pachycondyla striata</i> e <i>Odontomachus chelifer</i> , e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	64
Tabela 12 - Resumo de características abióticas e bióticas de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, relacionadas com as interações entre formigas e diásporos carnosos, primariamente dispersos por vertebrados, no chão da mata.....	67

Resumo

O presente estudo investigou a variação espacial nas interações envolvendo os poneríneos *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* e diásporos não-mirmecocóricos. O estudo foi desenvolvido em três formações florestais contínuas na Floresta Atlântica: Mata de Restinga (2-3 m acima do nível do mar), Floresta de Planície (5-30 m acima do nível do mar) e Floresta de Encosta (200-250 m acima do nível do mar) no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Investiguei como tais interações variam espacialmente comparando os padrões das interações formiga-diásporo, e o estabelecimento, crescimento e sobrevivência inicial de plântulas nas nossas três áreas de estudo. Possíveis causas delineando tais padrões foram examinadas (quantidade de serapilheira, penetrabilidade do solo, biomassa de frutos e artrópodes, abundância e preferência dos poneríneos). Operárias solitárias de *P. striata* e *O. chelifer* transportam diásporos para seus ninhos de maneira similar nas três áreas de estudo. Contudo, diásporos ricos em lipídeos são preferencialmente removidos por ambas as espécies. A baixa disponibilidade de artrópodes na serapilheira pode ter afetado o padrão observado, pois os poneríneos são primariamente carnívoros. Plântulas e juvenis foram mais freqüentes perto dos ninhos dessas formigas que em áreas controle sem tais ninhos em mata de restinga e em floresta de planície. O recrutamento das plântulas em ninhos de *P. striata* e *O. chelifer* foi maior que em áreas controle, sem ninho, em mata de restinga e floresta de planície, mas o mesmo não ocorreu em floresta de encosta. Este padrão pode estar relacionado às propriedades e penetrabilidade do solo, diferente para cada uma das áreas estudadas. Embora as interações entre *P. striata* e *O. chelifer* e diásporos não-mirmecocóricos ocorreram nos três ambientes estudados e envolvam uma variedade de espécies de plantas, há diferenças importantes entre as áreas. Os resultados indicaram que a interação formiga-diásporo varia no espaço com importantes conseqüências para as plantas envolvidas.

Abstract

The present study investigated the spatial variation in interactions involving the ponerine ants *Pachycondyla striata* and *Odontomachus chelifer* and nonmyrmecochorous diaspores. The study was carried out at the three continuous forests formations in the Brazilian Atlantic forest: Restinga forest (2-3 m above sea level), Lowland forest (05-30 m above sea level), Hillside forest (200-250 m above sea forest) at Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. We examined how these interactions vary spatially by comparing the patterns of selected ant-diaspore interactions and establishment, growth and early survival of seedlings occurring at our three main study areas. Possible causes underlying such patterns were examined (leaf litter, soil penetrability, fruits and arthropods biomass, ponerines abundance and preference). Individual workers of *P. striata* and *O. chelifer* transport single diaspores to their nest by similar way across the three study areas. However the lipid rich diaspores were preferentially removed by both ponerine species. The low availability of leaf litter arthropods may have affected the observed pattern whereas the ponerines are primarily carnivorous. Seedlings and juveniles were more frequent close to ponerine nests than in control areas without such nests in restinga and lowland forests. The seedling recruitment in nests of *P. striata* and *O. chelifer* was greater than in control areas in restinga and lowland forests but not in hillside forest. Seedlings grew better only in nests of *O. chelifer* in lowland forest. This pattern may be related to soil properties and penetrability that are different between the areas. Although the interactions between *P. striata* and *O. chelifer* and nonmyrmecochorous diaspores occur at the three study areas and involve a variety of plant species at all places, there are important differences between the sites. The results indicate that ant-seed interaction vary in space with important consequences for the plants involved.

Introdução

Mutualismos envolvendo plantas e animais são interações que ocorrem em todos os ecossistemas terrestres e envolvem diversas espécies de uma mesma comunidade (Howe & Smallwood 1982). Estudos realizados em florestas tropicais indicam que o processo de dispersão de sementes é bastante complexo e pode apresentar várias etapas (Vander Wall & Longland 2004). Considerada a última etapa do ciclo reprodutivo das plantas, a dispersão de sementes é também o início do processo de renovação e recrutamento de populações (Herrera *et al.* 1994). Estudos recentes indicam que nos sistemas de dispersão de espécies tropicais há uma complexa rede de interações, sendo importante considerar os fatores que afetam o destino das sementes após sua dispersão por vertebrados (Chambers & Mac Mahon 1994; Andresen 1999).

Howe & Smallwood (1982) classificaram os benefícios potenciais da dispersão de sementes em três categorias: (a) escape de uma alta mortalidade por fatores dependentes de distância ou de densidade perto de co-específicos (Peres *et al.* 1997), (b) colonização de sítios raros, imprevisíveis ou efêmeros (Clark *et al.* 1998; Cain *et al.* 2000), e (c) dispersão direcional, ou seja, a deposição de diásporos em um sítio onde as plântulas encontrem melhores condições para seu estabelecimento e desenvolvimento relativo a áreas adjacentes (Wenny 2001). Estes fatores figuram entre os principais determinantes de tamanho, composição e distribuição espacial de populações vegetais (Schupp 1990; Whelan *et al.* 1991; Nathan & Muller-Landau 2000). As hipóteses de escape, colonização e dispersão direcionada não são mutuamente exclusivas, o que torna difícil a distinção entre elas (Howe & Smallwood 1982, Wenny 2001). Muito provavelmente, uma planta pode se beneficiar de mais de uma, se não todas, as vantagens do

processo de dispersão de sementes (Shepherd & Chapman 1998, Vander Wall 1993, Pizo & Oliveira 2001, Vander Wall & Longland 2004).

Os resultados de interações mutualísticas são fortemente dependentes das condições ecológicas nas quais elas ocorrem (Thompson 1982, 1988, 1994; Bronstein 1994). O desafio de estudos em co-evolução é entender como diferentes condições ecológicas e genéticas e diferentes configurações de estrutura populacional favorecem diferentes modos e resultados do processo co-evolutivo (Thompson 1994). Os resultados de interações interespecíficas comumente diferem entre populações. Essas diferenças resultam de efeitos combinados de diferenças no ambiente físico, na genética local e na estrutura demográfica de populações e no contexto de comunidade no qual a interação ocorre (Thompson 1994). A presença de outras espécies (como competidores, co-mutualismos) e eventuais especializações, de uma ou outra espécie participante, pode modificar e reformular completamente os resultados de interações em diferentes ambientes (Thompson 1994).

Interação Formiga-Diásporo Não-Mirmecocórico

Uma grande proporção de espécies de formigas participa de interações mutualísticas, e acredita-se que a evolução da eussocialidade seja um dos principais fatores responsáveis para sua dominância em mutualismos aparentes (Thompson 1982, Hölldobler & Wilson 1990). O mutualismo entre formigas e plantas é amplamente distribuído e envolve uma grande diversidade e abundância de espécies de ambos os grupos (Beattie 1985). Formigas usam uma variedade de recursos alimentares vegetais, incluindo frutos e sementes (a partir daqui chamados de diásporos), que podem compor uma parte importante de sua dieta (Hölldobler & Wilson 1990; Rico-Gray 1993).

A maior parte do conhecimento sobre interações entre formigas e diásporos é decorrente de estudos realizados com plantas mirmecocóricas típicas, que apresentam adaptações para a dispersão por formigas (Horvitz, 1981; Beattie 1985; Hughes & Westoby 1992a; b; Hughes *et al.* 1994). Essas espécies de plantas produzem diásporos com um apêndice bastante rico em lipídeos, denominado elaiossoma, que atraem formigas. Uma vez encontrado, o diásporo é então carregado pelas formigas para o ninho, onde o elaiossoma é retirado e consumido por adultos e larvas. A semente, por sua vez, é descartada em pilhas de descarte, ou seja, câmaras ou solo próximo ao ninho (Beattie 1985). Essas pilhas de descarte podem, eventualmente, ser mais ricas em nutrientes e com solo menos compactado que áreas adjacentes, e podem ser consideradas mais favoráveis ao estabelecimento e crescimento de plântulas (Horvitz 1981, Hanzawa *et al.* 1988, Gibson 1993).

A dispersão primária de diásporos carnosos (a partir daqui chamados de não-mirmecocóricos, van der Pijl 1982) produzidos por vertebrados constitui apenas uma primeira etapa do processo de dispersão das sementes (Gautier-Hion *et al.* 1985; Böhning-Gaese *et al.* 1999; Passos & Oliveira 2002, 2003, 2004), podendo os diásporos ser distribuídos secundariamente por outros organismos, como as formigas. Assim, formigas podem transportar frutos que caem da planta mãe, agindo como dispersores primários, ou diásporos defecados ou derrubados por vertebrados frugívoros, servindo como dispersores secundários de sementes. Em ambos os casos, a dispersão de sementes mediada por formigas pode afetar o recrutamento da planta (Böhning-Gaese *et al.* 1999; Passos & Oliveira 2002).

Em florestas tropicais, cerca de 90% das árvores e arbustos têm frutos carnosos e dependem de vertebrados frugívoros para sua dispersão (Frankie *et al.* 1974). Nas florestas do sudeste brasileiro, por exemplo, mais de 400 kg/ha de diásporos podem chegar ao solo anualmente (Morellato 1992). Esses ambientes ainda apresentam uma abundância de formigas

que pode exceder a 8 milhões de indivíduos/ha (Hölldobler & Wilson 1990), constituindo aproximadamente um terço da biomassa total de insetos (Fittkau & Klinge 1973). Em florestas tropicas, portanto, as formigas podem interagir com uma ampla abundância e variedade de frutos que diferem em morfologia e conteúdo nutritivo (Pizo & Oliveira 2000). Apesar de interações entre formigas e frutos não-mirmecocóricos serem comuns nos neotrópicos, a maior parte dos estudos já realizados enfocam apenas uma ou poucas espécies de plantas (Pizo & Oliveira 1998, 2001; Guimarães & Cogni 2002; Passos & Oliveira 2002, 2004). Recentemente muitas interações envolvendo formigas e diásporos não-mirmecocóricos foram documentadas nos trópicos (Beattie & Hughes 2002). Atualmente sabe-se que estas interações podem envolver dezenas de espécies de plantas e formigas em uma única comunidade (Pizo & Oliveira 2000; Passos & Oliveira 2003).

Apenas recentemente alguns autores têm demonstrado que formigas podem afetar marcadamente o destino de diásporos de plantas não-mirmecocóricas em ambientes tropicais (Byrne & Levey 1993; Kaspari 1993; Levey & Byrne 1993; Oliveira *et al.* 1995; Leal & Oliveira 1998; Böhning-Gaese *et al.* 1999; Pizo *et al.* 2004). Os possíveis benefícios de formigas a diásporos não-mirmecocóricos não diferem de benefícios a diásporos mirmecocóricos verdadeiros (Beattie 1985). As formigas podem alterar o espectro de deposição de sementes (Pizo & Oliveira 1998; 1999), alterar a dinâmica do banco de sementes (Levey & Byrne 1993), facilitar a germinação das sementes (Oliveira *et al.* 1995; Leal & Oliveira 1998; Pizo & Oliveira 1998, 2001; Passos & Oliveira 2002, 2004), promover seu estabelecimento (Levey & Byrne 1993, Farji-Brener & Silva 1996) e afetar a distribuição e sobrevivência de plântulas de espécies primariamente dispersas por vertebrados (Böhning-Gaese *et al.* 1999; Passos & Oliveira 2002, 2003, 2004). Alguns trabalhos mostram ainda que sementes dentro ou próximo aos ninhos são menos atacadas por predadores de sementes, podendo se beneficiar por estarem enterradas ou

serem ativamente defendidas pelas formigas (O'Dowd & Hay 1980, Pizo & Oliveira 2001, Passos & Oliveira 2004).

Como em qualquer outra interação animal-plantas, os resultados da dispersão de diásporos não-mirmecocóricos por formigas variam espacialmente influenciados por fatores abióticos e bióticos (Pizo *et al.* 2004). O uso de diásporos por formigas é influenciado pela disponibilidade de diásporos (Pizo & Oliveira 2000), além da preferência alimentar de cada espécie de formiga que pode diferir entre áreas (Pizo *et al.* 2004). A abundância de formigas também varia espacialmente em consequência das condições ambientais levando a flutuações na população ou na atividade das colônias (Pizo *et al.* 2004). A disponibilidade de artrópodes na serapilheira também pode ser determinante para a frequência de interação entre diásporos e formigas predominantemente carnívoras, como as grandes Ponerinae (Hortvitz & Beattie 1980, Pizo & Oliveira 1998, 2001; Passos & Oliveira 2002, 2004). A natureza generalista desse tipo de interação formiga-diásporo é evidenciada por uma variedade de formigas que exploram diferentes diásporos qualquer que seja o tipo de vegetação considerado (revisado em Buckley 1982; Hölldobler & Wilson 1990, Wolff & Debussche 1999). Assim, a variação nas características das espécies participantes mostra que a variação espacial dessas interações é provável e, conseqüentemente, bastante importante (Garrido *et al.* 2002). Essa perspectiva geográfica ainda é pouco estudada, embora possa influenciar marcadamente a evolução e o resultado do mutualismo envolvendo formigas e diásporos não-mirmecocóricos (Thompson 1994). Além disso, estudos de dispersão de sementes ao longo de gradientes ambientais podem ajudar a diferenciar padrões locais de padrões gerais com respeito a fatores determinantes dessas interações (Thompson 1982).

Frugivoria na Subfamília Ponerinae

Uma grande diversidade de formigas explora diásporos de uma forma regular. Em florestas tropicais, espécies das subfamílias Ponerinae, Formicinae e Myrmicinae interagem com uma ampla variedade de diásporos carnosos (Horvitz & Beattie 1980, Leal & Oliveira 1998, Pizo & Oliveira 1998, Passos & Oliveira 2003). A subfamília Ponerinae é bastante representativa entre as formigas neotropicais e suas espécies freqüentemente interagem com diásporos caídos no solo (Horvitz & Beattie 1980, Pizo & Oliveira 1998, 2000, 2001, Passos & Oliveira 2002, 2003, 2004). Os poneríneos pertencem a família Formicidae apresentando 1300 espécies distribuídas em 42 gêneros em toda região tropical (Bolton 1995). De modo geral, formigas pertencentes a essa subfamília apresentam características morfológicas e comportamentais semelhantes, tais como estrutura de ninho bastante simples, reduzido polimorfismo entre as castas e comunicação química incipiente (Wilson 1971).

A maioria das espécies de poneríneos forrageia na serapilheira em busca de artrópodes, sendo esse o item que constitui a maior parte de sua dieta (Peeters 1993). Dentro da subfamília há espécies predadoras solitárias e espécies que possuem elaborado sistema de recrutamento (Gobin *et al.* 1998). Algumas espécies usam arilo de sementes e/ou polpa de frutos como um recurso alimentar secundário (Horvitz & Beattie 1980; Pizo & Oliveira 1998; Fourcassié & Oliveira 2002; Passos & Oliveira 2002, 2004), sendo a disponibilidade de artrópodes no solo da mata um dos fatores que podem determinar o padrão de interação entre estas formigas e diásporos não-mirmecócóricos (Pizo *et al.* 2004).

Como principais vetores de sementes no solo da Floresta Atlântica no Brasil, *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata* são espécies determinantes para o resultado das interações formiga-diásporo não-mirmecócóricas (Pizo & Oliveira 1998, 2001). Essas espécies removem diásporos (pesando até 1g) individualmente para os seus ninhos, que podem servir de sítio de estabelecimento para algumas espécies de plantas (Pizo *et al.* 2004; Passos & Oliveira

2002, 2004). Estudos realizados na Mata Atlântica mostram que, para algumas espécies de plantas, plântulas são mais abundantes nas proximidades de ninhos destas Ponerinae do que em parcelas controle adjacentes sem ninho (Pizo & Oliveira 1998; Passos & Oliveira 2002, 2004). Atributos físicos e químicos nas imediações dos ninhos de formigas frequentemente promovem o estabelecimento de plântulas, especialmente em solos pobres em nutrientes (Levey & Byrne, 1993). Ninhos de *O. chelififer*, por exemplo, são ricos em P e Ca, sendo que as formigas também modificam a textura do solo, o que pode melhorar o desempenho das plântulas (Passos & Oliveira 2002). Ao remover as sementes da proximidade da planta-mãe (até 10m), essas formigas podem reduzir a predação das sementes por insetos (Pizo & Oliveira 1998).

O gênero *Odontomachus* tem distribuição pan-tropical e pode ser encontrado em uma vasta diversidade de habitats (Brown 1976). No Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), *O. chelififer* é uma espécie bastante abundante em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta. Suas operárias são grandes (1-1,5 cm de comprimento) e podem ser vistas forrageando solitariamente sobre a serapilheira (Fowler 1980). Seus ninhos são comumente encontrados em locais sombreados próximos a troncos de árvores (Medeiros 1997).

O gênero *Pachycondyla* tem ampla distribuição, ocorrendo desde os EUA até a Argentina (Kempf 1972). *Pachycondyla striata* é encontrada no Brasil e Argentina (Kempf 1972) e alguns aspectos de sua ecologia comportamental foram descritos por Gianotti & Machado (1994) e Medeiros (1997). No PEIC, *P. striata* é uma espécie bastante abundante em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta. Suas operárias são grandes (1-1,5 cm de comprimento) e podem ser vistas forrageando sobre o folhíço individualmente ou em pares de “tandem behavior” (onde a formiga recrutada segue bem próximo a forrageadora tocando-a na parte posterior do abdômen com as antenas) (Hölldobler & Wilson 1990). Os ninhos são encontrados em locais sombreados geralmente na proximidade de árvores (Medeiros 1997).

