

Marco Aurélio Pizo Ferreira

Interação formiga-planta em solo de Mata Atlântica: influência das
formigas na ecologia de frutos e sementes não-mirmecocóricas

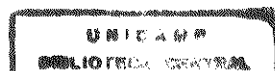
Orientador:
Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho
de Oliveira

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas
para a obtenção do título de Doutor em
Ciências (Ecologia)

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Marco Aurélio Pizo Ferreira
e aprovada pela Comissão Julgadora.

06/11/98 Paulo S. Moreira

Campinas
1998



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	T/UNICAMP
	F413
V.	EX.
TOMBO BC/	35988
PROC.	395798
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	05/12/98
N.º CPU	

CM-00119343-9

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Ferreira, Marco Aurélio Pizo

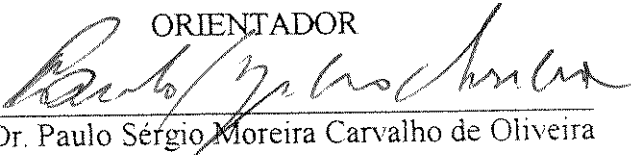
F413i Interação formiga-planta em solo de mata atlântica:
influência de formigas na ecologia de frutos e sementes
não-mirmecocóricas / Marco Aurélio Pizo Ferreira --
Campinas, SP: [s.n.], 1998.
115f.:ilus

Orientador: Paulo Sérgio Oliveira
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

1. Interação inseto-planta. 2. Mata atlântica. 3. Sementes-
disseminação. I. Oliveira, Paulo Sérgio. II. Universidade Estadual
de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

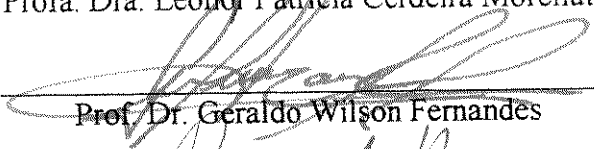
BANCA EXAMINADORA

ORIENTADOR

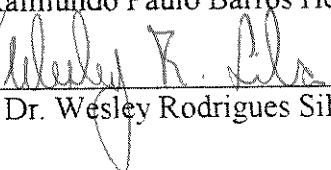

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

TITULARES


Prof. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato


Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes


Prof. Dr. Raimundo Paulo Barros Henriques


Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

SUPLENTES

Prof. Dr. João Semir

Prof. Dr. Flávio Antonio Maës dos Santos

Aos meus pais,
Wilson e Maria Inês,
dedico este trabalho.

Perhaps what most stimulates me about a tropical forest is the notion that its diversity, its interactions, its sense of wholeness, all are so advanced that is far beyond the scope of my imagination - let alone my intellect - to grasp how advanced they are. I feel cut down to size, even as I feel I stand taller than before.

Norman Myers (1984)

ÍNDICE

Agradecimentos	vii
Resumo.....	ix
Abstract	xi
Introdução.....	1
Área de estudo.....	6
 Capítulo 1: Interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos no chão da floresta	
Introdução.....	9
Métodos.....	11
Levantamento das interações formiga-diásporo.....	11
Influência da composição química dos diásporos na interação formiga-diásporo.....	12
Resultados.....	14
Interações formiga-diásporo	14
O efeito da composição química dos diásporos na atração de formigas	19
Discussão.....	19
 Capítulo 2: Influência do tamanho e conteúdo lipídico dos diásporos não-mirmecocóricos na interação com formigas	
Introdução.....	39
Espécies de plantas estudadas.....	41
Métodos	44
Recrutamento das formigas aos diásporos.....	44
Censos (24h) das formigas atraídas pelos diásporos.....	45
Remoção dos diásporos por formigas e roedores.....	46
Tratamento dado aos diásporos por colônias de formigas cativas.....	47
Germinação.....	48
Composição de ácidos graxos dos arilos.....	48
Análises estatísticas.....	49

Resultados.....	50
Recrutamento das formigas aos diásporos.....	50
Censos das formigas atraídas pelos diásporos.....	53
Remoção dos diásporos por formigas e roedores.....	60
Tratamento dado aos diásporos por colônias de formigas cativas.....	62
Germinação.....	64
Composição de ácidos graxos dos arilos.....	64
Discussão.....	67
Fatores determinantes da interação entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos.....	67
Possíveis consequências para as plantas.....	74
Capítulo 3: A remoção de sementes não-mirmecocóricas das fezes de vertebrados frugívoros: influência da semente e do local de deposição das fezes	
Introdução.....	79
Métodos.....	81
Remoção das sementes das fezes por formigas.....	81
Abundância das formigas no sub-bosque e nas clareiras	84
Destino das sementes dentro dos ninhos de formigas.....	85
Resultados.....	86
Remoção das sementes das fezes.....	86
Distância de deslocamento das sementes.....	93
Abundância das formigas.....	94
Destino das sementes no interior das colônias cativas	94
Discussão.....	95
Conclusões.....	102
Literatura citada.....	104

AGRADECIMENTOS

Quando era criança costumava seguir as formigas guiado apenas pela curiosidade de saber o quê carregavam e para onde iam. Não podia imaginar que anos mais tarde repetiria, de maneira menos desinteressada e com algumas perguntas em mente, esse mesmo gesto. Algumas pessoas e instituições me ajudaram, de diferentes formas, a responder tais perguntas. A elas sou sinceramente grato:

À Cláudia, pela imensa ajuda no campo, amor e carinho, sempre.

Ao Dr. Paulo S. Oliveira, por ter compartilhado comigo um pouco da sua experiência e pelo apoio e incentivo constantes para o crescimento profissional de seus orientados, marca de sua orientação.

Aos Drs. Patrícia C. Morellato (UNESP, Rio Claro), Ary T. Oliveira-Filho (Universidade Federal de Lavras), Geraldo W. Fernandes (UFMG), Raimundo P. B. Henriques (UnB), Wesley R. Silva (UNICAMP), João Semir (UNICAMP) e Flávio A. M. dos Santos (UNICAMP), membros da pré-banca e da banca, pela leitura crítica deste trabalho.

Ao Dr. Victor Rico-Gray (Xalapa, México), e aos amigos que pacientemente leram os capítulos que compoem esta tese e assim ajudaram a “moldar” a versão final: Luciana, Fernando Pedroni, Meire e André (Bacu).

Àqueles que me ajudaram no campo: Flávia, Isaac, Mauro, Bacu, Gelson, Alexandre, Emerson, Patrícia e Valesca. Um agradecimento especial aos três últimos, que fizeram da convivência no Saibadela algo para ter saudades.

À Valesca B. Zipparro pela valiosa ajuda com a identificação dos frutos.

Aos Drs. Carlos Roberto Brandão (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo) e Inara Roberta Leal pela identificação das formigas.

À Dra. Hilary C. Menezes (Faculdade de Engenharia de Alimentos/UNICAMP) e Ana E. Koon pelas análises centesimais dos frutos.

À Dra. Lireny A. G. Gonçalves (Faculdade de Engenharia de Alimentos /UNICAMP) e sua equipe pelas análises cromatográficas dos arilos.

À Dra. Carol C. Horvitz e seus orientados (Tony, Rachel, Derek, Mathew, Robert) que muito gentilmente me receberam na Universidade de Miami em Coral Gables para a análise e discussão dos dados.

À Fundação para Conservação e Produção Florestal do Estado de São Paulo pelo suporte logístico e permissão para trabalhar no Parque Intervales.

Aos funcionários da Fundação Florestal, especialmente à Kátia Pisciotto e Fátima, por terem tornado possível o trabalho de campo.

À Fundação de Amparo ao Ensino e Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino e Pesquisa da UNICAMP (FAEP) pelo suporte financeiro que custearam parte do trabalho.