Objetivos

Com base nessa perspectiva, o objetivo deste trabalho foi investigar e comparar a interação entre duas espécies de Ponerinae (*Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*) e frutos não-mirmecocóricos em três fisionomias florestais da Ilha do Cardoso (mata de restinga, floresta pluvial tropical de planície litorânea e floresta pluvial tropical da Serra do Mar) respondendo às seguintes perguntas:

- 1) Existem diferenças entre as três fisionomias de estudo com relação ao (1) uso de frutos pelas Ponerinae, (2) características dos frutos usados e (3) recrutamento de plântulas ao redor dos ninhos das Ponerinae?
- 2) Se existem diferenças, quais são suas causas?

Materiais e Métodos

Área de Estudo

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) (Figura 1) localiza-se no litoral sul do Estado de São Paulo, no município de Cananéia, dentro do complexo estuarino-lagunar de Iguape-Cananéia-Paranaguá, entre os paralelos 25°03'05'' e 25°18'18'' de latitude S e os meridianos 47°53'48'' e 48°05' 42'' de longitude W (Melo & Mantovani 1994). A ilha abrange uma área aproximada de 151 km², apresentando altitudes que vão desde o nível do mar até elevações acima de 814 m (Bernardi 2001, São Paulo 2001).



Figura 1: Localização do Núcleo Perequê (estrela branca), Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), Cananéia, São Paulo.

O clima da Ilha do Cardoso é influenciado por fatores locais, como maritimidade, topografia acidentada e vegetação, conduzindo a particularidades meso e/ou microclimáticas (Barros *et al.* 1991). Segundo Funari *et al.* (1987), o clima geral pode ser considerado megatérmico, superúmido, com nenhum déficit de água no inverno e grande excesso no verão.

Dados climáticos obtidos por Moulton (citado por Melo & Mantovani 1994) em três estações meteorológicas instaladas na Ilha do Cardoso, entre os anos de 1989 e 1992, revelaram temperatura média das mínimas de 19,4°C e das máximas de 26,7°C, mínima absoluta de 6,0°C (julho de 1990) e máxima absoluta de 39,0°C (outubro de 1991). A precipitação média mensal foi de 149,42 mm, a mínima mensal de 14,6 mm (julho de 1991) e a máxima mensal de 421,6 mm (janeiro de 1991). No mesmo período, a precipitação anual foi de 2.098,7 mm em 1990 e de 1.798,7 mm em 1991. Esses dados mostraram-se semelhantes àqueles obtidos por Funari *et al.* (1987) e São Paulo (2001).

A Ilha do Cardoso é considerada um dos principais remanescentes da Mata Atlântica, apresentando uma amostra da maioria das fisionomias vegetais ocorrentes na costa atlântica brasileira: vegetação pioneira de dunas, vegetação de restinga, floresta pluvial tropical de planície litorânea, floresta pluvial tropical da Serra do Mar, formação arbustiva dos topos, vegetação de mangue e vegetação secundária (Barros *et al.*, 1991). Barros *et al.* (1991) apresentam a

caracterização geral da vegetação da ilha, com a descrição detalhada de suas formações e a lista de 986 espécies distribuídas entre 483 gêneros e 134 famílias. Segundo Sugiyama (1998), a vegetação da ilha é formada principalmente de manguezais, florestas sobre restingas e florestas nas encostas dos morros.

Este estudo foi desenvolvido entre outubro de 2003 e maio de 2005 em três das fisionomias florestais do PEIC (Figura 2), caracterizadas a seguir:

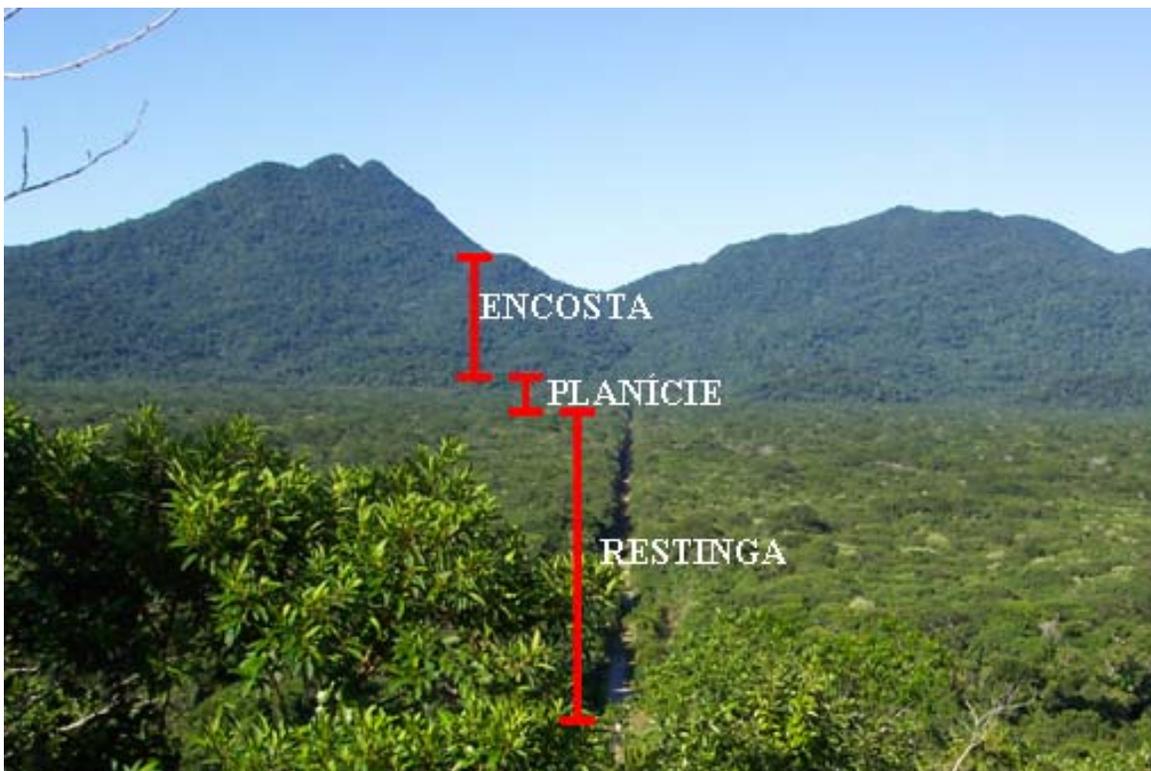


Figura 2: Áreas onde o estudo foi desenvolvido: Mata de Restinga (restinga), Floresta Pluvial Tropical de Planície Litorânea (planície) e Floresta Pluvial Tropical da Serra do Mar (encosta). Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

1 - Vegetação de Restinga

A vegetação de restinga pode ser classificada como uma comunidade edáfica por depender mais da natureza do solo que do clima. Sofrendo influências marinha, e fluvio-marinha, forma um conjunto de comunidades fisionomicamente distintas distribuídas em mosaico e ocorrendo em áreas com diversidade ecológica (Sugiyama 1998).

A vegetação de restinga cobre a maior parte da planície arenosa da Ilha do Cardoso, principalmente a norte-nordeste (Restinga do Pereirinha) e a porção sul-sudeste (Barros *et al.* 1991). Apresenta-se como um complexo de diferentes comunidades vegetais que se interpenetram (De Grande & Lopes 1981). Partindo-se da vegetação baixa de pós-praia em direção ao interior da ilha, percebe-se um aumento da riqueza e altura da vegetação e da camada de serapilheira, terminando em uma mata de transição no limite com a floresta pluvial tropical de planície litorânea (Barros *et al.* 1991).

A restinga do Pereirinha (Núcleo Perequê, Figura 3) é caracterizada por uma vegetação predominantemente florestal, que vai desde formações arbóreas bastante abertas e baixas, com 4-5 m de altura, até formações arbóreas fechadas, sombreadas no interior, com mais de 15 m de altura, onde a camada de húmus e serapilheira é bastante espessa (Sugiyama 1998). A comunidade arbórea da floresta de restinga do Núcleo Perequê apresenta poucas espécies (64 espécies), representadas por muitos indivíduos, comparada com as duas outras formações florestais do PEIC: floresta de planície e de encosta (Sugiyama 1998). As famílias que apresentam o maior número de espécies são Myrtaceae (18), Arecaceae (5), Melastomataceae (4), Aquifoliaceae (4) e Clusiaceae (3) (Sugiyama 1998).

As áreas de restinga mais aberta são bem iluminadas no interior apresentando árvores com altura média de 5 m, bem ramificadas a partir da base, o que proporciona um estrato herbáceo bastante conspícuo onde predominam pteridófitas e algumas bromélias. O solo é arenoso, com fina camada de húmus (2 cm), sua drenagem é geralmente mais lenta, principalmente no verão quando permanece por longo tempo encharcado. A região de floresta mais fechada é composta por árvores mais altas, com altura média de 9 m, chegando a 12-15 m, o dossel é mais contínuo, existindo maior quantidade de epífitas (bromeliáceas, orquídeas e gesneriáceas) e o estrato herbáceo é predominantemente constituído de bromélias e orquídeas (Sugiyama 1998).

Segundo Pinto (1998), os teores de argila e silte são baixos nos solos de restinga, enquanto a fração areia total é extremamente elevada. Os baixos valores de argila encontrados no solo sob mata de restinga indicam pequeno potencial para retenção de água e nutrientes (Pinto 1998). Os solos dessa área apresentaram valores de pH bastante baixos, comum a solos da Serra do Mar (Sugiyama 1998, Pinto 1998).



Figura 3: Trecho de Mata de Restinga estudada no Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP (Foto: C. Bottcher).

2 - Floresta Pluvial Tropical de Planície Litorânea

A floresta pluvial tropical da planície litorânea é um tipo de formação florestal relacionada a uma vegetação “intermediária” entre as florestas de restinga e de encosta de acordo com o desenvolvimento do solo (Bernardi 2001). Estende-se sobre a planície ocupando o perímetro do maciço montanhoso central, ocorrendo, em sua maior extensão, a norte e leste da Ilha do Cardoso (Noffs & Baptista-Noffs 1982).

Esta formação ocorre em continuidade à floresta de restinga, havendo uma faixa de transição, onde se mesclam elementos dos tipos limítrofes (Barros *et al.* 1991). A existência de uma faixa de transição como essa é reconhecida também por Andrade e Lamberti (citado por Barros *et al.* 1991). Segundo De Grande & Lopes (1981), a transição da restinga para a mata é gradativa e caracterizada pelo desaparecimento da vegetação de cobertura do solo, ao mesmo tempo que a camada de serapilheira e húmus se torna mais espessa.

A floresta de planície é composta por dois estratos arbóreos mais ou menos contínuos, com dossel fechado, caules com diâmetro pequeno a médio, grande quantidade de epífitas e lianas, além de um denso estrato arbustivo-arbóreo (Figura 4) (Barros *et al.* 1991). A comunidade arbórea da floresta de planície, comparada com as duas outras formações florestais do PEIC (floresta de restinga e de encosta), apresenta um número intermediário de espécies (104). As famílias mais representativas são Myrtaceae (16 espécies), Euphorbiaceae (7), Fabaceae (6), Lauraceae (5) e Mimosaceae (4) (Pinto 1998).

Na mata de planície, os teores de argila estão próximos do limite para serem classificados na textura média argilosa, mostrando valores intermediários das frações de silte e areia, quando comparada às matas de restinga e de encosta (Pinto 1998). Esse autor também assinala que a floresta de planície deveria ser incluída em classes de textura diferente, e não homogênea, das florestas de restinga e de encosta. Porém, de modo semelhante às duas outras áreas, a mata de planície apresenta pH do solo bastante baixo (Pinto 1998).



Figura 4: Trecho de Floresta de Planície Litorânea estudada no Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP (Foto: C. Bottcher).

3 - Floresta Pluvial Tropical da Serra do Mar

A floresta pluvial tropical da Serra do Mar cobre as encostas e topos mais baixos do maciço montanhoso central e os morros isolados, sendo considerada a formação que ocupa a maior extensão na ilha, cerca de 74% da área total, segundo Noffs & Baptista Noffs (1982).

De acordo com Melo & Mantovani (1994), o interior da mata de encosta tem o aspecto de uma floresta não muito densa e distribuição contínua da altura da copa das árvores, apresentando três estratos arbóreos: o inferior de 5-10 m de altura, com a maior densidade de indivíduos, o médio de 15-21 m e densidade intermediária, e o superior de 24-28 m de altura e menor densidade dentre os estratos (Figura 5). Além desses três estratos, ocorrem árvores emergentes com mais de 30 m e um estrato arbustivo-herbáceo de porte baixo. A declividade do terreno faz com que o dossel permita a penetração da luz difusa, favorecendo a riqueza em espécies do sub-

bosque e em epífitas vasculares, a maioria ocorrendo a grandes alturas (Melo & Mantovani 1994).

A floresta de encosta é a formação vegetal que apresenta maior número de espécies arbóreas (174), comparada com as florestas de restinga e planície no PEIC. Segundo Melo & Mantovani (1994) as famílias com maior número de espécies são: Myrtaceae (24 espécies), Rubiaceae (10), Fabaceae (9), Euphorbiaceae (7), Moraceae (6), Meliaceae (6), Lauraceae (6) e Arecaceae (5).

Além da interferência antrópica, alguns trechos de florestas sofrem a ação de fatores naturais, como deslizamentos de encostas de morros e quedas de árvores após chuvas torrenciais, típicos da floresta tropical atlântica (São Paulo 2001).

Na mata de encosta os teores de argila ficaram próximos do limite referente à textura muito argilosa, alta fração de silte e baixa fração de areia (Pinto 1998). Esse autor mostrou que o aumento das frações de silte e argila no solo corresponde ao aumento da diversidade e diminuição da densidade das espécies vegetais. Os valores de pH para os solos da mata de encosta encontrados por Pinto (1998) foram baixos, corroborando os dados encontrados por Melo & Mantovani (1994).

Analisando o conjunto dos parâmetros de fertilidade do solo apresentados por Pinto (1998) para os trechos sob Floresta Pluviais de encosta e de planície, pode-se afirmar que estes apresentam melhores condições físicas e químicas para o desenvolvimento das plantas do que aqueles sob Florestas de restinga (Tabela 1).



Figura 5: Trecho de Floresta de Encosta estudada no Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP (Foto: C. Bottcher).

Tabela 1: Características físico-químicas do solo de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Valores médios de K, Ca, Mg, Na, Al e C.T.C (capacidade de troca de cátions) são dados em mmol xdm^{-3} ; P, S, Cu, Fe, Mn e Zn em mg xdm^{-3} ; matéria orgânica em g xdm^{-3} ; e textura em porcentagem. Dados retirados de Pinto (1998), profundidade do solo de 0-20cm e áreas: restinga alta, mata de planície e mata de encosta1.

Variável do Solo	Restinga	Planície	Encosta
Fósforo (P)	12,4	10,0	7,4
Potássio (K)	1,5	1,9	1,6
Zinco (Zn)	1,40	1,47	0,91
Ferro (Fe)	23,0	59,3	54,1
Manganês (Mn)	2,1	87,9	80,6
Cobre (Cu)	0,10	0,42	0,34
Sódio (Na)	1,4	1,2	1,5
Cálcio (Ca)	2,2	6,8	3,5
Magnésio (Mg)	3,5	6,1	5,9
Areia	92	49	21
Silte	4	16	22
Argila	3	35	57
Matéria orgânica	80,0	49,5	64,5
C.T.C.	191,4	118,5	134,3
H + Al	182,8	102,6	122,0
pH	3,44	4,54	4,01

Caracterização das Áreas Estudadas

Para caracterizar e contrastar as três áreas de estudo (restinga, planície e encosta) foram medidas algumas variáveis ambientais abióticas (cobertura do dossel, penetrabilidade do solo e profundidade da serapilheira) e bióticas (abundância de frutos e artrópodes na serapilheira).

1 - Características Abióticas

1.1 - Cobertura do Dossel

Para comparar a penetração de luz solar nas três áreas foram feitas medidas de cobertura do dossel com densiômetro manual. As medidas foram feitas ao longo das trilhas penetrando no mínimo 0,5 m para dentro da mata. Foram feitas 30 medições em cada área, separadas entre si por 20 m.

Diferenças na proporção de cobertura do dossel nas três áreas de estudo foram analisadas a partir do Teste de Kruskal-Wallis, tendo a área como variável independente e a porcentagem de cobertura como variável dependente (Zar 1999).

1.2 - Penetrabilidade do Solo

Para comparar a compactação do solo entre as áreas de ninho ($n = 20$) e controle ($n = 20$), a 3m de cada ninho em uma direção aleatória, de cada uma das espécies de Ponerinae (*Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*) em cada uma das áreas foram feitas medidas de penetrabilidade do solo. Para isso foi utilizada uma haste de madeira de 1,5 cm de diâmetro e 1 m de comprimento. Em cada um dos ninhos/controles a haste era colocada próximo do centro

(entrada do ninho) e uma força vertical manual era aplicada até que houvesse resistência do solo. Era anotada (em cm) a medida da ponta da haste até a altura em que esta havia penetrado no solo.

Diferenças na penetrabilidade do solo entre os tratamentos (ninho e controle) nas três áreas de estudo foram analisadas a partir de uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores, tendo a área e o tratamento como variáveis independentes e a penetrabilidade do solo como variável dependente (Zar 1999).

1.3 - Profundidade da Serapilheira

Para comparar a quantidade de serapilheira entre as áreas de ninho ($n = 20$) e controle ($n = 20$) de cada uma das espécies de Ponerinae em cada uma das áreas de estudo foram feitas medidas de profundidade da serapilheira. Para isso foi utilizada uma pequena haste de madeira de 1,5 mm de diâmetro e 25 cm de comprimento. Em cada um dos ninhos/controles a haste era colocada próximo ao centro e uma força vertical era aplicada até tocar o solo. A medida anotada era a quantidade de folhas que a haste havia atravessado ao penetrar no solo.

Diferenças na profundidade de serapilheira entre os tratamentos (ninho e controle) nas três áreas de estudo foram analisadas a partir de uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores, tendo a área e o tratamento como variáveis independentes e o número de folhas interceptadas pela haste como variável dependente (Zar 1999).