RESUMO

Este estudo trata das interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos no chão de uma floresta Atlântica (Parque Estadual Intervales) no sudeste do Brasil. Conduzido entre abril de 1995 e junho de 1997, o estudo foi dividido em três partes que abordam as duas formas pelas quais os diásporos não-mirmecocóricos tornam-se disponíveis para as formigas que frequentam o chão da floresta: (1) caídos das árvores (Capítulos 1 e 2) e (2) contidos nas fezes de vertebrados frugívoros (Capítulo 3). O Capítulo 1 relata o levantamento das interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos feito durante dois anos ao longo de um transecto de 5 km amostrado mensalmente. Um total de 886 interações envolvendo 37 espécies de formigas e 56 diásporos foram registradas. O número de interações registrado mensalmente não esteve correlacionado nem com a temperatura média nem com a pluviosidade mensais que, no entanto, estiveram positivamente correlacionadas com o número de espécies de formigas registrado nas interações. Possíveis padrões de variação sazonal no uso de diásporos pelas formigas podem ter sido mascarados pelo uso constante deste recurso pelas duas espécies de formigas mais abundantes na área de estudo (uma *Pheidole* e uma *Solenopsis*), e pela frutificação massiva de algumas plantas cujos diásporos são especialmente atrativos para as formigas. No capítulo 2, seis plantas não-mirmecocóricas (*Virola oleifera*, *Eugenia stictosepala*, *Cabralea canjerana*, *Citharexylum myrianthum*, *Alchornea glandulosa* e *Hyeronima alchorneoides*), cujos diásporos diferem em tamanho e conteúdo lipídico, foram selecionadas para a investigação de como estas características afetam a interação formiga-diásporo. As formigas rapidamente descobriram e limpam (i. e., removeram a polpa ou arilo) os diásporos colocados no chão da floresta. A taxa de recrutamento e a presença das formigas foi maior para os diásporos ricos em lipídeos do que para aqueles pobres em lipídeos. A taxa de remoção e a distância média de deslocamento foi maior para os diásporos pequenos. A formiga Ponerinae *Pachycondyla striata*, uma das que mais frequentemente explorou os diásporos ricos em lipídeos, transportou estes diásporos para seus ninhos e, posteriormente, abandonou-os limpos e intactos nos “depósitos de lixo” localizados fora dos ninhos. Testes de germinação com diásporos limpos e “não-limpos” revelaram que a remoção da polpa ou arilo aumenta o sucesso de germinação em *Virola oleifera*, *Cabralea canjerana*, *Citharexylum myrianthum* e *Alchornea glandulosa*. Um análise por cromatografia gasosa

revelou que a composição de ácidos graxos dos arilos estudados era bastante semelhante à do elaiossomo de uma semente mirmecocórica típica (*Ricinus communis*), corroborando assim a hipótese de que alguns arilos e elaiossomos são estruturas quimicamente semelhantes. No Capítulo 3, a remoção por formigas de três espécies de sementes (*Philodendron corcovadensis* e *P. apendiculatum* - Araceae e *Aechmea* sp. - Bromeliaceae) naturalmente encontradas nas fezes de macacos-prego (*Cebus apella*) foi investigada no sub-bosque e em cinco clareiras. A variação na taxa de remoção entre as sementes pesquisadas, entre sub-bosque e clareiras e também entre as várias clareiras (que diferiam em tamanho e estágio sucessional), foi abordada. Dezesete espécies de formigas (4 subfamílias, 9 gêneros) foram registradas nas fezes, oito das quais removeram sementes. Após 24 h de exposição às formigas, 68 % das sementes foram removidas das porções experimentais de fezes que continham 15 sementes. A espécie de semente afetou a taxa de remoção tanto na comparação sub-bosque vs. clareiras quanto na comparação entre clareiras, enquanto o sítio de deposição das fezes não teve nenhum efeito. Estes resultados podem ser interpretados como consequência do efeito “igualador” que três espécies de formigas Myrmicinae (*Pheidole* spp.) tiveram sobre a remoção das sementes das fezes. Estas espécies foram responsáveis pela maior parte das interações formiga-semente observadas (77 % no sub-bosque e nas clareiras) e estão entre as mais abundantes formigas do chão da floresta tanto no sub-bosque quanto nas clareiras. Concluindo, interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos encontrados no chão da floresta são comuns, especialmente em matas úmidas de baixada que combinam grande abundância de formigas com disponibilidade anual de diásporos. O tamanho e conteúdo lipídico dos diásporos são fatores determinantes para o resultado destas interações. Devido a grande abundância de formigas em florestas neotropicais, e a flexibilidade que algumas delas apresentam em relação ao gradiente microclimático que exploram, a remoção de sementes das fezes de vertebrados frugívoros é menos afetada pelas diferenças nas condições microclimáticas entre sub-bosque e clareiras do que pela espécie de semente envolvida.

ABSTRACT

This study investigates the interaction between ants and non-myrmecochorous diaspores in a lowland Atlantic rain forest (Parque Estadual Intervales) in southeast Brazil. The study, conducted between April 1995 and June 1997, was divided into three parts which explore both ways through which nonmyrmecochorous diaspores become available to litter-foraging ants: (1) falling from parent plants (Chapters 1 and 2), and (2) embedded in vertebrate frugivore feces (Chapter 3). Chapter 1 reports a survey of the ant-nonmyrmecochorous diaspore interactions carried out during two years along a 5-km transect sampled monthly. A total of 886 interactions involving 37 ant species and 56 different diaspores were recorded. No seasonal pattern of diaspore use by ants became clear. The monthly number of interactions was not significantly correlated either with rainfall or mean temperature. The number of ant species recorded in the interactions, however, was associated with these climatic parameters. Any seasonal pattern of diaspore use by the ant community may have been masked by the year-round use of diaspores by the two most common litter-foraging ant species in the study site (one *Pheidole* and one *Solenopsis*), and by the massive and episodic fruiting of some plant species whose diaspores are especially attractive to ants. In Chapter 2, six nonmyrmecochorous plant species (*Virola oleifera*, *Eugenia stictosepala*, *Cabralea canjerana*, *Citharexylum myrianthum*, *Alchornea glandulosa* and *Hyeronima alchorneoides*) whose diaspores differ in size and lipid content were selected to investigate how these features affect the outcome of ant-diaspore interactions. Ants were in general rapid at discovering and cleaning the diaspores (i.e., removal of pulp or aril). Recruitment rate and ant attendance were higher for lipid-rich diaspores than for lipid-poor ones. Removal rate and displacement distance were higher for small diaspores. The large ponerine ant *Pachycondyla striata*, one of the most frequent attendants to lipid-rich arillate diaspores, transported the latter into their nests and discarded cleaned intact seeds on refuse piles outside the nest. Germination tests with cleaned and uncleaned diaspores revealed that the removal of pulp or aril may increase germination success in *Virola oleifera*, *Cabralea canjerana*, *Citharexylum myrianthum* and *Alchornea glandulosa*. Gas chromatography analyses revealed a close similarity in the fatty acid composition of the arils of the lipid-rich diaspores and the elaiosome of a typical myrmecochorous seed (*Ricinus communis*), corroborating the

suggestion that some arils and elaiosomes are chemically similar structures. In Chapter 3, the removal of three seed species (*Philodendron corcovadensis* and *P. appendiculatum* - Araceae, and *Aechmea* sp. - Bromeliaceae) from the feces of Capuchin monkeys (*Cebus apella*) by ants in the understory and in five treefall gaps was investigated. I asked if seed removal varied among seed species, between understory and gaps, and also among gaps differing in size and age. Seventeen ant species (4 subfamilies, 9 genera) were recorded on the feces, eight of which were observed removing seeds. On average, 68 % of the seeds were removed from the feces portions containing 15 seeds each after 24 h. For both the understory vs. gap and the among-gap comparisons seed species significantly affected the proportion of seeds removed, while deposition site had no effect. These results can be interpreted as a consequence of the equalizing effect that three myrmicine ants (*Pheidole* spp.) had upon seed removal. These species were responsible for the bulk of ant-seed interactions observed (77 % in the both understory and gaps sites) and figure among the most abundant litter-foraging ants in the understory and gaps. In conclusion, interactions between ants and fallen nonmyrmecochorous diaspores is common, especially in lowland rainforests where the abundance of ants is coupled with the year-round availability of fleshy diaspores. The size and the lipid-content of the diaspores are major determinants of the outcome of such interactions. Due to the high abundance of ants in neotropical forests, and the flexibility of some ant species in the microclimatic gradient they use, seed removal from vertebrate frugivore feces is likely to be less affected by differences in microclimatic conditions between understory and gaps than by the seed species involved.

INTRODUÇÃO

Formigas (Hymenoptera, Formicidae) são superiores numericamente a qualquer outro animal terrestre, sendo que as colônias de algumas espécies podem conter mais de 10 milhões de operárias (Hölldobler e Wilson 1990). Estima-se que, junto com cupins, estes himenópteros constituam cerca de 30 % da biomassa animal da floresta amazônica (Fittkau e Klinge 1973). Além de sua inequívoca dominância numérica e ampla diversidade taxonômica (cerca de 350 gêneros contendo aproximadamente 20 mil espécies; Hölldobler e Wilson 1990), as formigas distribuem-se virtualmente por todos os ambientes terrestres do planeta.

A história natural de mutualismos entre formigas e plantas tem interessado cientistas há mais de dois séculos. Os trabalhos pioneiros de Janzen (1966, 1969, 1972) despertaram um grande interesse pelas interações entre formigas e plantas, possibilitando um grande avanço para a “escola mutualística”. A partir de então, desencadeou-se uma sequência praticamente ininterrupta de estudos experimentais sobre a natureza das interações formiga-planta (revisões em Beattie 1985, Hölldobler e Wilson 1990, Huxley e Cutler 1991).