2 - Características Bióticas

2.1 - Abundância de Frutos na Serapilheira

Para estimar a abundância de frutos carnosos disponíveis na serapilheira nas três áreas estudadas foram feitas coletas mensais de frutos caídos no solo de outubro de 2003 a maio de 2005. As coletas foram feitas em trilhas já existentes e marcadas com pontos de 50 em 50 m. A área de restinga tinha 23 pontos, a floresta de planície tinha 20 pontos e a floresta de encosta tinha 30 pontos. Dez pontos eram sorteados mensalmente em cada uma das trilhas e todo o material encontrado em uma parcela imaginária com largura de 1 m de cada lado da trilha e 50 m de comprimento era coletado, secado em estufa a 50°C durante uma semana e pesado. Dessa maneira cada ponto sorteado serviu como o centro de uma parcela de 100 m² (2,0 x 50,0 m). A área total amostrada para quantificar a produção mensal de frutos foi de 0,3 ha (0,1 ha para cada tipo florestal). A coleta foi feita apenas para frutos e sementes encontrados dentro das parcelas sorteadas, não muito velhos e com sementes que não estivessem totalmente predadas, ou seja, sementes com possibilidade de germinação.

Diferença na abundância de frutos entre as áreas de estudo foi testada com uma análise de co-variância (ANCOVA) de medidas repetidas, tendo a área como variável categórica, os meses como variáveis contínuas e o log da produtividade como variável dependente (Snedecor & Cochran 1980).

2.2 - Abundância de Artrópodes na Serapilheira

Para quantificar os artrópodes encontrados na serapilheira nas três áreas de estudo foram usadas armadilhas do tipo pitfall (Figura 6), constituída por copos plásticos (6,5 cm de largura x 8,0 cm de comprimento) preenchidos até a metade com álcool 70% e enterrados no solo até a

borda superior (de acordo com Pizo & Oliveira 2000, Passos & Oliveira 2003). Cinquenta armadilhas foram instaladas em cada uma das áreas de estudo ao longo das trilhas, espaçadas por 10 m umas das outras. As armadilhas ficaram ativas por 24 h. Os artrópodes coletados foram contados, separados em nível de ordem, secados (estufa a 70°C durante 48 h) e pesados. Foram realizadas três amostragens: no início (novembro), meio (janeiro) e fim (março) da estação chuvosa.



Figura 6: Armadilhas do tipo “pitfall” em floresta de Planície, Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. O prato plástico que recobre a armadilha foi utilizado pra evitar que o conteúdo transbordasse em caso de chuva (Foto: C. Bottcher).

Diferenças na biomassa de artrópodes encontrados na serapilheira foram testadas a partir do Teste de Kruskal-Wallis, tendo a área como variável independente e a soma da biomassa de artrópodes nos três meses amostrados como variável dependente (Zar 1999).

Caracterização das Espécies de Ponerinae

1 - Abundância das Espécies de Ponerinae

Para quantificar a abundância das duas espécies de Ponerinae nas três áreas de estudo foram usadas armadilhas do tipo “pitfall” (Figura 6), descritas anteriormente para amostragem de artrópodes. Ao final das 24 h em que as armadilhas ficaram ativas, as Ponerinae coletadas foram contadas. Igualmente foram realizadas três amostragens: no início (novembro), meio (janeiro) e fim (março) da estação chuvosa, que corresponde ao período de maior atividade das Ponerinae (Hölldobler & Wilson 1990; Leal & Oliveira 1995).

Diferenças na abundância das Ponerinae na serapilheira foram testadas com uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores baseada no Modelo Linear Generalizado, presumindo que a distribuição seja Poisson e utilizando a função de ligação Logarítmica. Os dados foram transformados de forma a cumprir as premissas do teste somando-se 1 a todos os valores. A área e a espécie de formiga foram utilizadas como variáveis independentes e a soma do número de formigas nos três meses amostrados como variável dependente (Zar 1999).

Outro método utilizado para quantificar a abundância das duas espécies de Ponerinae nas três áreas foi o uso de iscas de sardinha. Em novembro de 2004, foram colocadas cem iscas ao longo da trilha principal de cada área espaçadas em 10 m. Após uma hora as iscas foram monitoradas e a presença ou ausência das espécies de Ponerinae foi anotada.

A diferença na abundância das Ponerinae visitando as iscas de sardinha nas três áreas de estudo foi testada com base no Modelo Log-linear, tendo a área e as espécies de formigas como variáveis independentes e o número de iscas visitadas por cada formiga em cada área como variável dependente (Zar 1999).

2 - Preferência Alimentar das Espécies de Ponerinae

Para testar a preferência alimentar das duas espécies de Ponerinae foram feitos experimentos de escolha usando goiaba (*Psidium guajava*, Myrtaceae) e baratas (Order: Dictyoptera, Suborder: Blattaria). Membro de uma família de planta dominante na Floresta Atlântica (Mori *et al.* 1983; Oliveira-Filho & Fontes 2000), a goiaba é um típico fruto pobre em lipídeo como muitos outros com os quais as formigas interagem (ver Pizo & Oliveira 2000). Os ninhos utilizados para o experimento foram os mesmos ninhos monitorados em relação às plântulas (veja abaixo). Ao redor das entradas do ninho, foram oferecidos às formigas pedaços equivalentes (< 1 cm de comprimento) de goiaba e barata colocados juntos sobre um pequeno pedaço (4 x 4 cm) de papel filtro branco para facilitar a visualização. Os dois tipos de itens alimentares ficavam separados por menos de 1 cm. O experimento era iniciado depois da localização dos itens por uma formiga e terminava após a remoção (o item era levado ao ninho) de um dos itens pela mesma. A escolha era anotada apenas se a formiga “antenasse” ambos os itens antes de remover um deles. Para garantir independência entre os experimentos, toda formiga testada foi coletada. O experimento foi realizado em cinco ninhos (10 formigas/ninho) de cada espécie de poneríneo, em cada área de estudo.

Diferenças na preferência alimentar de *Odontomachus chelifer* nas três áreas foram testadas com base no Modelo Log-linear, tendo a área e o item alimentar como variáveis independentes e o número de formigas escolhendo cada item alimentar como variável dependente (Zar 1999). Para as análises, cada indivíduo de *O. chelifer* foi considerado uma unidade amostral. Como a unidade amostral utilizada foi o indivíduo e não a colônia, poderia haver o problema de pseudo-replicação, assim foi feito um teste de aleatorização *a posteriori* (menos robusto). O teste não foi realizado para *Pachycondyla striata*, pois esta espécie apresentou 100% de preferência por baratas.

3 - Remoção de Frutos pelas Ponerinae

Para verificar se existe diferença entre as três áreas de estudo na relação entre a composição química da porção carnosa (polpa ou arilo) de diásporos e a taxa de remoção destes por *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* foram utilizadas 18 espécies de frutos representando 18 famílias (Tabela 2), selecionadas a partir de suas disponibilidades e facilidade de coleta. Diásporos maduros coletados diretamente da planta ou recém-caídos no solo foram colocados ao longo das trilhas sobre a serapilheira a intervalos de 10 m e 0,5-1,5 m para dentro da mata. Para garantir que a interação fosse observada, a cada hora eram colocados apenas sete diásporos, sendo que cada um era colocado individualmente sobre um pequeno pedaço (4 x 4 cm) de papel filtro branco para facilitar a visualização (Figura 7). Durante uma hora esses diásporos eram monitorados, sem reposição dos mesmos, e era anotado o número de diásporos removidos pelas espécies de Ponerinae. Esse experimento era repetido durante 4 h consecutivas, das 09:00 às 13:00 h, trocando os diásporos a cada hora e colocando-os em extensões diferentes das trilhas. As mesmas espécies de diásporos foram usadas nas três áreas de estudo.



Figura 7: Experimento de remoção de diásporos. Interação entre uma formiga *Odontomachus chelifer* e um diásporo de *Ocotea pulchela*. (foto: C. Bottcher).

Diásporos intactos das plantas utilizadas nas interações formiga/diásporo foram coletados e medidos em relação a (1) comprimento, (2) diâmetro, (3) massa fresca e (4) massa seca (Tabela 2). Polpas e/ou arilos eram retirados de diásporos recém-coletados, secados em estufa a 70°C durante 48 h e triturados para as análises químicas. A característica química analisada foi a porcentagem de lipídios, carboidratos hidrossolúveis e proteínas (Tabela 2). Lipídios, nitrogênio e carboidratos hidrossolúveis foram analisados de acordo com metodologia modificada de Pooter & Villar (1997).

As diferenças entre as três áreas de estudo em relação à remoção dos diásporos foram testadas com base no Modelo Log-linear, tendo a área, o grupo de frutos e a espécie de formiga como variáveis independentes e o número de frutos removidos por cada formiga em cada área como variável dependente (Zar 1999). Para o teste, os frutos foram divididos em dois grupos:

grupo 1: frutos com mais de 60% de lipídeo, mais atrativo para as grandes Ponerinae (Pizo & Oliveira 2001; Passos & Oliveira 2002) e grupo 2: frutos com menos de 10% de lipídeos.

Tabela 2: Espécies de plantas utilizadas no experimento de remoção por Ponerinae em chão de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Famílias e espécies de plantas foram organizadas em ordem alfabética. Forma de crescimento (A = árvore, Arb = arbusto, L = liana), características morfológicas e químicas das espécies de diásporos. Espécies de Ponerinae removendo diásporos: Ps = *Pachycondyla striata*; Oc = *Odontomachus chelifer*; N = não houve remoção.

Família Espécie	Forma de crescimento	Comprimento x Altura (mm)	Peso fresco (g)	% de Lipídeos	% de Proteínas	% de Carboidratos	Espécie de Ponerinae
Anacardiaceae <i>Schinus terebinthifolius</i> ^a	A	4,6 x 5,4	0,04				Ps; Oc
Annonaceae <i>Guatteria australis</i> ^a	A	9,0 x 6,5	0,3	6,45	4,87	14,67	N
Aquifoliaceae <i>Ilex theezans</i> ^a	A	7,5 x 7,2	0,2				Ps
Arecaceae <i>Geonoma schottiana</i>	A	9,4 x 9,6	0,5	5,43	9,35	1,06	Ps
Celastraceae <i>Maytenus robusta</i>	A	9,0 x 7,5	0,2	1,79	2,63	3,85	N
Clusiaceae <i>Clusia criuva</i> ^a	A	10,3 x 5,3	0,6				Ps; Oc
Ericaceae <i>Gaylussacia brasiliensis</i> ^a	Arb	6,7 x 7,4	0,2				Ps; Oc
Erythroxylaceae <i>Erythroxylum amplifolium</i>	A	7,5 x 5,7	0,2	26,87	4,59	51,35	N
Euphorbiaceae <i>Alchornea triplinervia</i> ^a	A	6,3 x 6,3	0,1				Ps; Oc
Lauraceae <i>Ocotea pulchella</i> ^a	A	8,2 x 5,8	0,2	60,57	5,19	0,94	Ps; Oc
Melastomataceae <i>Clidemia</i> sp. ^a	Arb	9,0 x 11,0	0,4				Ps
Meliaceae <i>Cabralea canjerana</i> ^a	A	18,5 x 10,2	1,3	77,55	7,37		Ps; Oc
Myrsinaceae <i>Rapanea</i> sp	A	5,6 x 6,3	0,1	7,98	2,86	41,92	Ps

Myrtaceae							
<i>Siphoneugenia gulifoyleiana</i> ^a	A	9,5 x 9,5	0,5	5,43	3,79		Ps
Nyctaginaceae							
<i>Guapira opposita</i>	A	7,0 x 6,5	0,2	2,27	8,83	11,78	Ps; Oc
Rubiaceae							
<i>Psycotria mapourioides</i>	A	5,5 x 6,2	0,1	2,79	5,15	6,96	Ps; Oc
Smilacaceae							
<i>Smilax</i> sp	L	7,3 x 7,4	0,3	3,78	4,47	1,12	Ps; Oc
Ternstroemiaceae							
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> ^a	A	5,7 x 3,8	0,04	83,33	3,49	0,42	Ps; Oc

^a Dados não analisados.

Caracterização do Estabelecimento das Plântulas

O efeito das Ponerinae no estabelecimento das plântulas foi determinado quantificando o número e a sobrevivência de plântulas crescendo em ninhos de *Pachycondyla striata*, *Odontomachus chelifer* e em áreas controle (sem ninhos). Os ninhos foram localizados seguindo formigas operárias atraídas por iscas de sardinha colocadas no chão da mata (Horvitz 1981). Vinte ninhos de cada uma das espécies foram marcados e duas parcelas (0,5 x 0,5 m) foram estabelecidas, sendo uma centrada na entrada do ninho (parcela tratamento) e outra a 3 m de cada ninho em uma direção aleatória (parcela controle). Plântulas (até 30 cm de altura) dentro das parcelas foram individualizadas com placas de alumínio (1 x 1 cm) e sua sobrevivência e altura (da base até a ponta da folha mais alta) foram monitoradas a cada dois meses durante um ano (Figura 8).



Figura 8: Ninho de *Odontomachus chelifer*, cercado por plântulas (placas prata) em Mata de Restinga, Núcleo Perequê, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. A bandeira maior, mais ao centro da foto, indica a entrada do ninho (Foto: C. Bottcher).

Diferenças na média do número de plântulas crescendo nos ninhos e parcelas controle, nos seis meses amostrados, foram analisadas a partir de uma análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas, tendo a área (restinga, planície e encosta) e o tratamento (ninho e controle) como variáveis independentes e a média do número de plântulas como variável dependente (Zar 1999). As análises foram feitas separadamente para cada espécie de formiga.

Diferenças no recrutamento (nascimento – morte) de plântulas presentes nos ninhos e em parcelas controle foram analisadas a partir de uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores de medidas repetidas tendo a área (restinga, planície e encosta), os meses (julho, setembro, novembro, janeiro, março e maio) e o tratamento (ninho e controle) como variáveis independentes e o log (n+1) do recrutamento (nascimento – morte) como variável dependente (Zar 1999). As análises foram feitas separadamente para cada espécie de formiga.

Diferenças na taxa de crescimento média de plântulas presentes nos ninhos e em parcelas controle foram analisadas a partir de uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores de medidas repetidas tendo a área (restinga, planície e encosta), os meses (julho, setembro, novembro, janeiro, março e maio) e o tratamento (ninho e controle) como variáveis independentes e a taxa de crescimento média como variável dependente (Zar 1999). As análises foram feitas separadamente para cada espécie de formiga.

Resultados

Caracterização das Áreas Estudadas

1 - Características Abióticas

1.1 - Cobertura do Dossel

A porcentagem de cobertura do dossel difere entre as três áreas de estudo (Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 38,571$; gl = 2; $p < 0,001$, Tabela 3, Figura 9) aumentando da mata de restinga para a floresta de encosta, com um valor intermediário na floresta de planície.

Tabela 3: Resumo de características abióticas e bióticas de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, relacionadas com as interações entre formigas e diásporos carnosos, primariamente dispersos por vertebrados, no chão da mata. Onde: + = alta, +/- = média e - = baixa, comparativamente entre as áreas.

Características	Restinga	Planície	Encosta
Solo	Arenoso pobre	Aluvial rico	Aluvial rico
Cobertura do dossel	+/-	+	+
Penetrabilidade do solo	+	+/-	-
Profundidade da serapilheira	+	+	+
Produção de fruto	-	+	+
Biomassa de artrópodes na serapilheira ^a	-	-	-
Abundância de poneríneos (%) ^b			
<i>Pachycondyla striata</i>	18	17	19
<i>Odontomachus chelifer</i>	7	11	4
Frequência de interação	-	-	-
Diásporos explorados por poneríneos (%)			
<i>Pachycondyla striata</i>	12	5	13
<i>Odontomachus chelifer</i>	8	7	8

^a Artrópodes foram amostrados com 50 armadilhas do tipo pitfall (copos plásticos de 6,5cm de largura x 8,0cm de comprimento) durante 24h em cada uma das áreas; ver texto para detalhes.

^b Porcentagem de iscas de sardinha (n = 100) em cada espécie de formiga.

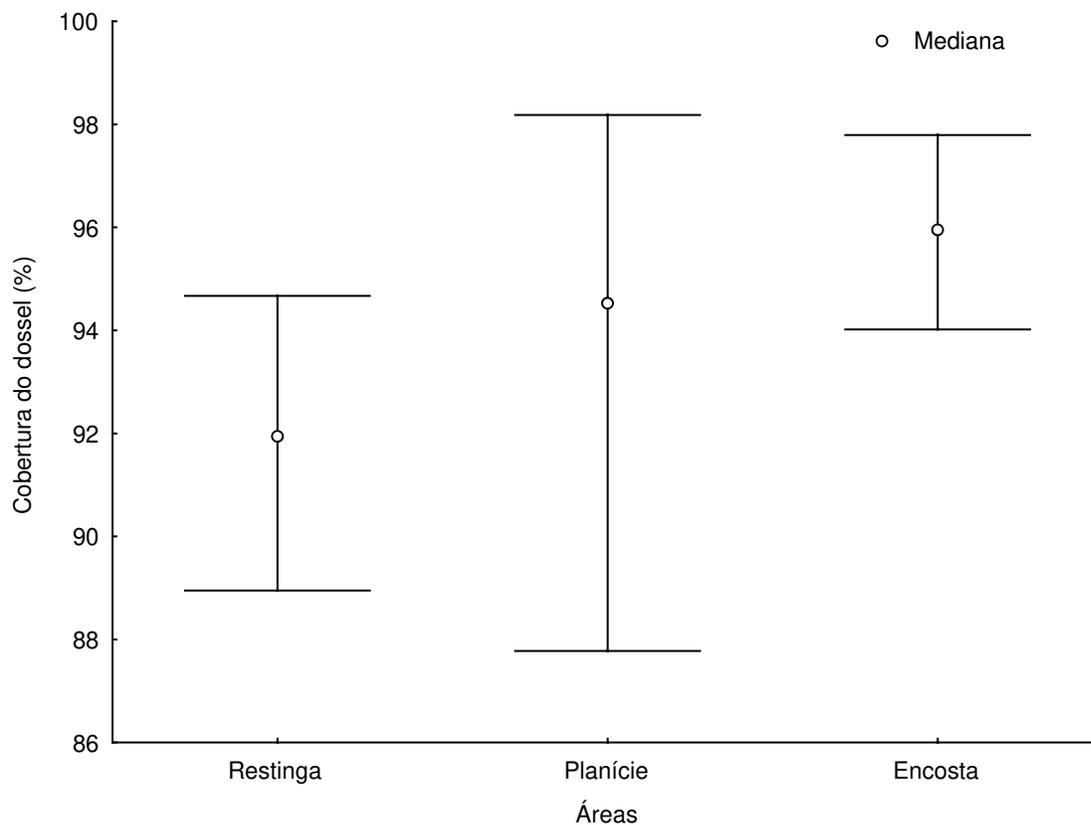


Figura 9: Porcentagem de cobertura do dossel em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. São apresentadas as medianas e, indicados pelas linhas verticais, os intervalos de 95% de confiança.