As formigas podem interagir com sementes predando-as, promovendo a dispersão, ou ainda de forma neutra. Diversas espécies de formigas predam sementes, embora este hábito seja mais difundido entre membros da sub-família Myrmicinae (especialmente nos gêneros *Pogonomyrmex*, *Messor*, *Monomorium* e *Pheidole*). Ao perderem sementes durante o transporte para o ninho, no entanto, formigas predadoras de sementes podem agir como dispersoras e, em alguns casos, o resultado final pode ser benéfico para as plantas (Horvitz 1981, Beattie 1985). A ocorrência de sementes como parte da dieta de formigas já foi

registrada para 19 gêneros, mas o grau de especialização neste item alimentar varia grandemente entre as diferentes espécies (Hölldobler e Wilson 1990). Formigas predadoras de sementes são elementos dominantes em ambientes áridos da América do Norte, África e Austrália. Surpreendentemente este hábito alimentar é muito pouco documentado para a fauna da América do Sul (mas veja Moutinho 1991), e a sua importância para a dinâmica das comunidades vegetais permanece ainda obscura neste continente.

Para a dispersão de sementes por formigas (mirmecocoria), algumas espécies de plantas possuem em suas sementes estruturas especializadas que atraem as formigas, os elaiossomos (van der Pijl 1982). Tais estruturas, em geral ricas em lipídios (Horvitz 1981, Beattie 1985), ao mesmo tempo que servem de alimento para as formigas, são usadas por elas como apoio mecânico para o transporte das sementes para seus ninhos. Após terem o elaiossomo removido, estas sementes são geralmente levadas para o ambiente externo ao ninho onde podem vir a se estabelecer (Horvitz e Beattie 1980, O'Dowd e Hay 1980). A ação das formigas como dispersoras de sementes pode trazer uma série de benefícios para as plantas (veja revisão em Beattie 1985), dentre os quais destacam-se o escape à ação de predadores de sementes (O'Dowd e Hay 1980), e o transporte de sementes para microsítios favoráveis à germinação (Rissing 1986).

Plantas mirmecocóricas são especialmente comuns em regiões áridas da América do Norte, África e Austrália (Hölldobler e Wilson 1990), mas representam apenas uma pequena parte da flora das florestas tropicais (Mossop 1989). Nestes ambientes, entretanto, relações sutis envolvendo formigas e sementes de plantas não-mirmecocóricas têm sido observadas (Oliveira et al. 1995), e torna-se cada cada vez mais evidente a frequência e importância destas interações (Lu e Mesler 1981, Roberts e Heithaus 1986 Byrne e Levey 1993, Kaspari 1993b, Pizo e Oliveira 1998). Em florestas neotropicais, por exemplo, as

formigas são importantes dispersores secundários de sementes não-mirmecocóricas, ou seja, elas alteram o espectro de deposição de sementes produzido pelos dispersores primários, podendo assim influenciar não apenas o sucesso reprodutivo das plantas mas também a estrutura espacial das populações vegetais (Roberts e Heithaus 1986). Até mesmo formigas tradicionalmente consideradas como pragas de plantas, como aquelas pertencentes à tribo Attini (sub-família Myrmicinae), têm sido observadas promovendo o estabelecimento de sementes (Roberts e Heithaus 1986, Oliveira et al. 1995, Farji Brener e Silva 1996).

Na região neotropical uma grande variedade de espécies de formigas exploram frutos e sementes (genericamente tratados neste trabalho como “diásporos”; veja van der Pijl 1982) como fonte de alimento (Horvitz e Beattie 1980, Horvitz 1981, Byrne e Levey 1993, Rico-Gray 1993, Rico-Gray et al. 1998). Algumas espécies com dieta diversificada interagem apenas ocasionalmente com diásporos. Espécies da sub-família Ponerinae, por exemplo, são predominantemente predadoras de artrópodos, mas também coletam polpas de frutos caídos no chão, e sementes (Horvitz e Beattie 1980). Embora as formigas ocasionalmente subam nas plantas para coletar os diásporos (Lu e Mesler 1981, Wheelwright 1985), este tipo de interação deve ocorrer com mais frequência no chão das florestas, que reúne uma grande abundância de formigas (Hölldobler e Wilson 1990, Byrne 1994) e grande quantidade de frutos que caem das árvores espontaneamente ou derrubados por dispersores vertebrados (e. g., aves, macacos; Howe 1980, Laman 1996). Uma outra maneira das sementes de diásporos não-mirmecocóricos tornarem-se disponíveis para as formigas é através das fezes dos vertebrados frugívoros, que podem conter centenas ou milhares de sementes (Loiselle 1990). Este trabalho procurou abordar ambas as formas de

apresentação dos diásporos não-mirmecocóricos às formigas no chão da floresta, queda das árvores e presença em fezes de vertebrados frugívoros.

Embora haja atualmente um grande volume de informações sobre as interações entre formigas e sementes mirmecocóricas (veja Beattie 1985 e as referências incluídas), muito falta ser investigado a respeito da interação de formigas com diásporos não-mirmecocóricas em florestas tropicais, onde a variedade das relações envolvendo formigas e plantas é muito maior do que suspeitávamos (Rico-Gray 1993, Rico-Gray et al. 1998). Com esta perspectiva, o trabalho aqui descrito teve como objetivos gerais:

- (1) identificar a natureza das interações de formigas com diásporos não-mirmecocóricos em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil,
- (2) identificar as espécies de formigas que frequentemente exploram diásporos não-mirmecocóricos nesta área, bem como os diásporos por elas explorados e
- (3) investigar os possíveis efeitos das formigas sobre a dispersão e estabelecimento das sementes das espécies vegetais pesquisadas.

Para cumprir estes objetivos, o trabalho foi dividido em três partes representadas pelos três capítulos que se seguem. O **Capítulo 1** relata o conjunto de formigas que exploram diásporos não-mirmecocóricos no chão da área de estudo, bem como os diásporos por elas explorados. A variação sazonal de tais interações, suas possíveis causas, e a importância da composição química dos diásporos como um dos fatores determinantes da interação com formigas são também investigados neste capítulo. O **Capítulo 2** investiga a influência do tamanho e do conteúdo lipídico dos diásporos sobre várias fases da interação com formigas, desde o momento em que o diásporo é descoberto por uma formiga no chão da floresta até o seu destino final no interior do ninho. Finalmente, no **Capítulo 3** investiga-se a remoção pelas formigas de sementes de plantas não-

mirmecocóricas presentes em fezes de macaco-prego (*Cebus apella*), um vertebrado frugívoro dispersor de várias sementes na Mata Atlântica (Galetti e Pedroni 1994).

ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado entre abril de 1995 e junho de 1997 na Base de Pesquisa Saibadela (24° 14' S, 48° 04' W) que integra o Parque Estadual Intervales (PEI), localizado no município de Sete Barras, ao sul do estado de São Paulo (Figura 1). O PEI possui uma área de 49.000 ha e forma, com outras unidades de conservação adjacentes, um contínuo de aproximadamente 120.000 ha de área preservada. A Base Saibadela situa-se a 70-350 m de altitude e está sujeita a uma precipitação anual média de 4216 mm (média para os anos de 1994 a 1996), com chuvas bem distribuídas ao longo do ano (nenhum mês recebe menos de 100 mm de chuva; Figura 2). No entanto, pode-se distinguir uma estação quente e muito úmida de setembro a março, quando a temperatura pode atingir 42° C ($25,7^{\circ} \pm 2,8^{\circ}$ C, média $\pm$ desvio padrão¹ para o período de estudo), e uma estação menos úmida e mais fria que se estende de abril a agosto, período em que, no entanto, a temperatura raramente desce abaixo de 10° C ($20,8^{\circ} \pm 2,5^{\circ}$ C em média; Figura 2).

A vegetação, predominantemente primária ("old-growth forest" *sensu* Clark 1996) com sub-bosque aberto e dossel situado a aproximadamente 25 m de altura, pode ser classificada como Floresta Ombrófila Densa. Cerca de 343 espécies de plantas pertencentes a 70 famílias foram coletadas na área de estudo até o momento (V. Zipparro e R. Almeida-Scabbia, dados não publicados). Uma lista com a maioria das espécies coletadas pode ser encontrada em Almeida-Scabbia (1996) e Galetti (1996). As famílias mais bem representadas são Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae, Sapotaceae e Araceae, enquanto as famílias com maior número de indivíduos são Myrtaceae, Arecaceae e Rubiaceae (Almeida-Scabbia 1996). Almeida-Scabbia (1996) estimou em 1543 indivíduos/ha a

¹ Média $\pm$ desvio padrão são apresentados ao longo de toda a tese.

densidade de indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) superior a 5 cm na área de estudo.

A área de estudo é cortada por várias trilhas estreitas (aproximadamente 1 m de largura), de extensões variadas (300 a 2.000 m) e que aparentemente pouco alteraram a estrutura da vegetação circundante. Ao longo destas trilhas, 1 a 2 m para o interior da mata, foram estabelecidos os transectos utilizados neste estudo. As cinco clareiras citadas no Capítulo 3 foram criadas por quedas de árvores que ocorreram de 1 a 3 anos antes do início do presente estudo. Suas áreas variaram de 72,5 a 686,4 m², uma amplitude que encerra boa parte das clareiras que ocorrem em florestas tropicais (Brokaw 1982). Enquanto a clareira mais antiga estava dominada por plantas herbáceas da família Marantaceae, a mais recente era ainda um emaranhado formado pelos galhos da árvore caída.

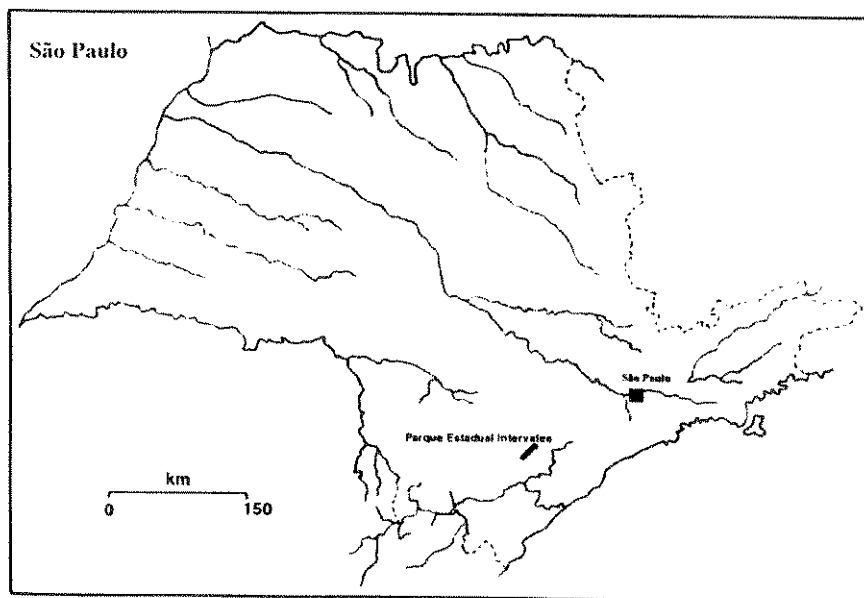


Figura 1. O estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Intervales, Sete Barras-SP.

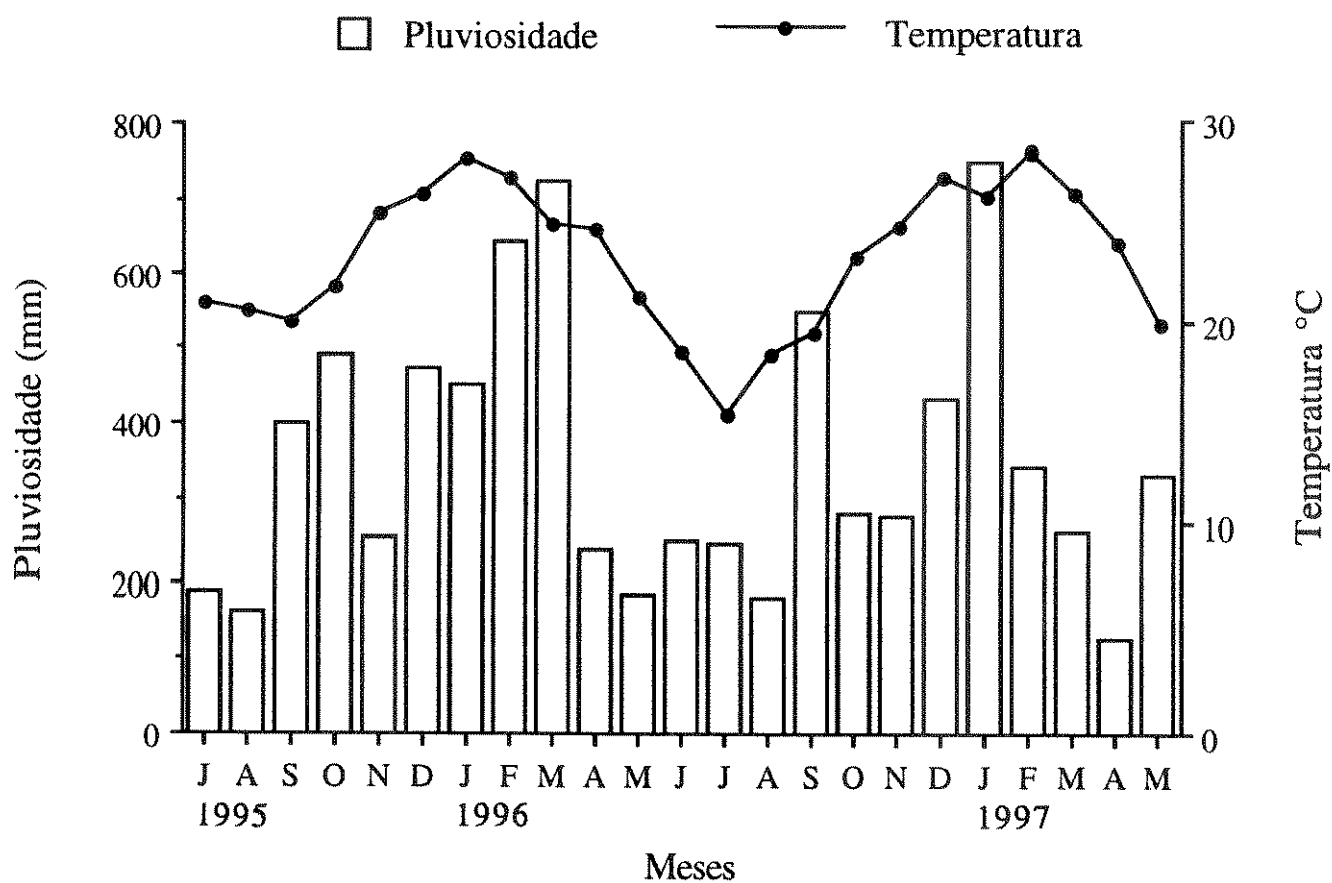


Figura 2. Distribuição da pluviosidade e temperatura média mensais durante o período de estudo na Base Saibadela do Parque Estadual Intervales, Sete Barras-SP.

CAPÍTULO 1

INTERAÇÕES ENTRE FORMIGAS E DIÁSPOROS NÃO-MIRMECOCÓRICOS NO CHÃO DA FLORESTA

INTRODUÇÃO

As formigas alimentam-se de vários recursos produzidos pelas plantas, incluindo diásporos, que podem perfazer grande parte de suas dietas (Hölldobler e Wilson 1990, Rico-Gray 1993, Rico-Gray et al. 1998). No mundo todo, um grande número de espécies de formigas exploram diásporos regularmente. Em florestas neotropicais, estas espécies incluem representantes das sub-famílias Ponerinae, Formicinae, e especialmente Myrmicinae (Horvitz e Beattie 1980, Kaspari 1996b, Leal e Oliveira 1998, Pizo e Oliveira 1998). Embora as formigas que habitam o chão de florestas neotropicais ocasionalmente subam nas plantas para coletar diásporos (Lu e Mesler 1981, Wheelwright 1985), esta interação deve ocorrer com mais frequência no chão das florestas que, no sudeste do Brasil, podem receber mais de 400 kg de diásporos/ha/ano (Morellato 1992). Os diásporos não-mirmecocóricos atingem o chão da floresta tornando-se disponíveis para as formigas através de queda natural ou derrubados pelos agentes dispersores primários (Howe 1980, Laman 1996). A disponibilidade de diásporos caídos associada à diversidade e densidade das formigas que habitam o chão das florestas tropicais (Hölldobler e Wilson 1990, Byrne 1994), representam os elementos necessários para a ocorrência de uma variada e inexplorada gama de interações envolvendo formigas e diásporos não-mirmecocóricos. De fato, nos últimos anos, estudos realizados em florestas neotropicais revelaram que as

formigas podem modificar o espectro de deposição de sementes produzidos pelos dispersores primários (Roberts e Heithaus 1986), influenciar a dinâmica do banco de sementes (Levey e Byrne 1993), facilitar a germinação das sementes (Levey e Byrne 1993), e promover o estabelecimento das plântulas de plantas não-mirmecocóricas (Farji-Brener e Silva 1996).