1.2 - Compactação do Solo

A floresta de encosta apresenta uma menor penetrabilidade do solo, sendo este bastante compactado comparado com as demais áreas de estudo, mata de restinga e floresta de planície (Figura 10, Tabela 3). A penetrabilidade do solo nos ninhos de *P. striata* é maior que em áreas controle em mata de restinga e floresta de planície; a diferença de penetrabilidade do solo em área de ninho e controle não foi significativa somente na floresta de encosta (Tabela 4, Figura 10a). Em ninhos de *O. chelifera* a penetrabilidade do solo é maior que em áreas controle nas três áreas de estudo (restinga, planície e encosta), e essa diferença entre ninho e controle é constante entre as áreas (Tabela 4, Figura 10b).

Tabela 4: ANOVA de 2 fatores comparando a penetrabilidade do solo em ninhos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*, e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Formiga	Efeito	SQ	gl	QM	F	p
<i>Pachycondyla striata</i>	Área	1760	2	880	24,45	<0,001
	Tratamento	438	1	437,8	21,43	<0,001
	Tratamento*Área	146	2	73	3,57	0,035
	Resíduo	1164	57	20,43		
<i>Odontomachus chelifer</i>	Área	2448	2	1224	12,69	<0,001
	Tratamento	1376	1	1376	24,65	<0,001
	Tratamento*Área	99	2	50	0,89	0,416
	Resíduo	3182	57	56		

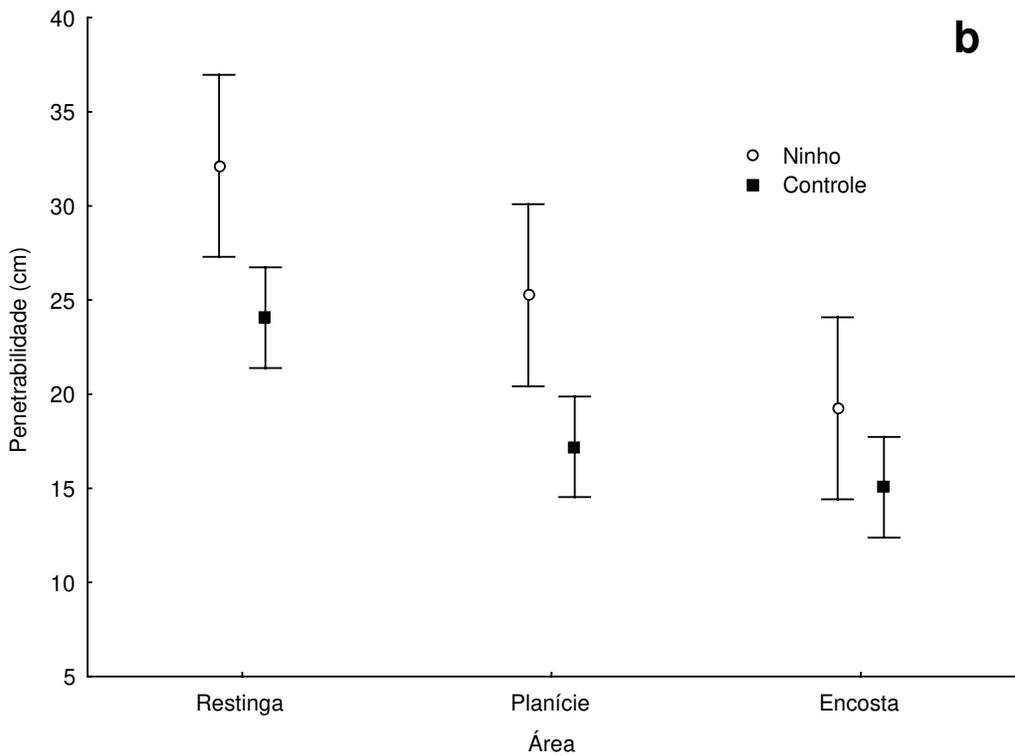
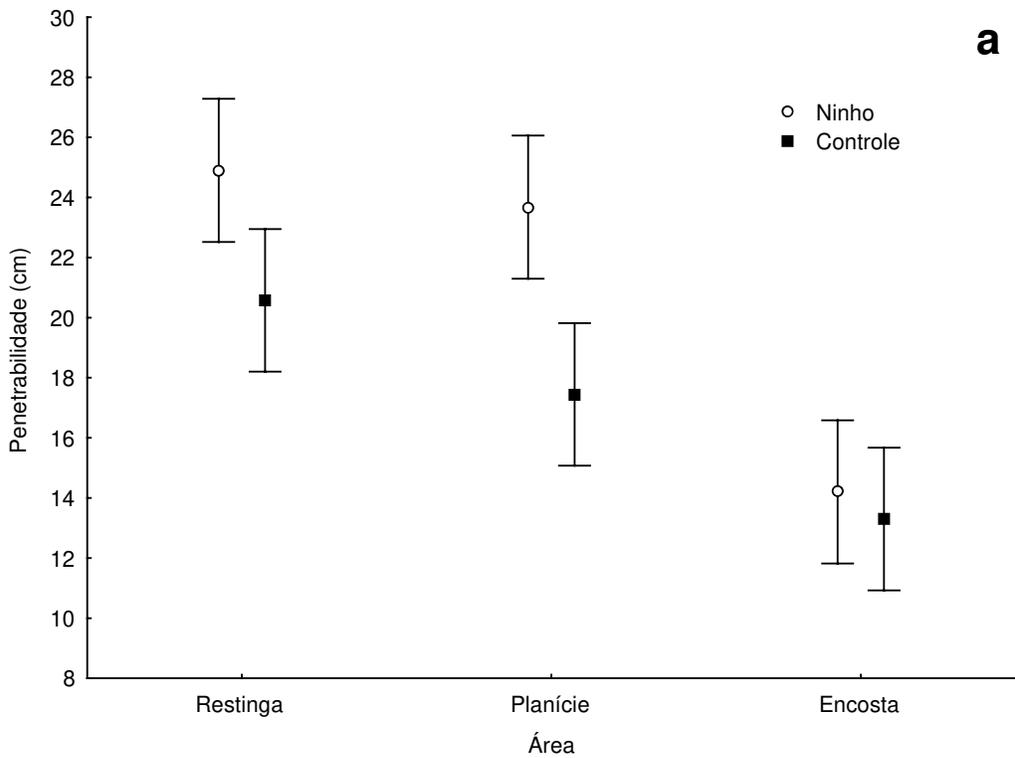


Figura 10: Penetrabilidade do solo em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n=20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n=20), e em suas respectivas áreas controle (n=20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.

1.3 – Profundidade da Serapilheira

As três áreas de estudo não diferem entre si em relação à quantidade de serapilheira no chão da mata (Tabela 3). Essa diferença também não foi encontrada entre ninhos de *P. striata* e de *O. chelifer* e áreas controles (Tabela 5).

Tabela 5: ANOVA de medidas repetidas comparando a quantidade de serapilheira em ninhos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*, e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Formiga	Efeito	SQ	gl	QM	F	p
<i>Pachycondyla striata</i>	Área	3,467	2	1,733	1,344	0,269
	Tratamento	0,033	1	0,033	0,039	0,844
	Tratamento*Área	0,467	2	0,233	0,274	0,761
	Resíduo	48,500	57	0,851		
<i>Odontomachus chelifer</i>	Área	1,017	2	0,508	0,343	0,711
	Tratamento	0,533	1	0,533	0,848	0,361
	Tratamento*Área	3,617	2	1,808	2,875	0,065
	Resíduo	35,850	57	0,630		

2 - Características Bióticas

2.1 - Abundância de Frutos na Serapilheira

A abundância de frutos diferiu entre as áreas estudadas e a diferença variou entre os meses (Tabela 6, Figura 11). Em floresta de planície e de encosta a abundância de frutos tende a manter-se constante ao longo dos meses amostrados (Tabela 6, Figura 11). A mata de restinga apresentou uma abundância de frutos menor que as demais áreas, havendo uma queda gradativa de outubro de 2003 a abril de 2005 (Tabela 3 e 6, Figura 11).

Tabela 6: ANCOVA de medidas repetidas comparando a biomassa de frutos coletado no solo da mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Efeito	SQ	gl	QM	F	p
Área	8,094	2	4,047	11,41	<0,001
Mês	2,257	1	2,257	6,36	0,012
Área*Mês	2,267	2	1,133	3,19	0,042
Resíduo	174,210	491	0,355		

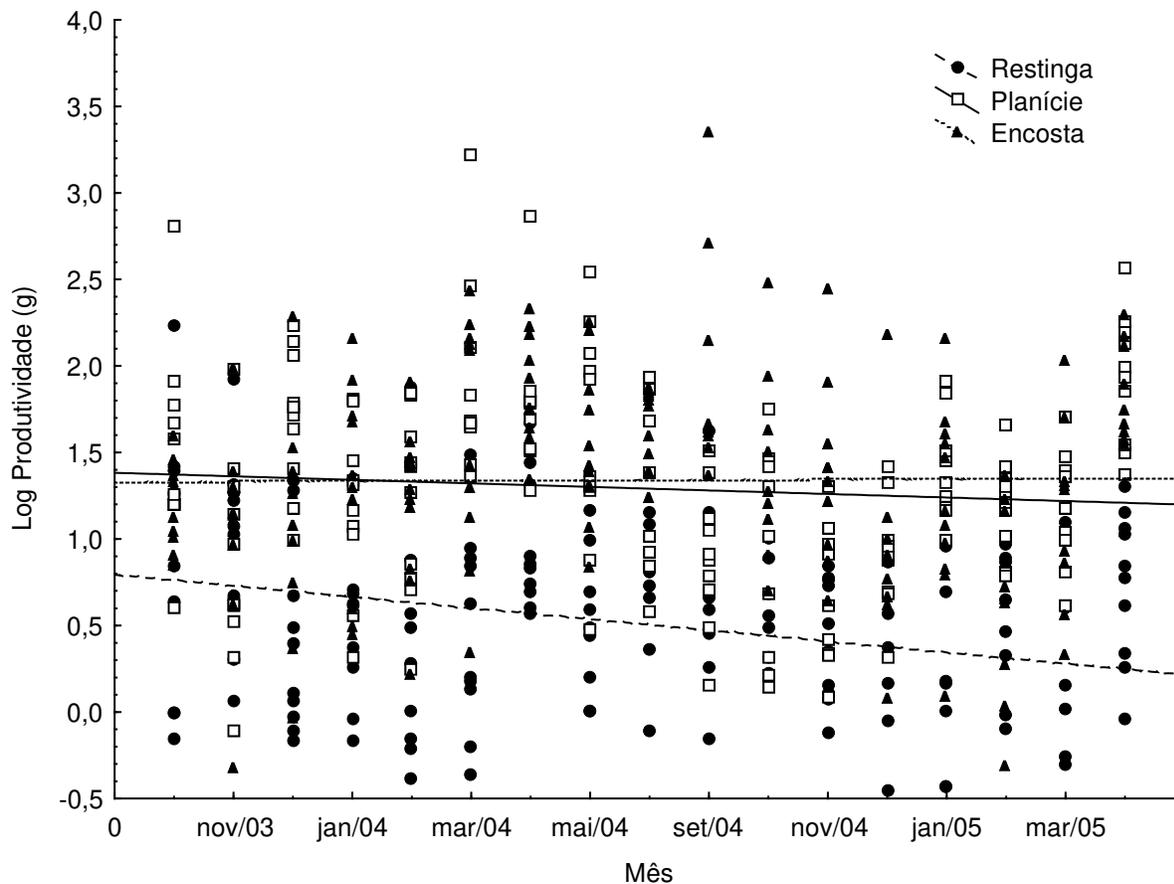


Figura 11: Produção de frutos nos meses de outubro/2003 a abril/2005 (não houve amostragem nos meses de junho e julho/2004), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Cada ponto equivale a uma coleta.

2.2 - Abundância de Artrópodes na Serapilheira

O total da biomassa de artrópodes não variou entre as áreas de estudo (Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 2,56$; $df = 2$; $p = 0,278$) (Tabela 3, Figura 12). Contudo, na área de restinga a variação de peso entre as amostras é consideravelmente menor que nas demais áreas (Figura 12 e 13). Em mata de restinga a totalidade das amostras encontra-se no intervalo de 0,0 a 0,2 g, ao passo que em áreas de planície e de encosta há uma variação maior na biomassa com valores que vão de 0,0 a 0,7 g e de 0,0 a 0,8 g, respectivamente (Figura 13).

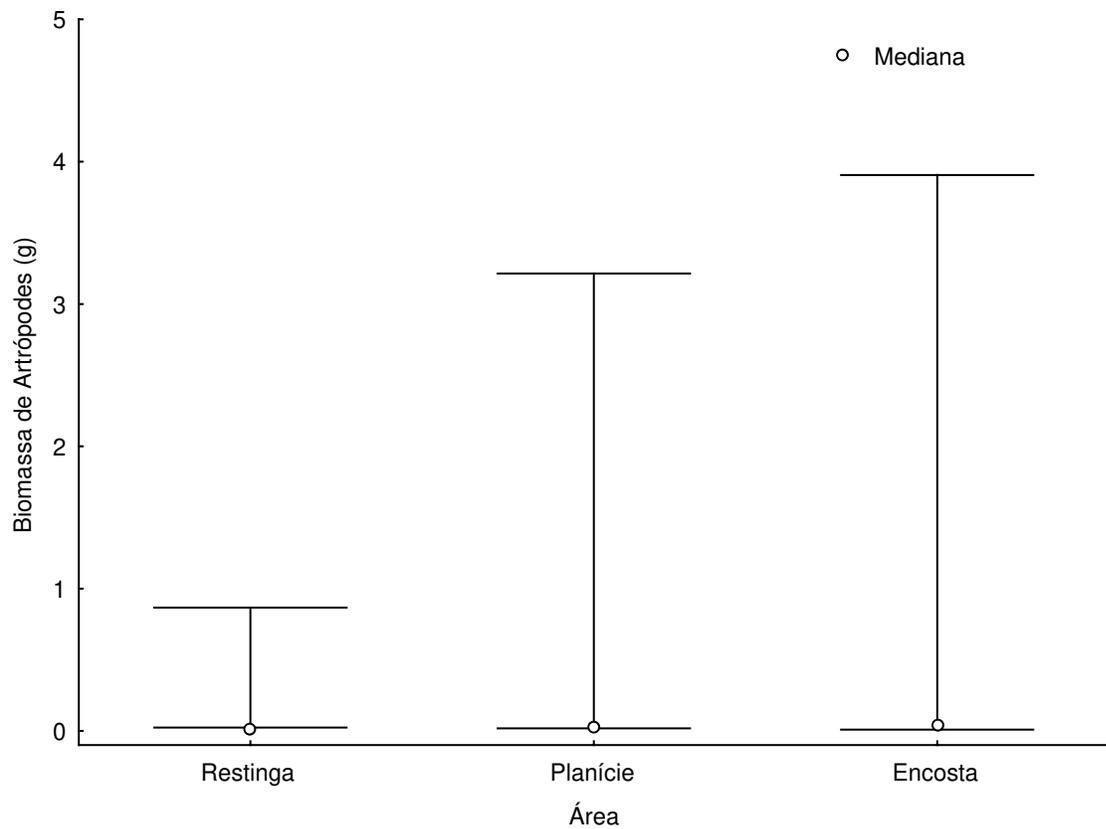


Figura 12: Biomassa total de artrópodes amostrada nos meses de novembro, janeiro e março com armadilhas do tipo pitfall colocadas na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. São apresentadas as medianas e, indicados pelas linhas verticais, os intervalos de 95% de confiança.