O uso de recursos alimentares derivados de plantas pelas formigas está sujeito a variações sazonais em consequência da fenologia das plantas e de fatores abióticos (Hughes e Westoby 1990, Rico-Gray 1993, Rico-Gray et al. 1998). A coleta de diásporos caídos, por exemplo, é determinada pela disponibilidade de diásporos nas plantas (Leal e Oliveira 1998) que, por sua vez, varia sazonalmente em florestas tropicais (Frankie et al. 1974, Foster 1982). A abundância de formigas no chão das florestas, por outro lado, muda sazonalmente em consequência das condições climáticas (e. g., pluviosidade, temperatura), que acarretam flutuações populacionais e mudanças na atividade das colônias (Levings e Windsor 1982, Medeiros 1997). Portanto, dada a variação temporal na abundância de diásporos e formigas no chão das florestas tropicais, pode-se esperar uma variação correspondente no número de interações formiga-diásporo.

Esta parte do estudo teve como objetivo responder às seguintes perguntas: (1) quais são as espécies de formigas que exploram diásporos carnosos não-mirmecocóricos no chão da área de estudo?, (2) quais são os diásporos explorados?, (3) a composição química dos diásporos influencia a interação com formigas?, (4) existe alguma variação sazonal no número de interações formiga-diásporo? e (5) esta variação, caso exista, pode ser relacionada às condições climáticas (e. g., pluviosidade e temperatura)? Somente diásporos carnosos foram considerados não apenas porque eles representam mais de 80 % dos diásporos produzidos pela flora da área de estudo (Almeida-Scabbia 1996), mas também

porque, em comparação com os frutos secos, eles fornecem uma maior variedade de alimentos para as formigas (e. g., polpa, arilo, endosperma).

MÉTODOS

Levantamento das interações formiga-diásporo

Mensalmente, de julho de 1995 a junho de 1997, e sempre entre 07:30 e 12:30 h, um transecto de 5 km estabelecido ao longo das trilhas que cortam a área de estudo foi percorrido à procura de formigas que estivessem explorando diásporos caídos. Quando uma ou mais formigas eram encontradas explorando um diásporo (i. e., em contato com a superfície do diásporo extraíndo líquidos ou porções dele), uma interação era anotada, bem como o número de formigas presente e a espécie do diásporo. Exemplares das formigas coletados para identificação estão depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Exsiccatas das plantas cujos diásporos foram explorados por formigas estão depositadas no herbário da Universidade Estadual Paulista em Rio Claro - SP (HBRC). A nomenclatura das famílias de plantas usada ao longo deste trabalho seguiu Cronquist (1981).

Para investigar se o conjunto e a frequência relativa das espécies de formigas registradas explorando diásporos (excluindo-se as espécies da tribo Attini, sub-família Myrmicinae; veja abaixo) apenas refletia a comunidade de formigas presentes no chão da área de estudo ou, alternativamente, era um sub-conjunto particular desta comunidade, a composição e abundância relativa das formigas presentes no chão da área de estudo foram amostradas com iscas de sardinha e mel. Formigas da tribo Attini não são amostradas adequadamente com estas iscas e por isso não foram consideradas. Em dezembro de 1996, 100 porções de cada um dos dois tipos de iscas foram distribuídas, separadas por 5 m umas

das outras, ao longo de dois transectos estabelecidos paralelamente e a 1-2 m de distância das trilhas que cortam a área de estudo. Para facilitar a visualização das formigas, pequenos pedaços (4 x 4 cm) de papel absorvente branco foram usados como substrato para as iscas. As iscas foram colocadas nos transectos às 08:00 h e o número e identidades das formigas atraídas foram registrados após 1 h. Embora cada transecto tenha recebido apenas um tipo de isca, os resultados dos dois transectos foram considerados em conjunto na análise dos dados. Dada a heterogeneidade na distribuição dos ninhos de formigas frequentemente observada no chão de florestas neotropicais (Kaspari 1993a) e o fato de que a maioria das formigas que forrageiam no chão destas florestas raramente vão além de 1 m de distância de seus ninhos (Levey e Byrne 1993, Byrne 1994), a distância entre as porções de iscas (5 m) deve ter sido suficiente para garantir independência na descoberta das iscas por diferentes colônias. A correlação ranqueada de Spearman (r_s) foi utilizada para verificar a relação entre a abundância das espécies de formigas na comunidade e o uso de diásporos caídos. A correlação de Pearson (r) foi utilizada para testar a associação entre o número de interações formiga-diásporo registradas mensalmente e a pluviosidade e temperatura média mensais. Interações registradas fora do transecto de 5 km percorrido mensalmente não foram consideradas para as análises estatísticas.

Influência da composição química dos diásporos na interação formiga-diásporo

A relação entre a composição química da porção carnosa (polpa ou arilo) dos diásporos e o número de espécies de formigas por eles atraídas foi investigada para 26 espécies de plantas representando 15 famílias (Tabela 2). Estas espécies foram selecionadas com base somente na disponibilidade de seus diásporos. Durante o período de maturação dos frutos (Apêndice 2), 50 diásporos frescos de cada espécie foram dispostos,

separados por 5 m uns dos outros, ao longo de transectos estabelecidos paralelamente e a 1-2 m de distância das trilhas que cortam a área de estudo. Para facilitar a visualização das formigas, pequenos pedaços (4 x 4 cm) de papel absorvente branco foram usados como substrato para os diásporos. Os diásporos foram dispostos nos transectos às 08:00 h e as espécies de formigas atraídas foram registradas em 4 amostragens realizadas a cada 15 min durante 1 h ("scan samples" *sensu* Lehner 1979). A polpa ou arilo dos diásporos testados foram coletados de diásporos recém caídos e conservados congelados até o momento da análise química. As proporções do peso seco da amostra compostas por lipídios, proteínas e cinzas foram determinadas segundo os métodos descritos em Bligh e Dyer (1959), AACC (1995, método # 46-13) e AOAC (1984, método # 22027), respectivamente. Carboidratos totais (i. e., carboidratos solúveis + estruturais) foram obtidos por diferença. Devido a quantidades insuficientes de amostra, não foi possível determinar cinzas e, conseqüentemente, carboidratos, para 5 dos 26 diásporos analisados. A proporção do peso seco da amostra relativa a cada um dos componentes químicos analisados foi transformada em arco-seno (veja Sokal e Rohlf 1981) para realizar as correlações de Pearson com o número de espécies de formigas atraídas pelos diásporos.

RESULTADOS

Interações formiga-diásporo

Durante os dois anos de estudo, foram registradas 886 interações formiga-diásporo ao longo do transecto de 5 km percorrido mensalmente. Trinta e seis espécies de formigas (17 gêneros, 4 sub-famílias) e diásporos de 56 espécies de plantas (40 gêneros, 28 famílias) estiveram envolvidos nestas interações (outras 5 espécies de formigas e 12 diásporos foram registrados fora do transecto de 5 km; Tabela 1 e Apêndice 1). A sub-família Myrmicinae foi a mais bem representada no conjunto de formigas registrado nas interações (25 espécies), seguida por Ponerinae (7 espécies), Formicinae (3 espécies) e Dolichoderinae (1 espécie). Duas espécies de *Pheidole* (*P. sp. 1* e *P. sp. 7*) e uma espécie de *Solenopsis* (*S. sp. 1*) foram as formigas mais frequentes nos diásporos, responsáveis por 64,1 % do total de interações registradas. Estas foram também as espécies que maior número de diásporos exploraram (Tabela 1). As formigas foram observadas removendo, retirando porções ou aproveitando líquidos dos diásporos caídos que, invariavelmente, encontravam-se maduros ou prestes a amadurecer. O número de formigas registrado por diásporo variou de 1 (várias espécies) a 80 (*Solenopsis sp. 4*) ($4,2 \pm 7,6$ formigas/diásporo; Tabela 1). O número de interações envolvendo cada uma das espécies de formigas (excluindo-se as Attini) esteve altamente correlacionado com a frequência delas nas iscas de sardinha e mel ($r_s = 0,77$, $N = 34$, $P < 0,001$), indicando que o uso de diásporos caídos ocorre de acordo com a abundância relativa das formigas no chão da floresta. Com exceção de uma espécie arborícola (*Linepithema sp. 2*), todas as espécies de formigas “não-Attini” atraídas pelas iscas foram também registradas em diásporos, enquanto 10 espécies registradas nos diásporos não o foram nas iscas. Estas últimas espécies, entretanto, foram responsáveis por apenas 1,5 % das interações registradas no transecto de 5 km.

Tabela 1. Formigas registradas explorando diásporos no chão da floresta do Parque Estadual Intervales. As espécies de formigas marcadas com um asterisco não foram registradas no transecto de 5 km.

Sub-famílias /espécies	Número de espécies de diásporos usados ^a	Número de registros no transecto de 5 km	Número de formigas/diásporo	
			média ± dp	amplitude
Ponerinae				
1. <i>Ectatomma edentatum</i>	19	7	2,0 ± 2,2	1-7
2. <i>Gnamptogenys</i> sp.	17	5	1,0 ± 0,0	1
3. <i>Hypoponera</i> sp.1	1	2	1,0 ± 0,0	1
4. <i>Hypoponera</i> sp.2	1	1	—	2
5. <i>Odontomachus chelifer</i>	13	3	1,0 ± 0,0	1
6. <i>Odontomachus affinis</i> *	2	0	—	—
7. <i>Odontomachus meinerti</i>	5	1	—	1
8. <i>Pachycondyla striata</i>	21	5	1,0 ± 0,0	1
9. <i>Pachycondyla apicalis</i> *	4	0	—	—
Myrmicinae				
10. <i>Crematogaster</i> sp.1	5	2	1,0 ± 0,0	1
11. <i>Crematogaster</i> sp.2	9	4	5,5 ± 6,3	2-15
12. <i>Pheidole</i> sp.1	45	117	4,2 ± 6,3	1-45
13. <i>Pheidole</i> sp.2	14	30	4,1 ± 3,4	1-12
14. <i>Pheidole</i> sp.3	41	49	2,4 ± 3,0	1-15
15. <i>Pheidole</i> sp.7	58	254	3,7 ± 6,0	1-50
16. <i>Pheidole</i> sp.8	2	5	2,6 ± 1,5	1-4
17. <i>Pheidole</i> sp.9	32	27	2,6 ± 4,0	1-20
18. <i>Pheidole</i> sp.10	4	4	3,7 ± 4,2	1-10
19. <i>Pheidole</i> sp.11	16	19	4,9 ± 6,5	1-24
20. <i>Pheidole</i> sp.12	2	2	7,0 ± 1,4	6-8
21. <i>Solenopsis</i> sp.1	49	197	4,9 ± 10,3	1-75

Tabela 1. (cont.)

Sub-famílias /espécies	Número de espécies de diásporos usados ^a	Número de registros no transecto de 5 km	Número de formigas/diásporo	
			média ± dp	amplitude
22. <i>Solenopsis</i> sp.2	19	20	4,5 ± 4,0	1-18
23. <i>Solenopsis</i> sp.4	9	4	11,3 ± 25,9	1-80
24. <i>Solenopsis</i> sp.5	22	46	6,0 ± 8,3	1-18
25. <i>Hylomyrma</i> sp. *	1	0	—	—
26. <i>Octostruma</i> sp.	2	1	—	3
Myrmicinae-Attini				
27. <i>Apterostigma</i> sp.1	8	4	2,0 ± 2,0	1-5
28. <i>Apterostigma</i> sp.2	1	2	1,0 ± 0,0	1
29. <i>Acromyrmex subterraneus</i>	22	5	1,8 ± 1,3	1-4
30. <i>Acromyrmex</i> sp.1	7	1	—	18
31. <i>Acromyrmex</i> sp.2	14	8	12,1 ± 17,3	1-50
32. <i>Acromyrmex</i> sp.4 *	1	0	—	—
33. <i>Trachymyrmex</i> sp.1	1	1	—	1
34. <i>Trachymyrmex</i> sp.2	2	1	—	1
35. <i>Cyphomyrmex</i> sp.	7	6	1,3 ± 0,5	1-2
36. <i>Sericomyrmex</i> sp.	11	21	5,4 ± 7,0	1-29
Dolichoderinae				
37. <i>Linepithema</i> sp.1	8	2	8,0 ± 9,9	1-15
Formicinae				
38. <i>Brachymyrmex</i> sp. 1	21	22	2,1 ± 1,7	1-8
39. <i>Brachymyrmex</i> sp. 2	1	1	—	1
40. <i>Paratrechina</i> sp.1 *	1	0	—	—
41. <i>Paratrechina</i> sp.2.	1	1	—	1

^a Inclui os registros feitos durante levantamento mensal das interações formiga-diásporo no transecto de 5 km, registros feitos durante a investigação do efeito da composição química dos diásporos na atração de formigas, e registros esporádicos, não sistemáticos, de formigas explorando diásporos.

As formigas exploraram diásporos de árvores (46 espécies), hemiepífitas (5 espécies), lianas e epífitas (2 espécies cada), e arbustos do sub-bosque (1 espécie). A família mais bem representada na área de estudo, Myrtaceae, foi também a família com maior número de espécies cujos diásporos foram explorados pelas formigas (16 espécies; Apêndices 1 e 2). Da mesma forma, a espécie arbórea mais abundante na área de estudo, *Euterpe edulis* (Arecaceae; Almeida-Scabbia 1996), foi também a que apresentou o maior número de interações com formigas (Apêndice 2). As formigas aproveitaram o arilo em 15 diásporos e a polpa nos outros 53 (Apêndice 2). Ao removerem a polpa de diásporos com sementes pequenas (e. g., *Philodendron* spp., *Aechmea nudicaulis*), as formigas eventualmente removiam também as sementes. No entanto, em apenas duas ocasiões as formigas foram observadas removendo porções do endosperma das sementes. O tamanho dos diásporos explorados pelas formigas variou enormemente, de 0,05 g (*Hyeronima alchorneoides* e *Tetrorchidium rubrivenium*, Euphorbiaceae) a 29,5 g (*Astrocaryum aculeatissimum*, Arecaceae) (Apêndice 2). Alguns diásporos foram explorados somente depois de terem sido abertos pelos dispersores primários, permitindo assim que as formigas acessassem as porções carnosas (Apêndice 1).

O número de interações formiga-diásporo registradas mensalmente variou de 0 a 113 ($36,9 \pm 2,7$ interações/mês). Nenhum padrão sazonal de uso de diásporos caídos pelas formigas ficou evidente. Meses com baixo número de interações registradas foram seguidos por meses ricos em interações e vice-versa (Figura 1). O número mensal de interações não esteve significativamente correlacionado nem com a pluviosidade ($r = 0,31$, $N = 23$, $P = 0,14$), nem com a temperatura média ($r = 0,28$, $N = 22$, $P = 0,20$) mensais. Ao contrário, o número mensal de espécies de formigas registradas nas interações esteve correlacionado tanto com a pluviosidade ($r = 0,54$, $N = 23$, $P = 0,008$) quanto com a

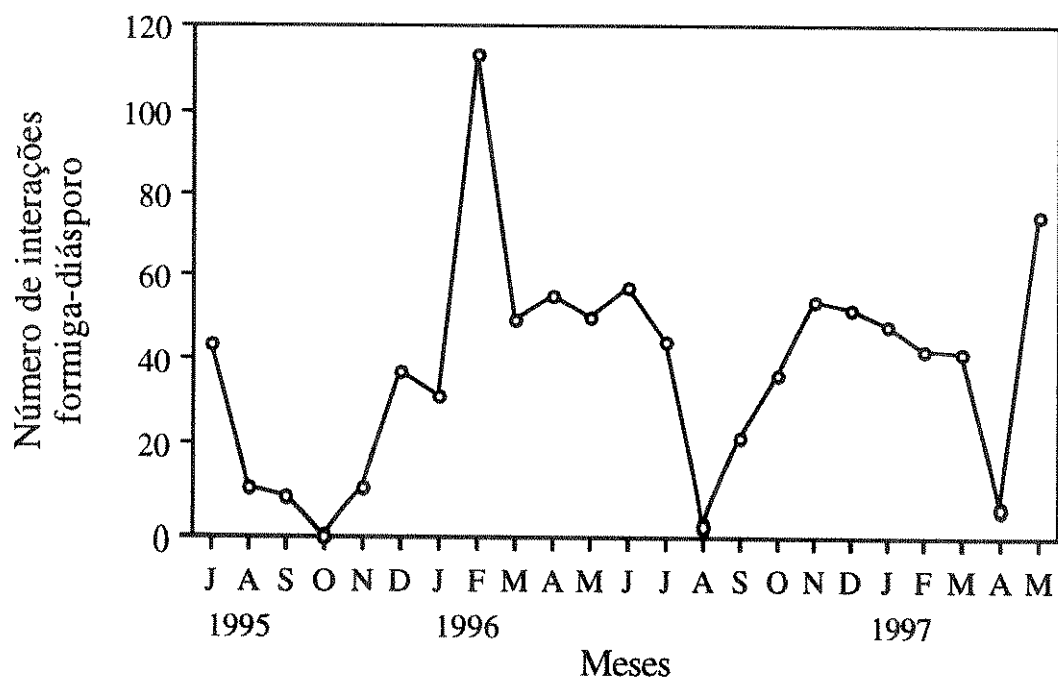


Figura 1. Número de interações formiga-diásporo registradas ao longo do transecto de 5 km percorrido mensalmente.

temperatura média ($r = 0,46$, $N = 22$, $P = 0,03$) mensais. No máximo 11 espécies de formigas foram registradas durante os meses menos úmidos e mais frios (abril a agosto), enquanto até 19 espécies foram observadas explorando diásporos nos meses mais quentes e chuvosos do ano (setembro a março).