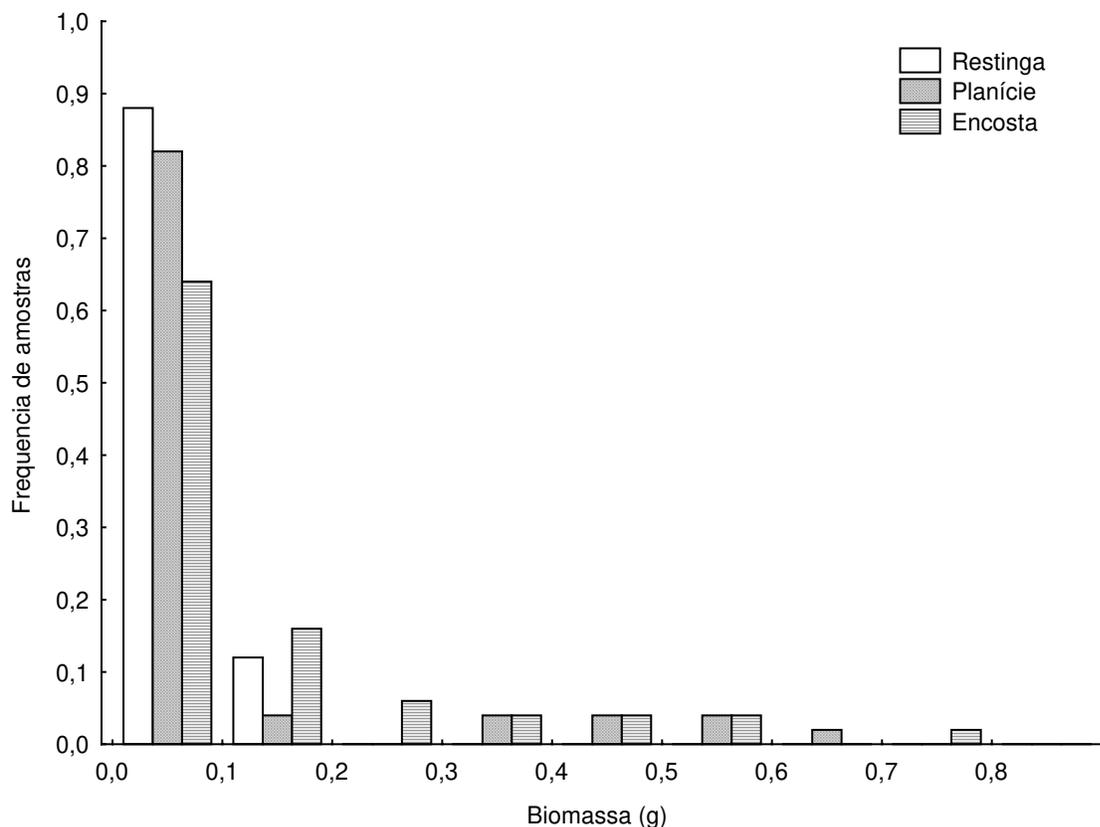


Figura 13: Frequência de amostras nas diferentes classes de biomassa de artrópodes coletados com armadilhas do tipo pitfall na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Caracterização das Espécies de Ponerinae Estudadas

1 - Abundância das Espécies de Ponerinae

Com o uso de armadilhas do tipo pitfall, *Pachycondyla striata* é mais abundante que *O. chelifera* nas três áreas estudadas (Tabela 3 e 7) e essa diferença é constante entre as áreas (Tabela 3 e 7, Figura 14). Além disso, podemos observar que as duas espécies são mais abundantes em mata de restinga comparada com as demais áreas (Figura 14). O método com iscas de sardinha demonstrou que a taxa de visita às iscas por operárias de *P. striata* é maior que por operárias de *O. chelifera* nas três áreas de estudo. Contudo, essa diferença na taxa de visitação das iscas pelas

duas espécies difere entre as áreas (Modelo Log-linear, $\chi^2 = 18,32$; gl = 3; $p < 0,001$), com a maior diferença entre as espécies em floresta de encosta (Figura 15).

Tabela 7: ANOVA de dois fatores (Modelo Linear Generalizado, distribuição Poisson, função Logarítmica) comparando a abundância de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* em armadilhas do tipo pitfall em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Efeito	Wald stat.	gl	p
Área	25,430	2	<0,001
Espécie	108,754	1	<0,001
Área*Espécie	5,685	2	0,058

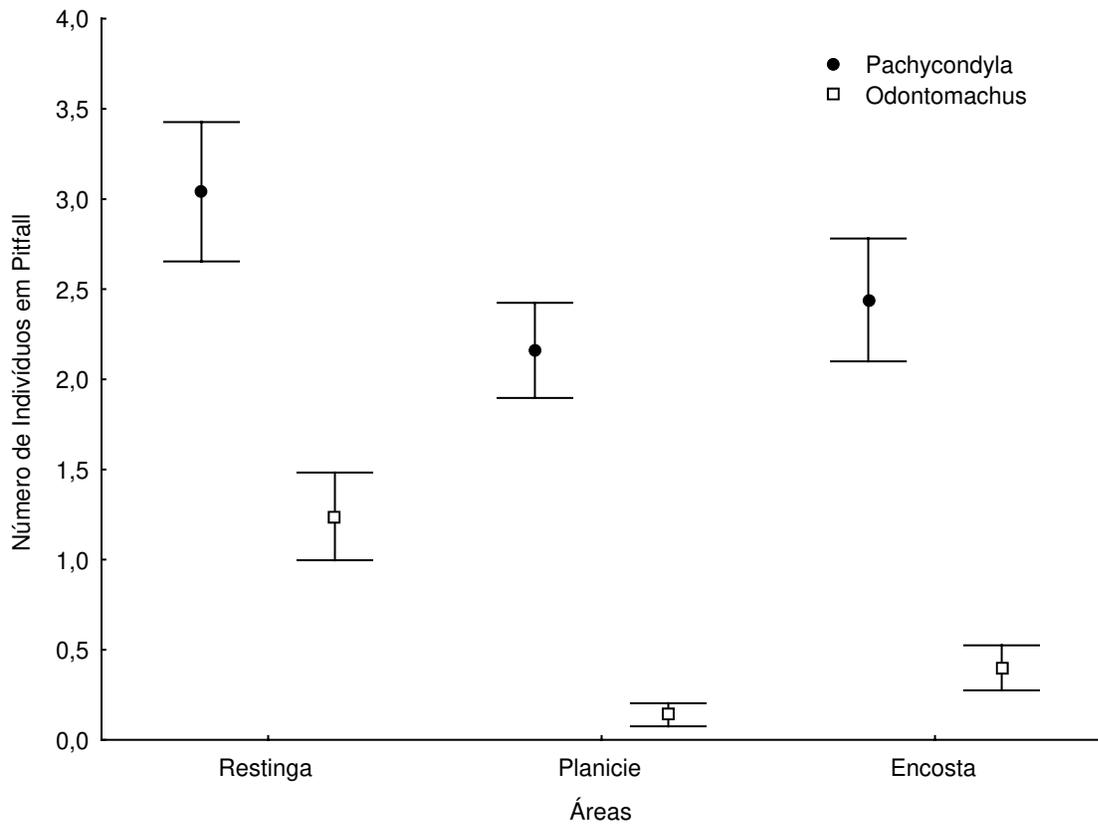


Figura 14: Número de indivíduos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* coletados com armadilhas do tipo pitfall na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. São apresentadas as médias e, indicados pelas linhas verticais, os intervalos de 95% de confiança.

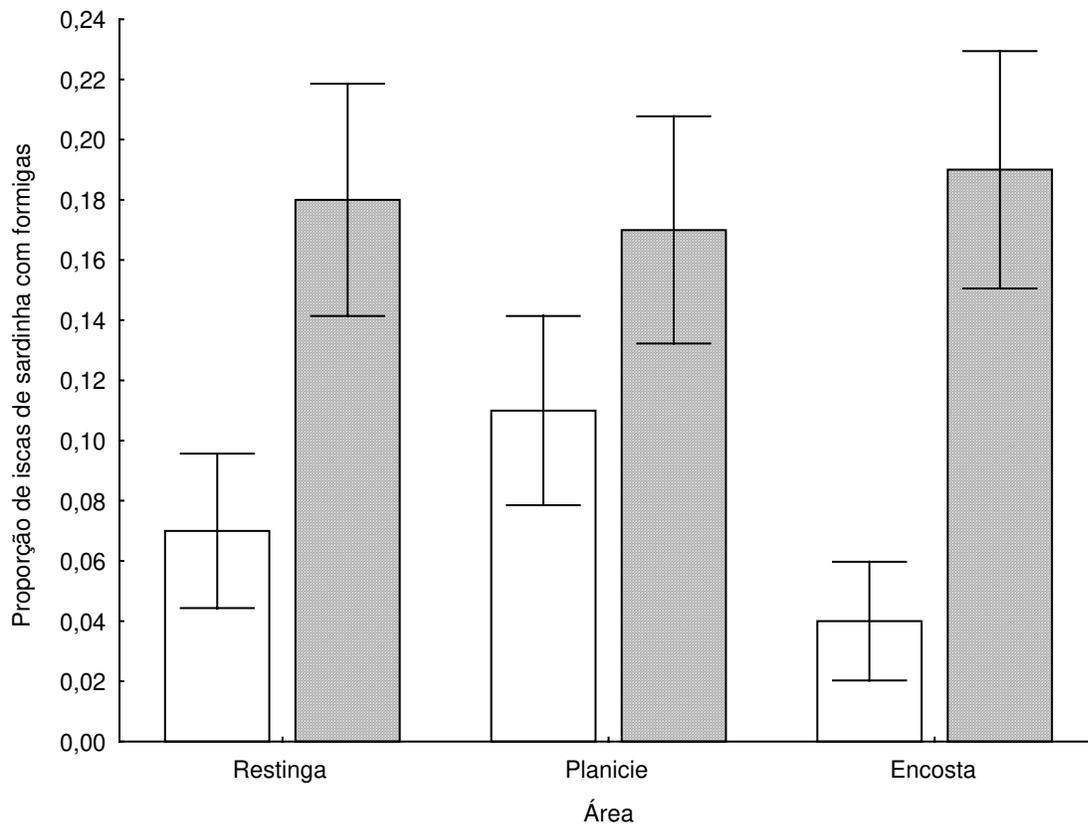


Figura 15: Proporção de iscas de sardinha com formiga em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Colunas brancas = *Odontomachus chelifer*; colunas achuradas = *Pachycondyla striata*. As linhas verticais indicam o erro padrão.

2 - Preferência Alimentar das Espécies de Ponerinae

No experimento de escolha entre barata e goiaba, *Pachycondyla striata* escolheu exclusivamente baratas nas três áreas de estudo, ao passo que os resultados para *O. chelifer* foram menos consistentes entre as áreas. O resultado do teste Log-linear sugere que existe diferença do número de formigas/ninho escolhendo cada um dos itens alimentares em cada uma das áreas de estudo (Modelo Log-linear, $\chi^2 = 83,824$, $gl = 2$, $p < 0,001$). Em mata de restinga as formigas não apresentam uma preferência marcante para um ou outro item, enquanto em floresta de planície *O. chelifer* escolhe exclusivamente baratas e em floresta de encosta há uma tendência dos indivíduos a preferirem baratas (Figura 16). O teste de aleatorização mostrou resultado semelhante.

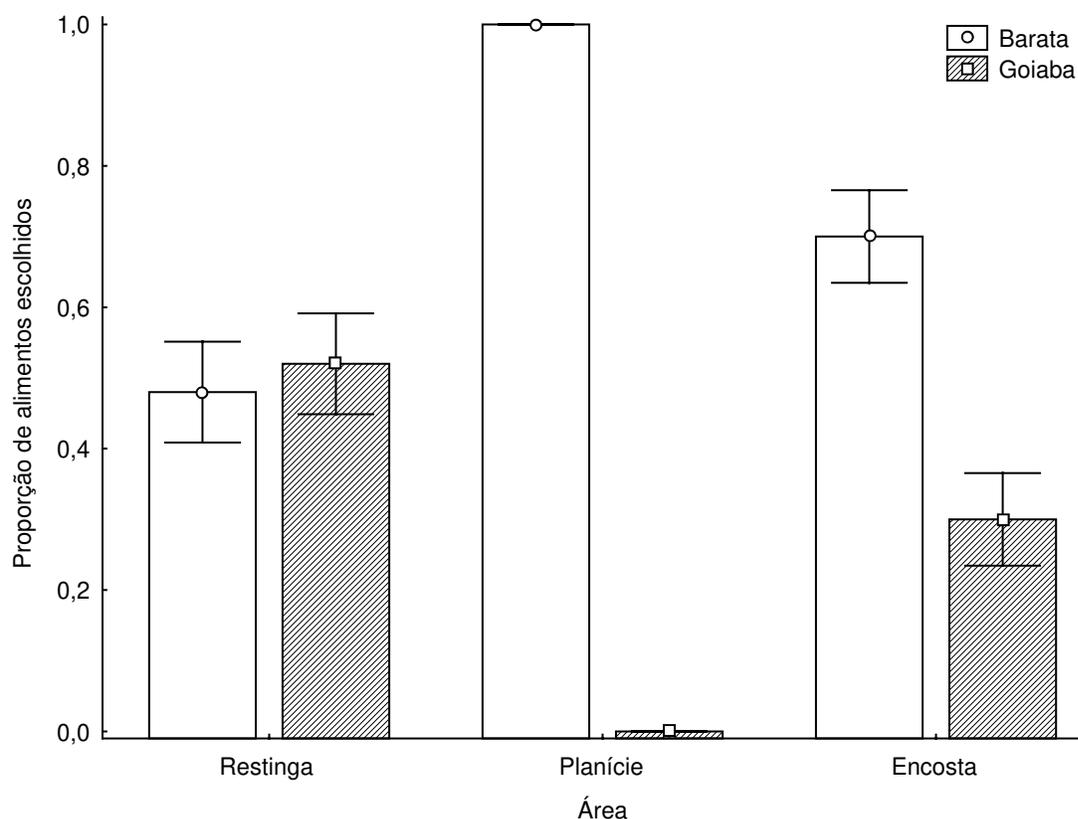


Figura 16: Proporção de itens alimentares escolhidos por *Odontomachus chelifer* experimentos de escolha entre barata/goiaba na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o erro padrão.

3 - Remoção de Frutos pelas Ponerinae

Dezoito espécies de diásporos carnosos foram utilizadas para verificar a frequência de interações formiga-diásporo (peso variando entre 0,02-0,98 g) (Tabela 2). Das 304 interações formiga-diásporo observadas na restinga, 49 envolviam as duas espécies de Ponerinae estudadas, *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* com 26 (8,5%) e 23 (7,6%) interações, respectivamente (Tabelas 8 e 9). Na planície, 212 interações foram anotadas, sendo 14 (6,6%) por *P. striata* e 16 (7,5%) por *O. chelifer* (Tabelas 8 e 9). Trezentas e duas interações foram observadas na encosta, sendo 23 (7,7%) por *P. striata* e 17 (6,8%) por *O. chelifer* (Tabelas 8 e 9). Não houve diferença no número de interações observadas entre as áreas de estudo e entre as duas

espécies de formigas. Contudo, diásporos ricos em lipídeos foram preferencialmente removidos por ambas as espécies de poneríneos nas três áreas de estudo (Tabelas 8 e 9) e a proporção de diásporos removidos por cada um delas não variou entre as áreas (Modelo Log-linear, $\chi^2 = 74,94$; gl = 12; p < 0,001).

Tabela 8: Resumo dos efeitos das duas espécies de Ponerinae estudadas, *Pachycondyla striata* (Ps) e *Odontomachus chelifer* (Oc), em sementes e plântulas na mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Dados obtidos de julho de 2004 a maio de 2005. Onde: + = alto e - = baixo, comparativamente entre as áreas

Atividade das formigas e seus efeitos nas plantas	Restinga		Planície		Encosta	
	Ps	Oc	Ps	Oc	Ps	Oc
Remoção de diásporos	sim	sim	sim	sim	sim	sim
Número de plântulas próximo ao ninho ^a	+	+	+	+	-	-
Aumento do recrutamento de plântulas próximo ao ninho ^a	+	+	+	+	+	+
Aumento do crescimento de plântulas próximo ao ninho ^a	-	-	-	+	-	-

^a Compara ninho com área controle.

Tabela 9: Número de interações entre formigas e espécies selecionadas de diásporos amostradas em chão de mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Conteúdo lipídico das porções frescas dos diásporos (polpa ou arilo), número total de interações com formigas e número de interações envolvendo *Pachycondyla striata* (Ps) e *Odontomachus chelifer* (Oc).

Espécie de diásporo (Família)	Conteúdo Lipídico (% peso seco)	Restinga			Planície			Encosta		
		Total	Ps	Oc	Total	Ps	Oc	Total	Ps	Oc
<i>Schinus terebinthifolius</i> (Anacardiaceae) ^a		14	0	1	13	0	1	16	1	2
<i>Guatteria australis</i> (Annonaceae)	6,45	2	0	0	1	0	0	5	0	0
<i>Ilex theezans</i> (Aquifoliaceae) ^a		5	0	0	4	0	0	13	1	0
<i>Geonoma schottiana</i> (Arecaceae)	5,43	21	1	0	9	0	0	21	0	0
<i>Maytenus robusta</i> (Celastraceae)	1,79	8	0	0	15	0	0	16	0	0
<i>Clusia criuva</i> (Clusiaceae) ^b	83,41	38	4	6	27	7	7	25	3	7
<i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Ericaceae) ^a		11	4	3	13	0	0	14	1	0
<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Erythroxylaceae)	26,87	14	0	0	5	0	0	15	0	0
<i>Alchornea triplinervia</i> (Euphorbiaceae) ^c	68,45	14	2	1	15	2	1	13	4	1
<i>Ocotea pulchella</i> (Lauraceae)	60,57	18	2	4	15	2	3	19	2	1
<i>Clidemia</i> sp (Melastomataceae) ^a		19	1	0	9	0	0	8	1	0
<i>Cabrlea canjerana</i> (Meliaceae)	77,55	20	3	2	7	0	0	14	2	2
<i>Rapanea</i> sp (Myrsinaceae)	7,98	7	1	0	2	0	0	13	1	0
<i>Siphoneugenia gulifoyeiana</i> (Myrtaceae)	5,43	9	1	0	8	0	0	10	1	0
<i>Guapira oposita</i> (Nyctaginaceae)	2,27	17	0	5	15	0	1	15	3	1
<i>Psycotria mapourioides</i> (Rubiaceae)	2,79	10	4	0	5	1	1	16	0	0
<i>Smilax</i> sp (Smilacaceae)	3,78	10	1	0	7	2	0	8	1	1
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> (Ternstroemiaceae)	83,33	18	2	1	12	0	2	21	2	2
Total		304	26	23	212	14	16	302	23	17

^a Dados não conclusivos.

^b Dados retirados de Passos & Oliveira (2002).

^c Dados retirados de Pizo & Oliveira (2002), para *Alchornea glandulosa*.

Caracterização do Estabelecimento das Plântulas

A média do número médio de plântulas crescendo nos ninhos de *P. striata* foi maior que em áreas controle apenas na mata de restinga e essa diferença do número de plântulas crescendo em ninho e controle foi maior nessa área (Tabela 10, Figura 17a). Como ocorre em ninhos de *P. striata*, a média do número médio de plântulas crescendo nos ninhos de *O. chelififer* foi maior que em áreas controle somente na mata de restinga (Tabela 10). Contudo, nesse caso, a diferença do número de plântulas entre ninho e controle não variou entre as áreas (Tabela 10, Figura 17b).