O efeito da composição química dos diásporos na atração de formigas

O conteúdo lipídico, protéico e de carboidratos da polpa ou arilo dos 26 diásporos testados nos transectos estão listados na Tabela 2. Os lipídios, presentes em maior quantidade nos arilos ($58,1 \pm 33,4$ % do peso seco, $N = 5$) que nas polpas ($8,2 \pm 7,4$ % do peso seco, $N = 21$), formam o grupo mais interespecificamente variável (coeficiente de variação = 140,4 %; Tabela 2). O conteúdo lipídico da polpa ou arilo do diásporo esteve positiva e significativamente associado ao número de espécies de formigas atraídas ($r = 0,50$, $N = 26$, $P = 0,01$). Ao contrário, correlação negativa e significativa foi verificada para carboidratos ($r = -0,48$, $N = 23$, $P = 0,02$), enquanto nenhuma correlação foi detectada para proteínas ($r = 0,28$, $N = 26$, $P = 0,16$).

DISCUSSÃO

Vários autores observaram formigas removendo diásporos não-mirmecocóricos no chão de florestas tropicais e sugeriram que as formigas poderiam exercer algum papel importante no destino das sementes (Motta-Júnior e Lombardi 1990, Mandujano et al. 1994, Galetti e Stotz 1996). No entanto, este é o primeiro estudo a documentar de maneira sistemática o uso deste recurso alimentar por uma comunidade de formigas no chão de uma floresta tropical. Rico-Gray (1993) registrou, entre vários outros recursos oferecidos pelas plantas, o uso de diásporos caídos pelas formigas em uma área de clima seco (que incluía

Tabela 2. Número de espécies de formigas atraídas pelos diásporos analisados quimicamente, e composição química das polpas e arilos analisados. As espécies de plantas marcadas com um asterisco possuem diásporos arilados.

Famílias/espécies	Número de espécies de formigas atraídas	Porcentagem do peso seco			
		Lipídios	Proteínas	Carb. ^a	Cinzas
Annonaceae					
<i>Rollinia sericea</i>	13	9,0	6,3	78,7	6,0
Cecropiaceae					
<i>Pourouma guianensis</i>	10	1,8	7,5	85,5	5,1
Celastraceae					
<i>Maytenus robusta</i> *	5	1,1	5,0	92,2	1,7
Clusiaceae					
<i>Garcinia gardneriana</i>	8	5,0	5,0	86,6	3,4
Euphorbiaceae					
<i>Alchornea glandulosa</i> *	10	68,4	7,6	21,7	2,4
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	6	7,9	6,3	—	—
Lauraceae					
<i>Cryptocarya moschata</i>	8	4,2	8,0	84,0	3,8
Meliaceae					
<i>Cabralea canjerana</i> *	16	70,8	10,3	16,5	2,3
Myristicaceae					
<i>Virola gardneri</i> *	11	88,8	4,9	5,3	1,0
<i>Virola oleifera</i> *	13	61,8	4,6	32,1	1,4
Myrtaceae					
<i>Campomanesia</i> cf. <i>xanthocarpa</i>	7	1,6	8,6	—	—
<i>Eugenia melanogyna</i>	8	2,5	4,7	88,1	4,6
<i>Eugenia multicostata</i>	6	3,5	9,7	—	—
<i>Eugenia oblongata</i>	4	18,7	9,1	67,4	4,7
<i>Eugenia stictosepala</i>	8	5,2	8,5	82,3	4,0

Tabela 2. (cont.)

Famílias/espécies	Número de espécies de formigas atraídas	Porcentagem do peso seco			
		Lípidos	Proteínas	Carb. ^a	Cinzas
<i>Eugenia</i> sp. 2	5	17,4	10,9	67,2	4,5
<i>Eugenia</i> sp. 5	12	3,7	12,2	80,7	3,3
<i>Gomidesia spectabilis</i>	5	5,6	6,1	84,2	4,1
<i>Myrceugenia reitzii</i>	9	8,0	8,5	77,4	6,0
Olacaceae					
<i>Heisteria silvianii</i>	16	29,7	12,8	52,4	5,1
Palmae					
<i>Euterpe edulis</i>	4	19,7	7,5	69,5	2,7
<i>Geonoma elegans</i>	5	2,2	4,9	—	—
Quiinaceae					
<i>Quiina glaziovii</i>	8	8,0	2,9	69,5	19,6
Sapotaceae					
<i>Pouteria venosa</i>	7	11,0	8,7	76,6	3,8
Verbenaceae					
<i>Citharexylum myrianthum</i>	11	6,3	6,8	82,7	4,1
<i>Vitex</i> sp.	6	1,1	4,1	—	—
Coefficiente de Variação (%)		140,4	34,5	38,6	84,3

^a Carb. = carboidratos totais (i.e., carboidratos solúveis + estruturais).

florestas, vegetação de dunas e manguezais) no México. Ao contrário do presente estudo em que mais de 30 interações, em média, foram observadas mensalmente ao longo de um transecto de 5 km, Rico-Gray raramente observou interações formiga-diásporo (veja também Rico-Gray et al. 1998). Esta diferença entre os dois estudos deve-se provavelmente a dois fatores não mutuamente exclusivos. Primeiro, ao contrário do estudo de Rico-Gray (1993), que procurou enfatizar a riqueza de recursos alimentares oferecidos às formigas pelas plantas, o presente estudo esteve exclusivamente direcionado para o encontro de formigas explorando diásporos. Segundo, interações formiga-diásporo devem ser mais comuns em florestas úmidas, como a que ocorre na área de estudo, do que em vegetações mais secas. As formigas são sensíveis às condições de umidade do ambiente em que vivem (Levings e Windsor 1984, Kaspari 1993a), e frequentemente têm sua abundância reduzida durante períodos secos prolongados (Levings e Windsor 1982). Além disso, a produção de diásporos carnosos (endozocóricos; veja van der Pijl 1982) em uma determinada área geralmente está positivamente correlacionada com a pluviosidade local (Jordano 1993). Comparadas com florestas úmidas, florestas secas tendem a ter uma maior proporção de plantas que produzem frutos secos (auto ou anemocóricos) que, por não possuírem partes carnosos, atraem um menor número de espécies de formigas. Estudando as interações entre formigas e diásporos de algumas espécies de *Calathea* (Marantaceae) na Estação Biológica La Selva e no Parque Nacional Corcovado, ambos na Costa Rica, Bello y Bello (1997) observou que estas interações eram mais frequentes na primeira área. Embora ambas as áreas recebam aproximadamente a mesma quantidade de chuvas anualmente, Corcovado apresenta uma estação seca mais prolongada e bem marcada que La Selva, o que pode ter

sido responsável pela diferença na frequência de interações observada por Bello y Bello (1997).

As interações formiga-diásporo não apenas foram comuns na área de estudo como também envolveram boa parte da comunidade de formigas que habitam o chão da floresta, além de algumas espécies arborícolas (e. g., *Linepithema* sp. 1, *Crematogaster* spp.). A ausência de espécies do gênero *Camponotus* e *Pseudomyrmex* da lista de formigas observadas explorando diásporos (Tabela 1) deve ser destacada, uma vez que ambos os gêneros são bem representados em florestas neotropicais (Wilson 1987) e, de fato, foram observados na área de estudo. No entanto, as espécies do gênero *Camponotus* parecem preferir se alimentar de néctar extra-floral e exsudatos de insetos da ordem Homoptera (“honeydew”; Oliveira e Brandão 1991, Del Claro e Oliveira 1998, Rico-Gray 1993, Rico-Gray et al. 1998), enquanto a maioria das espécies de *Pseudomyrmex* são arborícolas (Ward 1991) e, provavelmente, raramente descem ao chão para explorar diásporos caídos.