Tabela 10: ANOVA de medidas repetidas comparando a média do número médio de plântulas em ninhos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelififer* e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Formiga	Efeito	SQ	gl	QM	F	p
<i>Pachycondyla striata</i>	Área	353,5	2	176,8	10,77	<0,001
	Resíduo	935,3	57	16,4		
	Tratamento	122	1	122	10,97	0,002
	Tratamento*Área	29,6	2	14,8	1,33	0,273
	Resíduo	633,9	57	11,1		
<i>Odontomachus chelififer</i>	Área	956,4	2	478,2	14,05	<0,001
	Resíduo	1939,5	57	34		
	Tratamento	352,6	1	352,6	12,95	0,001
	Tratamento*Área	340,6	2	170,3	6,25	0,004
	Resíduo	1552,3	57	27,2		

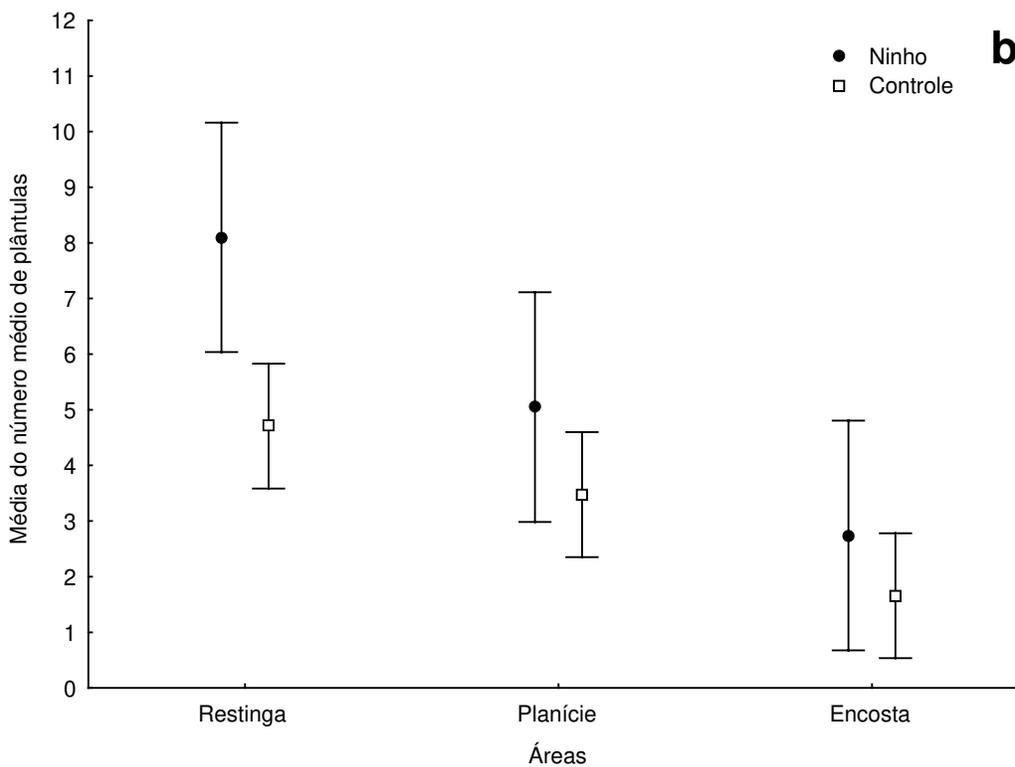
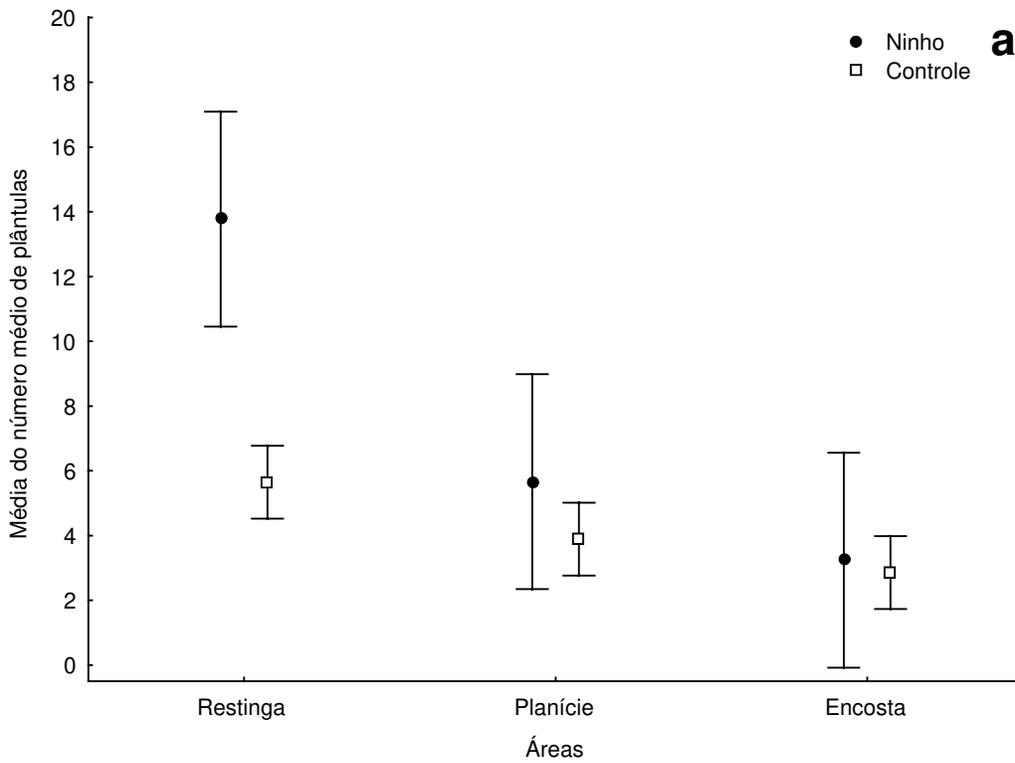


Figura 17: Média do número médio de plântulas ao longo dos meses em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n=20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam os intervalos de 95% de confiança.

O recrutamento (nascimento – morte) de plântulas crescendo em ninhos de *P. striata* foi maior que para plântulas crescendo em áreas controle nas três áreas de estudo (Tabela 11, Figura 18a). Em floresta de encosta o recrutamento não variou entre os meses, porém em floresta de planície houve um aumento nos meses de janeiro e março de 2005 e em mata de restinga o recrutamento apresentou uma queda gradativa entre os meses, contudo o número de plântulas crescendo nessa área manteve-se maior que nas demais (Tabela 11, Figura 19a). Plântulas crescendo nos ninhos de *O. chelififer* apresentaram recrutamento (nascimento – morte) maior que plântulas crescendo em áreas controle nas três áreas de estudo (Tabela 11, Figura 18b). Em floresta de encosta e de planície houve uma queda no recrutamento nos meses de março e maio de 2005 e em mata de restinga, semelhante a ninhos de *P. striata*, o recrutamento apresentou uma queda gradativa entre os meses, contudo o número de plântulas crescendo nessa área também se manteve maior que nas demais (Tabela 11, Figura 19b).

Tabela 11: ANOVA (dois fatores) de medidas repetidas comparando o recrutamento de plântulas em ninhos de *Pachycondyla striata* e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Formiga	Efeito	SQ	gl	QM	F	p
<i>Pachycondyla striata</i>	Tratamento	3,19	1	3,189	6,40	0,013
	Área	15,86	2	7,928	15,92	<0,001
	Tratamento*Área	0,07	2	0,037	0,08	0,928
	Resíduo	56,76	114	0,500		
	Meses	0,40	5	0,081	7,88	<0,001
	Meses*Tratamento	0,06	5	0,011	1,08	0,369
	Meses*Área	0,65	10	0,065	6,36	<0,001
	Meses*Tratamento*Área	0,09	10	0,009	0,91	0,520
	Resíduo	5,84	570	0,010		
<i>Odontomachus chelififer</i>	Tratamento	5,83	1	5,830	14,48	<0,001
	Área	25,38	2	12,690	31,52	<0,001
	Tratamento*Área	1,35	2	0,670	1,67	0,192
	Resíduo	45,91	114	0,400		
	Meses	1,19	5	0,240	30,05	<0,001
	Meses*Tratamento	0,01	5	0	0,33	0,896
	Meses*Área	0,18	10	0,020	2,28	0,013
	Meses*Tratamento*Área	0,10	10	0,010	1,25	0,255
	Resíduo	4,51	570	0,008		

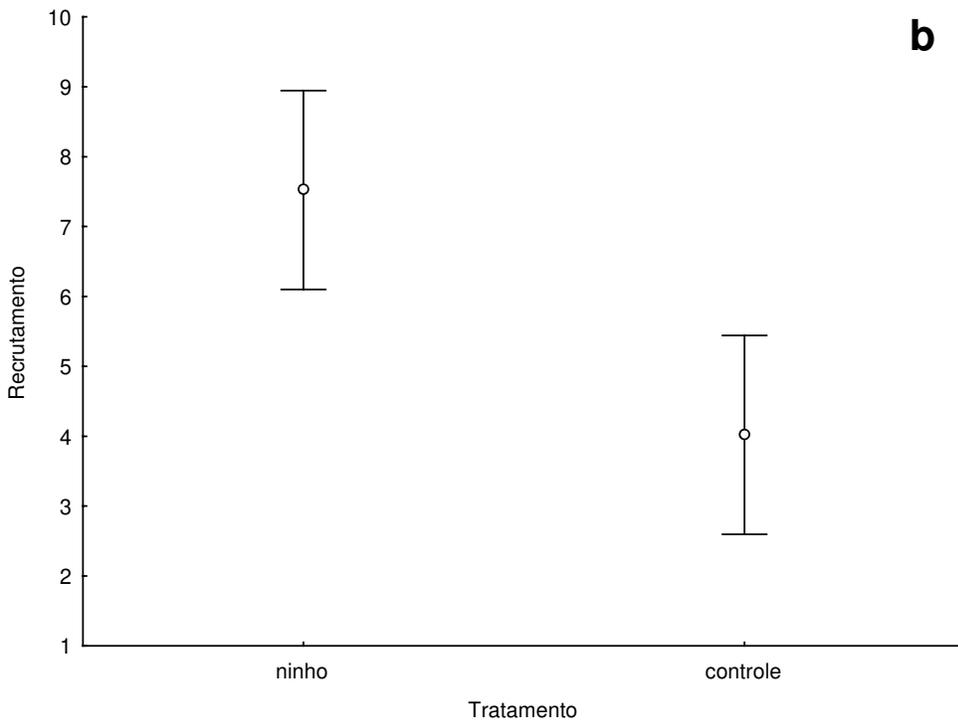
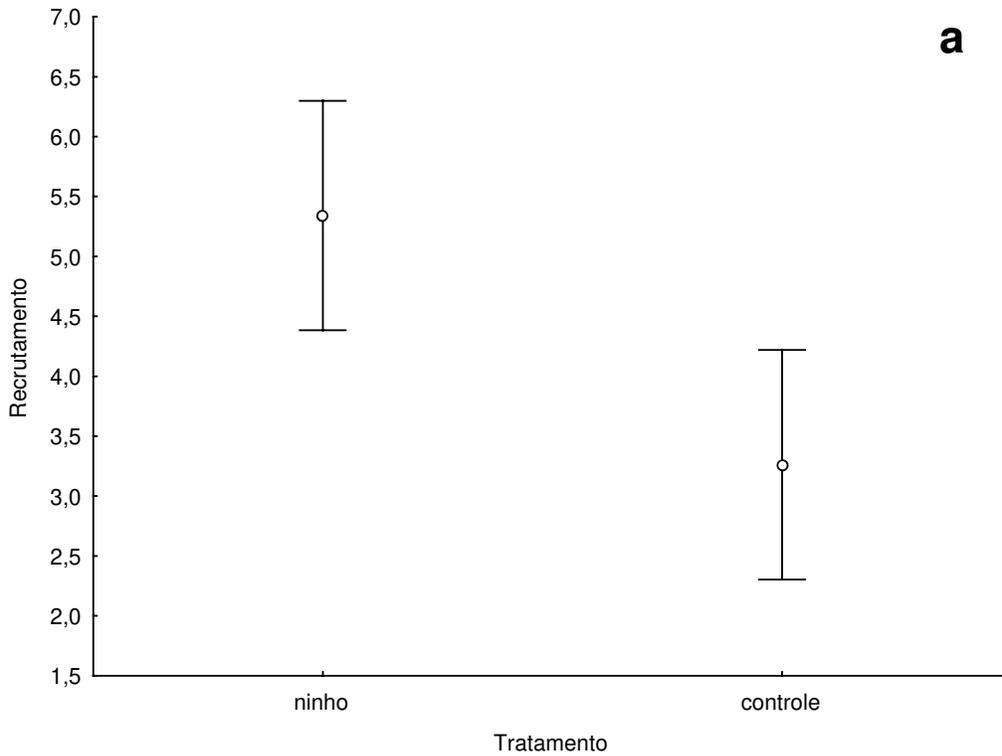


Figura 18: Recrutamento (nascimento – morte) de plântulas em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n = 20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linha verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.

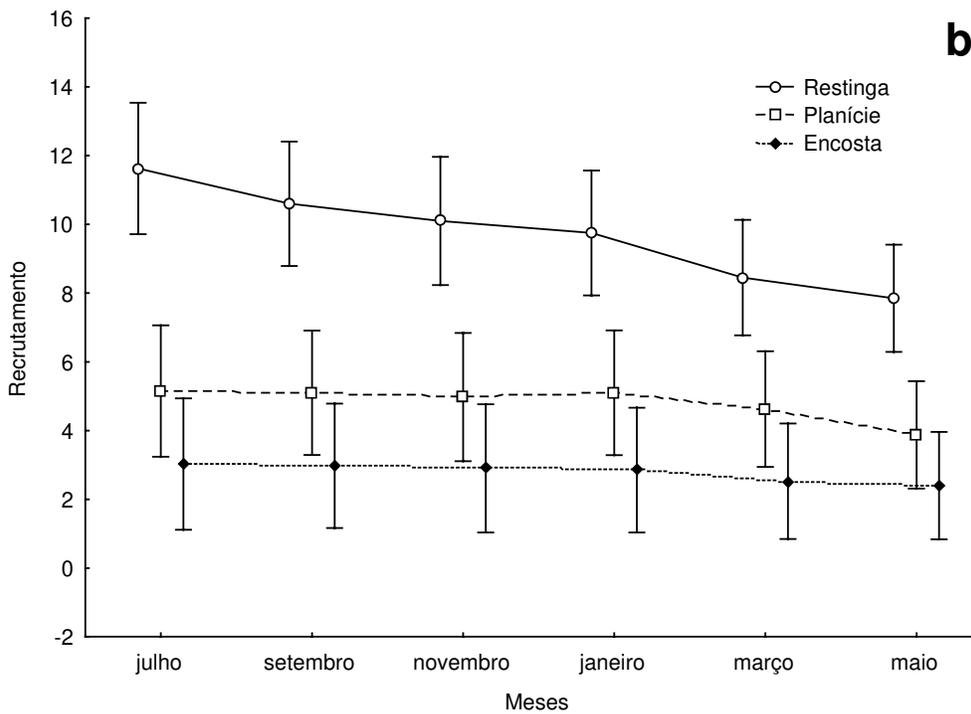
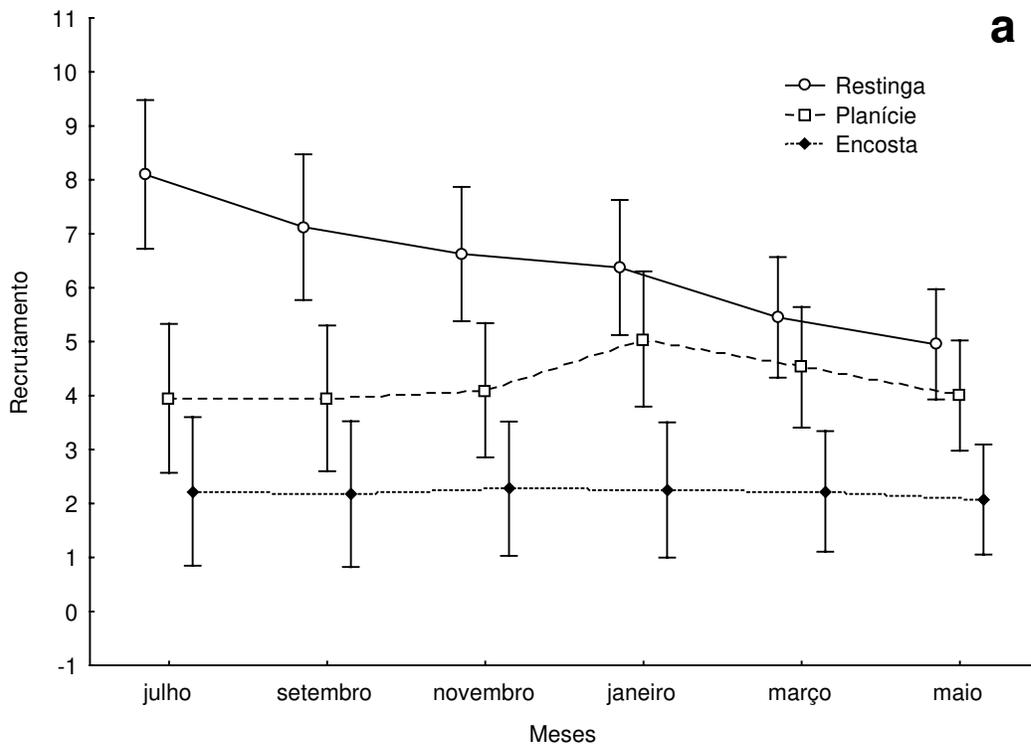


Figura 19: Recrutamento (nascimento – morte) de plântulas ao longo dos meses em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n = 20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso. As linhas verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.

O crescimento médio de plântulas em ninhos de *P. striata* foi maior que aquele apresentado por plântulas crescendo em áreas controle apenas na floresta de planície (Tabela 12, Figura 20b). O crescimento de plântulas em ninhos de *O. chelififer* foi semelhante àquele apresentado por plântulas crescendo em áreas controle nas três áreas de estudo (Tabela 12). Porém, plântulas em floresta de planície apresentaram um crescimento maior que plântulas crescendo em floresta de encosta e mata de restinga (Tabela 12, Figura 20a).

Tabela 12: ANOVA (dois fatores) de medidas repetidas comparando o crescimento médio de plântulas em ninhos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelififer*, e em suas respectivas áreas controle, em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Formiga	Efeito	SQ	gl	QM	F	p
<i>Pachycondyla striata</i>	Tratamento	2,90	1	2,901	3,559	0,060
	Área	12,62	2	6,310	7,740	0,001
	Tratamento*Área	9,24	2	4,620	5,667	0,004
	Resíduo	295,93	363	0,815		
	Meses	10,93	4	2,733	6,486	<0,001
	Meses*Tratamento	3,66	4	0,916	2,174	0,070
	Meses*Área	8,48	8	1,060	2,515	0,010
	Meses*Tratamento*Área	1,82	8	0,228	0,540	0,827
	Resíduo	611,93	1452	0,421		
<i>Odontomachus chelififer</i>	Tratamento	0,40	1	0,400	0,423	0,516
	Área	13,33	2	6,666	7,046	0,001
	Tratamento*Área	1,39	2	0,695	0,735	0,480
	Resíduo	467,41	494	0,946		
	Meses	2,22	4	0,555	0,768	0,546
	Meses*Tratamento	4,59	4	1,148	1,590	0,174
	Meses*Área	7,73	8	0,966	1,337	0,220
	Meses*Tratamento*Área	5,02	8	0,628	0,870	0,542
	Resíduo	1426,95	1976	0,722		

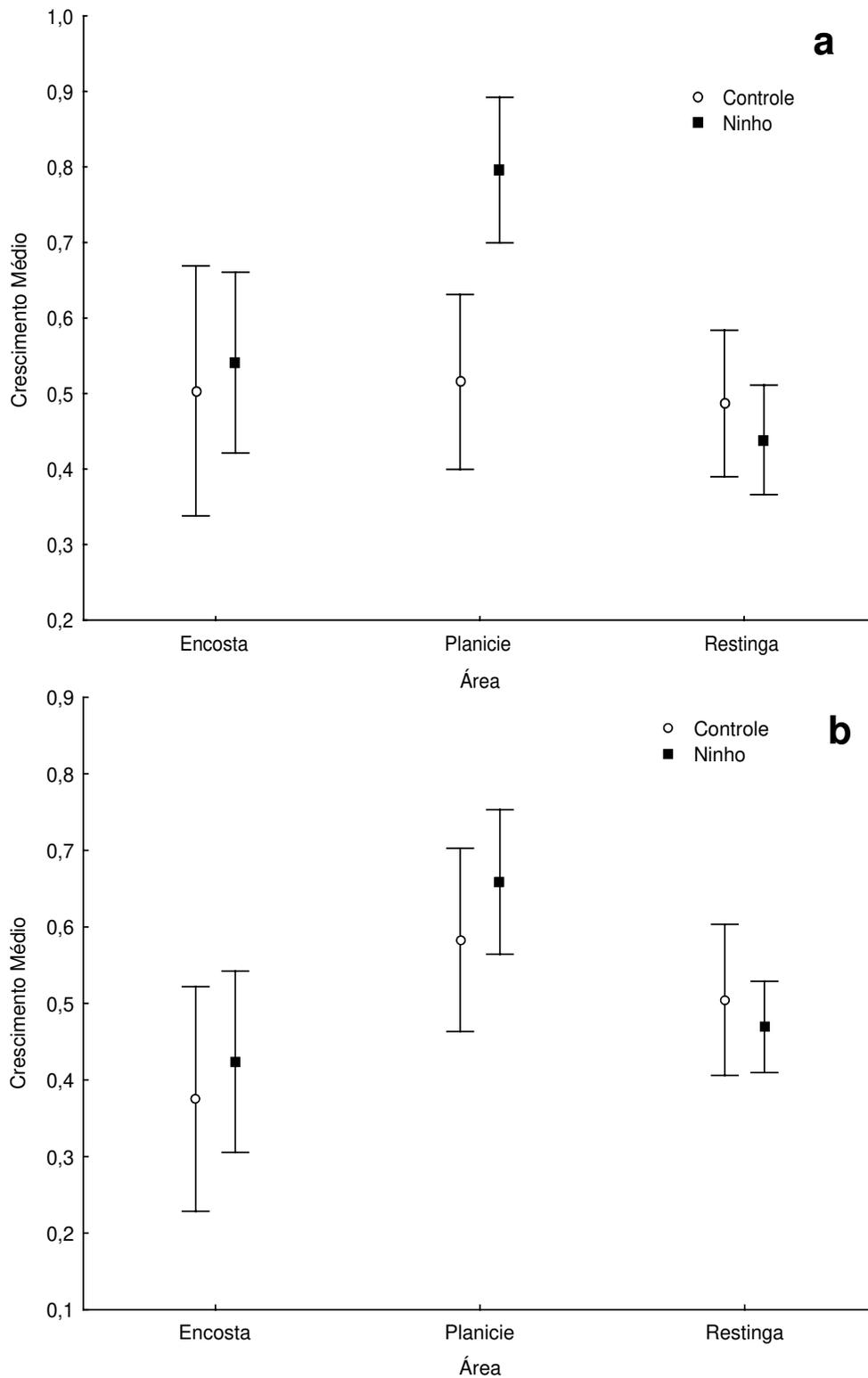


Figura 20: O crescimento médio de plântulas em ninhos de (a) *Pachycondyla striata* (n = 20) e (b) *Odontomachus chelifer* (n = 20), e em suas respectivas áreas controle (n = 20), em mata de restinga, floresta de planície e floresta de encosta, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, sudeste brasileiro. As linhas verticais indicam o intervalo de 95% de confiança.

Interações em Ponerinae e diásporos não mirmecocóricos

Pizo *et al.* (2004) mostraram que embora a interação entre *P. striata* e *O. chelifer* e diásporos não-mirmecocóricos ocorra em diferentes ambientes, a taxa de remoção desses diásporos varia espacialmente influenciada pela abundância das formigas e pela disponibilidade de frutos e artrópodes na serapilheira. No presente estudo, ambas as espécies de poneríneos são mais abundantes na mata de restinga, área onde os ninhos sofrem a menor perturbação por vertebrados (observação pessoal). Também foi observado diferença na abundância de frutos entre as três áreas estudadas, que pode estar relacionada as melhores condições físicas e químicas para o desenvolvimento das plantas e produção de frutos encontradas em florestas de planície e encosta (Pinto 1998). Enquanto a abundância de artrópodes na serapilheira foi semelhante entre as áreas e pode estar relacionada à quantidade de folhas que recobrem o solo que também foi igual entre as áreas, seguindo a suposição de que uma camada de serapilheira mais espessa abrigaria uma maior abundância da fauna de artrópodes a ela associada (Pizo *et al.* 2004). No entanto, apesar da diferença encontrada entre as áreas aqui estudadas quanto à abundância de *P. striata* e *O. chelifer* e a disponibilidade de frutos não houve diferença no número de interações observadas entre as áreas de estudo e entre as duas espécies de formiga.

As interações observadas por Pizo *et al.* (2004) eram com diásporos nativos das próprias áreas onde os estudos estavam sendo feitos. Os diásporos utilizados no presente estudo eram provenientes de uma das três áreas e testados em todas elas (Tabela 2). Assim, a utilização, muitas vezes, de diásporos “exóticos” pode ter influenciado na interação formiga-diásporo. Operárias de determinadas espécies de formiga preferem geralmente diásporos de determinadas espécies de planta e diferenças na taxa de remoção entre diferentes espécies de planta existem

(Pudlo *et al.* 1980; Beattie 1985; Cummings & Heithaus 1992). Porém, alguns estudos demonstraram que diásporos de plantas exóticas foram dispersos por formigas de uma maneira similar à dispersão de espécies nativas (Breytenbach 1988; Holmes 1990; Midgley & Bond 1995; Peters *et al.* 2003). Assim, possivelmente, estes resultados demonstram que preferências de formigas por sementes são principalmente determinadas por estratégias de forrageamento e não por restrições históricas (Peters *et al.* 2003).

É importante notar que as três áreas estudadas são bastante distintas entre si e possivelmente tanto fatores bióticos (presença de recursos alimentares alternativos, abundância de formigas) quanto fatores abióticos (temperatura, estresse hídrico e intensidade luminosa) podem influenciar no comportamento de *P. striata* e *O. chelifer*, aumentando a proporção de atividade noturna (Whitford & Ettershank 1975; Brieese & Macauley 1980) ou alterando o horário de forrageamento diurno (MacKay & MacKay 1989; MacMahon *et al.* 2000; Fedriani *et al.* 2004). Os experimentos com diásporos foram realizados no período da manhã e uma possível diferença ou alteração no horário de forrageamento entre as espécies e/ou entre operárias da mesma espécie em áreas distintas pode ter influenciado na interação entre esses poneríneos e diásporos não-mirmecocóricos.

A baixa taxa de remoção observada também pode ser explicada pela preferência alimentar das espécies de poneríneos estudadas. A escolha de barata como item alimentar preferencial em detrimento de goiaba, nos experimentos de escolha, pode ser explicada pelo comportamento carnívoro apresentado por esses poneríneos (Hölldobler & Wilson 1990, Peeters 1993), que usam arilo de sementes e/ou polpa de frutos como um recurso alimentar secundário (Horvitz & Beattie 1980; Pizo & Oliveira 1998; Fourcassié & Oliveira 2002; Passos & Oliveira 2002, 2004). Contudo, em floresta de encosta e mata de restinga muitas formigas de ninhos distintos mostraram um comportamento diferente do esperado, escolhendo goiaba em relação à barata.

Peters *et al.* (2003) argumentaram que o comportamento de forrageamento de formigas pode ser restringido por preferências evoluídas durante a história filogenética de interações formiga-planta ou por experiências de forrageamento de indivíduos feitas durante sua história ontogenética. Além disso, as preferências de forrageamento podem ser passadas de operárias experientes à operárias inexperientes dentro de uma colônia (Roces 1994). Assim, indivíduos que aprenderam a escolher um dado item alimentar, por exemplo, diásporos de determinada espécie de planta, aumentam as taxas de remoção deste tipo de diásporos (Johnson 1991; Gorb & Gorb 1999), e podem passar essa preferência para operárias inexperientes das quais são responsáveis pelos cuidados iniciais.

Peters *et al.* (2003) mostraram que a atratividade do diásporo vai depender primeiramente da massa e do volume do elaiossoma e não das preferências específicas da formiga em determinado habitat. Possivelmente, operárias procurando por alimento vão usar estratégias de forrageamento que buscam otimizar a taxa líquida de entrada de energia (Schoener 1971; Pyke *et al.* 1977). Essa entrada da energia líquida é influenciada pelo ganho da energia por item alimentar e os custos em coletar esse item (Peters *et al.* 2003). Em mata de restinga, no PEIC, a biomassa total de artrópodes não difere da encontrada nas demais áreas, contudo nessas áreas os artrópodes parecem apresentar menor tamanho que em floresta de planície e de encosta. Assim, podemos sugerir que nessa área as operárias se dividam na escolha dos itens alimentares tentando otimizar o ganho de energia para a colônia, mesclando o comportamento primário carnívoro e uma possível vantagem em escolher um diásporo carnoso.

Apesar das diferenças nas variáveis ambientais e nas características das espécies de poneríneos não influenciarem as interações, a composição química dos diásporos influenciaram os padrões de remoção observados. Diásporos ricos em lipídeos foram removidos preferencialmente por *P. striata* e *O. chelifer* em proporções semelhantes entre as três áreas de

estudo. Lipídeo é um recurso alimentar importante para formigas sendo utilizado para nutrição (especialmente de larvas), constituintes fisiológicos e como desencadeadores de certos comportamentos (Beattie 1985 e referências neste). Muitos autores têm apontado para a importância de lipídeos como um fator mediando interações formiga-diásporo (Wilson 1971; Marshall et al. 1979; Skidmore & Heithaus 1988; Brew et al. 1989). O conteúdo lipídico parece ser importante também na atração de formigas por diásporos não-mirmecocóricos em floresta atlântica brasileira, com diásporos ricos em lipídeo sendo especialmente atrativos para poneríneos (Pizo & Oliveira 1998, 2001; Passos & Oliveira 2002). A composição lipídica de diásporos não-mirmecocóricos ricos em lipídeos é similar à encontrada em elaiossomas de diásporos mirmecocóricos que têm sido considerados mímicos de artrópodes (Carroll & Janzen 1973; Hughes *et al.* 1994; Beattie & Hughes, 2002). Assim, não é surpresa que poneríneos carnívoros prefiram diásporos ricos em lipídeos no presente estudo.

Efeito das Ponerinae no Estabelecimento e Sobrevivência das Plântulas

A dinâmica de populações naturais de plantas depende criticamente de padrões espaciais e temporais de recrutamento (Harper 1977). Estes padrões, por sua vez, resultam da combinação de padrões de chegada e de sobrevivência de sementes, do desenvolvimento de plântulas e de sua sobrevivência (Schupp *et al.* 1989, Eriksson & Ehrlén 1992, Houle 1992, 1998, Herrera *et al.* 1994, Schupp 1995). Algumas variações entre as espécies de plantas e, dentro das espécies, entre as áreas, foram observadas no número e no recrutamento de plântulas. Essas variações podem ter sido influenciadas por diferenças nas propriedades do solo de cada área e, dentro destas, nas proximidades dos ninhos de cada espécie de poneríneo em relação às suas áreas controle, em requerimentos de nutrientes das espécies de plântulas ou por fatores temporais não conhecidos.

O movimento das sementes, sua germinação e a sobrevivência/crescimento primário das plântulas são estágios críticos que determinam onde ocorre o recrutamento das plantas (Herrera *et al.* 1994; Schupp 1995). Ninhos de formigas são conhecidos como sítios que apresentam temperatura, umidade e textura específicas, além de nutrientes característicos (Hölldobler & Wilson 1990; Farji-Brener & Medina 2000, Passos & Oliveira 2002, 2004), que podem ser condições importantes para a germinação da semente e o estabelecimento de plântulas (Horvitz 1981). Alguns trabalhos mostraram que ninhos de *P. striata* e de *O. chelifer* são significativamente mais ricos em nitrogênio e fósforo, e as formigas aumentam também a penetrabilidade do solo, o que pode melhorar o desempenho de plântulas de algumas espécies de plantas (Horvitz 1981; Levey & Byrne 1993, Passos & Oliveira 2002, 2004). O enriquecimento do solo perto dos ninhos provavelmente resulta da deposição de material orgânico em pilhas de descarte adjacentes aos ninhos (Beattie 1985). Porém, o enriquecimento do solo parece ter uma importância relativa maior em áreas que apresentam solo pobre em alguns ou todos os minerais essenciais para o estabelecimento e desenvolvimento das plântulas (Pizo *et al.* 2004). Assim, muitos estudos têm rejeitado a hipótese de micro-sítios enriquecidos com nutrientes (Rice & Westoby 1986; Bond & Stock 1989; Higashi *et al.* 1989; Hughes 1990).

Sítios favoráveis onde uma semente é depositada podem ser benéficos para um estágio do ciclo de vida de determinada espécie de planta, mas não necessariamente para os outros (Jordano & Herrera 1995; Schupp 1995), sendo que estudos envolvendo um único estágio de vida podem fornecer uma visão incompleta das conseqüências da dispersão das sementes (Hanzawa *et al.* 1988; Horvitz & Schemske 1995). Em mata de restinga houve uma alta mortalidade de plântulas ao longo dos meses, apesar desta área apresentar um maior número de plântulas, no total, relativo às demais áreas. As causas da mortalidade de plântulas devem ser avaliadas ainda e podem incluir danos físicos da queda de folhas/galhos, herbivoria, patógenos e estresse hídrico, bem

como influência da alta densidade de plântulas e da atividade das formigas (Auspurger & Kelly 1984; Howe & Schupp 1985; Howe 1989; Steven 1994; Lieberman 1996). Em alguns ninhos de *O. chelififer* localizados em mata de restinga foi observado que muitas plântulas sofriam soterramento por parte da ação das formigas e das chuvas que podem ser intensas e alcançam o solo com grande facilidade devido ao dossel mais aberto. Além disso, em alguns ninhos de ambas as espécies de poneríneos em mata de restinga e floresta de planície as plântulas cresciam fortemente agrupadas e, assim, fatores de mortalidade densidade-dependentes devem ser considerados (Passos & Oliveira 2004).

Embora plântulas possam crescer melhor perto de ninhos de *P. striata* e *O. chelififer* por estes apresentarem solo enriquecido quimicamente em relação a outros sítios (Passos & Oliveira 2002, 2004), o presente estudo mostrou diferença no crescimento apenas para plântulas crescendo em ninhos de *P.striata* em floresta de planície. O padrão apresentado para o crescimento de plântulas pode ter sido influenciado pela medição ter sido feita para todas as plântulas sem distinção de espécies, devido à dificuldade na identificação desses estágios iniciais de desenvolvimento. Apesar dos ninhos de *O. chelififer* e de *P. striata* serem locais apropriados para plântulas/juvenis de algumas espécies (ver Passos e Oliveira 2002, 2003, 2004), os resultados para outras espécies numa mesma área sugerem que a qualidade de tais micro-sítios pode variar com os requerimentos das espécies de plantas envolvidas (Schupp 1993; Denslow *et al.* 1987, Passos & Oliveira 2003). Assim, o efeito das formigas pode ter sido diluído ao ser analisado todas as espécies de modo agrupado.

Quaisquer que sejam as causas que promovem o melhor desempenho de plântulas perto de ninhos de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelififer*, as interações formiga-semente são certamente um componente importante na dinâmica de recrutamento de algumas espécies de planta em florestas tropicais. Contudo, a importância de efeitos de formigas no estabelecimento e

sobrevivência de plântulas permanece em grande parte inexplorado nesses ambientes (Horvitz & Schemske 1986).

Interações mutualísticas são geralmente variáveis no espaço e interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos não são exceções (Thompson 1994; Garrido *et al.* 2002, Pizo *et al.* 2004). Embora tais interações ocorram em mata de restinga, florestas de planície e de encosta, e envolvam as duas espécies de poneríneos e uma variedade de espécies de planta, há importantes diferenças entre as áreas (Tabela 3). Os resultados de interações mutualísticas são fortemente dependentes das condições ecológicas nas quais elas ocorrem (Thompson 1982, 1988, 1994; Bronstein 1994). Assim diferenças nas condições abióticas e bióticas entre as áreas podem ter influenciado as diferenças nos resultados das interações entre *P. striata* e *O. chelifer* e diásporos não-mirmecocóricos. É possível sugerir que o maior número de poneríneos e o solo arenoso (maior penetrabilidade) muito pobre certamente contribuem para a maior relevância das interações poneríneos-diásporos em mata de restinga, bem como para a ocorrência de efeitos marcantes dessas formigas nos padrões de recrutamento de plântulas nesta área. Contudo, as condições edáficas e o dossel mais aberto encontrado na restinga podem explicar a alta taxa de mortalidade de plântulas observada.

Em conclusão, o presente estudo colaborou para a maior compreensão das interações entre formigas e diásporos não mirmecocóricos, determinando alguns fatores mediando tais interações. Os resultados demonstram claramente que as interações entre *P. striata* e *O. chelifer* e diásporos não mirmecocóricos no solo da mata de restinga e floresta de planície afetam o padrão de distribuição e sobrevivência inicial de plântulas de algumas espécies de planta. Com base neste estudo, e em outros trabalhos sobre a interação formiga-diásporo não mirmecocóricos citados ao longo do texto, podemos concluir que a composição química do diásporo é um fator importante na atração das formigas, e estudos mais elaborados são necessários antes que

possamos estabelecer padrões consistentes. Adicionalmente, o contexto é muito importante na determinação do resultado das interações entre formigas e diásporos não mirmecocóricos. Características locais (p.e. abundância de formigas Ponerinae, disponibilidade e diversidade de artrópodes e condições edáficas) podem ser determinantes para o tipo de interação, bem como suas conseqüências para o recrutamento das plântulas. Assim, desvendar a complexidade de tais sistemas de dispersão é crucial para entender a relação evolutiva entre frugívoros e plantas, bem como seu papel em determinar a estrutura espacial das populações de plantas (Wang & Smith 2000).

Neste contexto, podemos observar ainda que apesar de formigas afetarem marcadamente o estabelecimento de sementes de plantas não mirmecocóricas em ambientes tropicais (Passos & Oliveira 2002, 2004) muito pouco é conhecido sobre a influência de frutos na sobrevivência e reprodução de colônias de formigas. Estudos recentes têm demonstrado que o consumo de elaiossomas, presentes em sementes mirmecocóricas, influenciam na razão sexual e demografia de colônias da formiga *Aphaenogaster rudis* (Morales & Heithaus 1991, Bono & Heithaus 2002). Contudo, não há estudos sobre os efeitos do consumo de polpa/arilo de frutos não-mirmecocóricos para o desenvolvimento e a sobrevivência de colônias de formigas. Adicionalmente, pouco se sabe sobre a história natural e ecologia comportamental das espécies de formigas que interagem com frutos em florestas tropicais. Assim, para melhor entender como a seleção natural molda a interação formiga-fruto é necessário um maior número de dados qualitativos e quantitativos sobre diferentes espécies de formigas frugívoras. *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* são consideradas espécies-chave nas interações formiga-planta em floresta Atlântica (Pizo & Oliveira 2000) e possivelmente bons exemplos iniciais para tais estudos.

Referências Bibliográficas

- Andresen, E. (1999) Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, **31**, 145-158.
- Auspurger, C. K. & Kelly, C. K. (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, **61**, 211-217.
- Barros, F., Melo, M. M. R. F., Chieh, S. O. C., Kirizawa, M., Wanderley, M. G. L. & Jung-Mendaçolli, S. L. (1991) *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso*, 1. Instituto de Botânica, São Paulo.
- Beattie, A. J. (1985) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beattie, A. J. & Hughes, L. (2002) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bernardi, J. V. E. (2001) Estudo quantitativo da estrutura da vegetação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
- Böhning-Gaese, K., Gaese, B. H. & Rabemanantsoa, S. B. (1999) Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology*, **80**, 821-832.
- Bolton, B. (1995) A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, **29**, 1037-1056.
- Bond, W. J. & Stock, W. D. (1989) The costs of leaving home: ants disperse myrmecochorous seeds to low nutrient sites. *Oecologia*, **81**, 412-417.

- Breytenbach, G. J. (1988) Why are myrmecochorous plants limited to fynbos (Macchia) vegetation types? *South Africa For. Journal*, **144**, 3-5.
- Brew, C. R., O'Dowd, D. J. & Rae, I. D. (1989) Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*, **80**, 490-497.
- Briese, D. T. & Macauley, B. J. (1980) Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Australian Journal of Ecology*, **5**, 121-134.
- Bronstein, J. L. (1994) Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology*, **69**, 31-51.
- Brown Jr., W. L., (1976) Contribution toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae. Tribe Ponerini. Subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Study of Entomology*, **19**, 67-173.
- Buckley, R. C. (1982) *Ant-plant interactions in Australia*. Geobotany 4. Junk, The Hague.
- Byrne, M. M. & Levey, D. J. (1993) Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a Costa Rican rain forest. *Vegetatio*, **107/108**, 363-374.
- Cain, M.L., Milligan, B. G. & Strand, A. E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**, 1217-1227.
- Carroll, C. R. & Janzen, D. H. (1973) Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **4**, 231-257.
- Chambers, J. C. & MacMahon, J. A. (1994) A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **25**, 263-292.

- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Palaca, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb, T. & Wyckoff, P. (1998) Reid's paradox of rapid plant migration. *Bioscience*, **48**, 13-24.
- Cummings, K. & Heithaus, E. R. (1992) Changing response of ants to myrmecochorous seeds. *Ohio Journal of Science*, **92**, 59.
- De Grande, D. A. & Lopes, E. A. (1981) Plantas da Restinga da Ilha do Cardoso (São Paulo, Brasil). *Hoehnea*, **9**, 1-22.
- Denslow J. S., Vitousek, P. M. & Schultz, J. C. (1987) Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. *Oecologia*, **74**, 370-376
- Eriksson, O. & Ehrlén, J. (1992) Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, **91**, 360-364.
- Farji-Brener, A. G. & Silva, J. F. (1996) Leafcutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 163-168.
- Farji-Brener, A. G. & Medina, C. A. (2000) The importance of where to dump the refuse: seed bank and fines roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *Atta colombica*. *Biotropica*, **32**, 120-126.
- Fedriani, J. M., Rey, P. J., Garrido, J. L., Guitián, J., Herrera, C. M., Medrano, M., Sañchez-Lafuente, A. M. & Cerda, X. (2004) Geographical variation in the potential of mice to constrain an antseed dispersal mutualism. *Oikos*, **105**, 181-191.
- Fittkau, E. J. & Klinge, H. (1973) On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, **5(1)**, 2-14.

- Fourcassié, V. & Oliveira, P. S. (2002) Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet, and spatial foraging patterns. *Journal of Natural History*, **36**, 2211-2227.
- Fowler, H. G. (1980) Populations, prey capture and sharing, and foraging of the Paraguayan Ponerine *Odontomachus chelifer* Latreille. *Journal of Natural History*, **14**, 79-84.
- Frankie, G. W., Baker, H. G. & Opler, P. A. (1974) Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**, 881-919.
- Funari, F. L., Struffaldi-De Vuono, Y. & Salum, S. T. (1987) Balanço Hídrico de duas Áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo). *Anais do Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo* (eds M. F. A. Pereira & M. A. S. Massei), pp. 95-101. Sociedade Botânica de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Garrido, J. L., Rey, P. J., Cerdá, X. & Herrera, C. M. (2002) Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *Journal of Ecology*, **90**, 446-455.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J. M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J. P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussilhon, C. & Thiollay, J. M. (1985) Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **65**, 324-337.
- Gianotti, E. & Machado, V. L. L. (1994) Notes on the foraging of two species of ponerine ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera: Formicidae). *Bioikos*, **6(1-2)**, 7-17.

- Gibson, W. (1993) Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants: II. Seed-predator avoidance. *Oikos*, **67**, 345-350.
- Gobin, B., Peeters C. & Billen, J. (1998) Colony reproduction and arboreal life in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, **48**, 53-63.
- Gorb, S. N. & Gorb, E. V. (1999) Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe. *Oikos*, **84**, 110-118.
- Guimarães Jr, P. R. & Cogni, R. (2002) Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: edge effect in a highland forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **18**, 303-307.
- Hanzawa, F. M., Beattie, A. J. & Culver, D. C. (1988) Direct dispersal: Demographic analysis of an ant-seed mutualism. *American Naturalist*, **131**, 1-13.
- Harper J. L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Herrera, C. M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J. A. (1994) Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Higashi, S., Tsuyuzaki, S., Ohara, M. & Ito, F. (1989) Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). *Oikos*, **54**, 389-394.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Holmes, P. M. (1990) Dispersal and predation in alien *Acacia*. *Oecologia*, **83**, 288-290.
- Horvitz, C. C. (1981) Analysis of how ant behaviours affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite

- selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia*, **51**, 47-52.
- Horvitz, C. C. & Beattie, A. J. (1980) Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) by carnivorous Ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *American Journal of Botany*, **67**, 321-326.
- Horvitz, C. C. & Schemske, D. W. (1986) Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia*, **70**, 318-320.
- Horvitz, C. C. & Schemske, D. W. (1995) Spatiotemporal variation in insects mutualists of a neotropical herb. *Ecology*, **71**, 1085-1097.
- Houle, G. (1992) Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology*, **80**, 99-108.
- Howe, H. F. (1989) Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, **79**, 417-426.
- Howe, H. F. & Schupp, E. W. (1985) Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, **66**, 781-791.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **13**, 201-228.
- Hughes, L. (1990) The relocation of ant nest entrances: potential consequences for ant-dispersed seeds. *Australian Journal of Ecology*, **16**, 207-214.
- Hughes, L. & Westoby, M. (1992a) Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, **73**, 1285-1299.
- Hughes, L., Westoby, M. & Jurado, E. (1994) Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*, **8**, 358-365.

- Johnson, R. A. (1991) Learning, memory, and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*, **72**, 1408–1419.
- Jordano, P. & Herrera, C. M. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, **2**, 230-237.
- Kaspari, M. (1993) Removal of seeds from neotropical frugivore droppings: ants response to seed number. *Oecologia*, **95**, 81-88.
- Kempf, W. W. (1972) Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomológica*, **15**, 449-464.
- Leal, I. R. & Oliveira, P. S. (1995) Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 373-383.
- Leal, I. R. & Oliveira, P. S. (1998) Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica*, **30**, 170–178.
- Levey, D. J. & Byrne, M. M. (1993) Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, **74**, 1802-1812.
- Lieberman, D. (1996) Demography of tropical tree seedlings: a review. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (ed. M. D. Swaine), pp. 131–135. UNESCO and The Parthenon, Paris/Carnforth.
- MacKay, W. P. & MacKay, E. E. (1989) Diurnal foraging patterns of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Southwestern Naturalist*, **34**, 213-218.
- MacMahon, J. A., Mull, J. F. & Crist, T. O. (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Annual Review of ecology and Systematic*, **31**, 265-291.

- Marshall, D. L., Beattie, A. J. & Bollenbacher, W. E. (1979) Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *Journal of Chemical Ecology*, **5**, 335-343.
- Medeiros, F. N. S. (1997) Ecologia comportamental da formiga *Pachycondyla striata* FR. Smith (Formicidae: Ponerinae) em uma floresta do sudeste do Brasil. *Tese de Mestrado*, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- Melo, M. M. R. F. & Mantovani, W. (1994) Composição Florística e Estrutura de Trecho de Mata Atlântica de encosta, na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica*, **9**, 107-158.
- Midgley, J. J. & Bond, W. J. (1995) Relative attractiveness of seeds of myrmecochorous Australian and South African plants to ants, and the chemical basis of this attraction. *South Africa Journal of Botanic*, **61**, 230-232.
- Morellato, L. P. C. (1992) Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. *Historia Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de Uma Area Florestal no Sudeste do Brasil*. (eds Morellato, L.P.C.), pp.98-110. Editora da UNICAMP, Campinas, Brasil.
- Mori, S. A., Boom, B. M., Carvalino, A. M. & Santos, T. S. (1983) Ecological Importance of Myrtaceae in na Eastern Brazilian Wet Forest. *Biotropica*, **15**, 68-70.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15(7)**, 278-285.
- Noffs, M. S. & Baptista-Noffs, L. J. (1982) Mapa da Vegetação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso _ as Principais Formações. *Anais do Congresso Nacional sobre Essências Nativas*, pp. 620-628. Instituto Florestal, Campos de Jordão, São Paulo.

- O'Dowd, D. J. & Hay, M. E. (1980). Mutualism between harvester ants and a desert myrmecochore: Seed scape from rodents. *Ecology*, **61**, 531-540.
- Oliveira, P. S., Galetti, M., Pedroni, F. & Morellato, L. P. C. (1995) Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica*, **27**, 518-522.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, **32**, 793-810.
- Oostermeijer, J. G. B. (1989) Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. *Oecologia*, **78**, 302–311.
- Passos, L. & Oliveira, P. S. (2002) Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. *Journal of Ecology*, **90**, 517-528.
- Passos, L. & Oliveira, P. S. (2003) Interactions between ants, fruits, and seeds in a sandy plain rainforest in Southeast Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 261-270.
- Passos, L. & Oliveira, P. S. (2004) Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. *Oecologia*, **139**, 376-382.
- Peeters, C. (1993) Monogyny and Polygyny in Ponerinae ants with or without queens. *Queen number and sociality in insects*. (ed. L. Keller), pp. 235-261. Oxford University Press, Oxford.
- Peres, C.A., Schiesari, L. C. & DiasLema, C. L. (1997) Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), na agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, **13**, 69-79.
- Peters, M., Oberrath, R. & Böhning-Gaese, K. (2003) Seed dispersal by ants: are seed preferences influenced by foraging strategies or historical constraints? *Flora*, **198**, 413-420.

- Pinto, M. M. (1998) Fitossociologia e Influência de Fatores Edáficos na Estrutura da Vegetação em Áreas de Mata Atlântica na Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo. *Tese Doutorado*. Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, São Paulo, Brasil.
- Pizo, M. A. & Oliveira, P. S. (1998) Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabrlea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *American Journal of Botany*, **85**, 669-674.
- Pizo, M. A. & Oliveira, P. S. (1999) Removal of seeds from vertebrates feces by ants: effects of seed species and deposition site. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1595-1602.
- Pizo, M. A. & Oliveira, P. S. (2000) The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Biotropica*, **32**, 851-861.
- Pizo, M. A. & Oliveira, P. S. (2001) Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. *Plant Ecology*, **157**, 37-52.
- Pizo, M. A., L. Passos & Oliveira, P. S. (2004) Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forests. *Seed fate: Predation and secondary dispersal*. (eds P.-M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme & S. B. Vander Wall), pp 315-329. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- Pooter, H. & Villar, R. (1997) The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. *Plant resource allocation*. (eds F.A. Bazzaz & J. Grace). Academic Press, San Diego, California.
- Pudlo, R. J., Beattie, A. J. & Culver, D. C. (1980) Population consequences of changes in an ant-seed mutualism in *Sanguinaria canadensis*. *Oecologia*, **46**, 32-37.

- Pyke, G. H., Pulliam, H. R. & Charnov, E. L. (1977) Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, **52**, 137–154.
- Rice, B. L. & Westoby, M. (1981) Myrmecochory in sclerophyll vegetation of the West Head, NSW. *Australian Journal of Ecology*, **6**, 291–298.
- Rico-Gray, V. (1993) Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica*, **25**, 301–315.
- Roces, F. (1994) Odour learning and decision making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. *Insectes Sociaux*, **41**, 235–239.
- São Paulo 2001. Plano de Manejo do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo. Fase 2.
- Schoener, T. W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **2**, 369–404.
- Schupp, E. W. (1990) Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, **71**, 504–515.
- Schupp, E. W. (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, **107/108**, 15–29
- Schupp, E. W. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**, 399–409.
- Schupp, E. W., Howe, H. F., Augspurger, C. K. & Levey, D. J. (1989) Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, **70**, 562–564.
- Shepherd, V. E. & Chapman, C. A. (1998) Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 199–221.

- Skidmore, B. A., & Heithaus, E. R. (1988) Lipid cues for seed carrying by ants in *Hepatica americana*. *Journal of Chemical Ecology*, **14**, 2185–2196.
- Snedecor & Cochran 1980. *Statistical Methods*. 7th edn. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
- Steven, D. (1994) Tropical tree seedlings dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, **10**, 369–383.
- Sugiyama, M. (1998) Estudo de Florestas na Restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia – SP. *Boletim do Instituto de Botânica*, **11**, 119-159.
- Thompson, J. N. (1982) *Interaction and Coevolution*. State University, pp 1-179.
- Thompson, J. N. (1982) Coevolution and alternative hypotheses on insect/plant interactions. *Ecology*, **69(4)**, 893-895.
- Thompson, J. N. (1994) *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- van der Pijl, L. (1982) *Principes of seed dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlim.
- Vander Wall, S. B. (1993) Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia*, **96**, 246-252.
- Vander Wall, S. B. & Longland, W. S. (2004) Diplochory: are two seed disperses better than one? *Trends in Ecology and Evolution*, **19(3)**, 155-161.
- Wang, B. C. & Smith, T. B. (2000) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 379-385

- Wenny, D. G. (2001) Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 51-74.
- Whelan, C. M., Willson, M. F., Tuma, C. A. & Souza-Pinto, I. (1991) Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany*, **69**, 428-436.
- Whitford, W. G. & Ettershank, G. (1975) Factors affecting foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology*, **4**, 689-696.
- Wilson, E. O. (1971) *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wolff, A. & Debussche, M. (1999) Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, **84**, 443-452.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.