O padrão temporal de exploração de diásporos pelas formigas não esteve associado à pluviosidade ou temperatura média mensais. Três características da área de estudo e do sistema investigado podem ter mascarado a relação entre a exploração de diásporos pelas formigas e os fatores abióticos analisados. Primeiro, o uso constante de diásporos, independentemente da época do ano, por *Pheidole* sp. 7, a formiga mais abundante no chão da área de estudo. Segundo, a frutificação maciça e esporádica de algumas plantas que produzem diásporos especialmente atrativos para as formigas (e. g., *Garcinia gardneriana* em fevereiro de 1996 e *Posoqueria latifolia* em maio de 1997; veja Figura 1). Assim que se tornam disponíveis, esses diásporos são explorados pelas formigas independentemente da época do ano. Terceiro, a área de estudo não apresenta uma estação seca propriamente dita (i. e., dois ou mais meses com precipitação < 60 mm, van Schaik et al. 1993), o que pode

ter sido responsável pela relativa uniformidade na produção de frutos carnosos ao longo do ano (Frankie et al. 1974). Alguns estudos demonstraram que a produção de frutos carnosos em florestas neotropicais diminui durante períodos secos prolongados (Frankie et al. 1974, Foster 1982). Um levantamento fenológico conduzido simultaneamente a este estudo e que envolveu aproximadamente 115 espécies (380 indivíduos) de plantas zoocóricas revelou um padrão de frutificação contínuo para a área de estudo (L. P. C. Morellato e V. Zipparro, dados não publicados). Com diásporos disponíveis ao longo de todo o ano, as formigas podem explorá-los sem grandes interrupções. No entanto, a abundância de formigas no chão da floresta é determinada, ao menos em parte, pelas condições climáticas vigentes (Levings e Windsor 1982). Na área de estudo, por exemplo, pode-se afirmar que diásporos que caem das árvores em períodos que combinam altas temperaturas e chuvas frequentes estão sujeitos a serem explorados por um maior número de espécies de formigas do que aqueles que chegam ao chão da floresta em outros períodos do ano.

Embora as formigas tenham explorado os diásporos de maneira oportunística à medida que eles tornaram-se disponíveis no chão da floresta, diásporos ricos em lipídios atraíram um maior número de espécies de formigas que diásporos pobres em lipídios. Esta relação entre o conteúdo lipídico do diásporo e a exploração por formigas poderia ter sido alterada pelo período do ano em que os diásporos foram testados nos transectos que, como visto anteriormente, influencia o número de espécies de formigas atraídas. No entanto, apenas 8 das 26 espécies de diásporos foram testadas no período potencialmente “pobre” em formigas (i. e., abril a agosto) e, portanto, o período do ano não deve ter influenciado o padrão observado. A importância de lipídios na interação formiga-diásporo tem sido explorada com frequência na literatura. Alguns estudos demonstraram experimentalmente que as formigas são especialmente atraídas por determinados lipídios, que podem servir

como nutrientes ou mediadores de certas respostas comportamentais (Marshall et al. 1979, Skidmore e Heithaus 1988, Brew et al. 1989). Os elaiossomos dos diásporos mirmecocóricos, por exemplo, são tipicamente ricos em lipídios (Beattie 1985). Além disso, diásporos não-mirmecocóricos ricos em lipídios foram observados atraindo um grande número de espécies de formigas na área de estudo (Pizo e Oliveira 1998). Uma vez que diferentes espécies de formigas tratam os diásporos de maneiras distintas (Horvitz e Beattie 1980, Hughes e Westoby 1992b), diásporos ricos em lipídios podem experimentar uma variedade de destinos diferentes (e. g., podem ser removidos para ninhos de formigas, terem a polpa ou arilo removidos, ou serem cobertos por terra; veja Pizo e Oliveira 1998), alguns deles eventualmente benéficos para o estabelecimento das sementes. A correlação negativa verificada entre a quantidade de carboidratos nos diásporos e o número de espécies de formigas por eles atraídas deve ser interpretada com cautela e, acredito, não está de fato relacionada com a seleção de diásporos pelas formigas. Os conteúdos lipídico e de carboidrato dos diásporos testados, e de muitos outros analisados quimicamente (Herrera 1987, Corlett 1996, veja apêndice em Jordano 1993), estão negativamente correlacionados ($r = -0,96$, $N = 23$, $P < 0,001$). Além disso, não há razões para supor que as formigas evitem diásporos ricos em carboidratos. Ao contrário, tem sido demonstrado que a seleção de sementes por formigas está positivamente associada à quantidade de carboidratos nas sementes (Kelrick et al. 1986). Assim, a correlação negativa verificada para carboidratos é antes uma consequência da “preferência” das formigas por diásporos ricos em lipídios do que um indício de que as formigas evitam diásporos ricos em carboidratos. De qualquer forma, não há dúvida que em uma escala crescente de

atratividade para as formigas, diásporos ricos em lipídios vêm primeiro do que aqueles ricos em carboidratos.

Em resumo, uma grande parte da comunidade de formigas que habitam o chão da floresta na área de estudo exploram diásporos caídos, ao menos ocasionalmente. A exploração destes diásporos pelas formigas ocorreu de maneira oportunística à medida que os diásporos tornaram-se disponíveis no chão da floresta. Como resultado, uma grande variedade de diásporos carnosos foram explorados e, especialmente os ricos em lipídios, atraíram várias espécies de formigas. Interações formiga-diásporo como as investigadas neste estudo devem ser especialmente comuns em florestas úmidas de baixada como a que ocorre na Base Saibadela, onde a diversidade de formigas (Olson 1994) está associada à abundância e constante disponibilidade de diásporos carnosos.

Apêndice 1. Os 68 diásporos explorados por formigas no chão da floresta do Parque Estadual Intervalles. A tabela reúne dados coletados durante o levantamento mensal das interações formiga-diásporo no transecto de 5 km, dados obtidos durante a investigação do efeito da composição química dos diásporos na atração de formigas, e registros esporádicos, não sistemáticos, de formigas explorando diásporos. As espécies de plantas marcadas com um asterisco não foram registradas no transecto de 5 km. As famílias e espécies de plantas estão listadas em ordem alfabética. Os números usados para designar as espécies de formigas são os mesmos da tabela 1.

Famílias/espécies	Espécies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
Annonaceae		
<i>Rollinia sericea</i>	1, 2, 5, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 21, 27, 29, 37	1
Araceae		
<i>Heteropsis oblongifolia</i>	15, 17	2
<i>Monstera adansonii</i>	12	1
<i>Philodendron corcovadensis</i>	1, 9, 11-14, 21, 29	8
<i>Philodendron appendiculatum</i> *	1, 8, 12, 15, 17, 21, 38	0
Arecaceae		
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> ^a	12	1
<i>Euterpe edulis</i>	14, 12-16, 18, 19, 21-25, 27, 30	168
<i>Geonoma elegans</i> *	12, 14, 15, 17, 21	0

Apêndice 1. (cont.)

Famílias/espécies	Espécies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
Bromeliaceae		
<i>Aechmea nudicaulis</i>	1, 2, 10-15, 17, 21	25
Burseraceae		
<i>Protium</i> sp.	1, 13, 15, 21, 39	9
Caesalpiniaceae		
<i>Copaifera trapezifolia</i>	12, 14, 15, 17, 21, 22, 29, 31, 36	14
Cecropiaceae		
<i>Cecropia glaziovii</i>	5, 8, 12, 14, 15, 21, 22, 31	1
<i>Pourouma guianensis</i>	2, 3, 13-16, 18, 22, 23, 30, 31, 32, 36, 39	6
Celastraceae		
<i>Maytenus aquifolium</i>	15	2
<i>Maytenus robusta</i>	12, 14, 15, 17, 21, 36	13
Chrysobalanaceae		
<i>Parinari excelsa</i>	1, 12, 14, 15, 17, 21, 22, 29, 36, 38	20
Clusiaceae		
<i>Clusia parviflora</i>	11, 12, 15, 21, 22	4
<i>Garcinia gardneriana</i> ^a	1-3, 5, 7, 8, 10-15, 17, 21-24, 26, 29, 30, 31, 35, 36, 38	137

Apêndice 1. (cont.)

Famílias/espécies	Espécies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
Commelinaceae		
<i>Dichorisandra</i> sp. *	1, 5, 7, 8, 11, 12, 14, 15, 21, 22, 27, 37, 38	0
Elaeocarpaceae		
<i>Sloanea guianensis</i>	14, 15, 21, 22, 24, 36	15
Euphorbiaceae		
<i>Alchornea glandulosa</i> *	1, 8, 9, 12, 14, 15, 17, 19-23, 28	0
<i>Alchornea triplinervia</i>	1, 8, 14, 15, 21, 24, 31	3
<i>Hyeronima alchorneoides</i> *	1, 2, 8, 12, 14, 15, 17, 19, 21, 22, 27, 29, 31, 38	0
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	11, 15, 21	3
Hippocrateaceae		
<i>Salacia</i> sp. ^a *	19, 24, 32, 34	0
Lauraceae		
<i>Cryptocarya moschata</i>	6, 11, 13, 15, 16, 18, 20, 22, 23, 25, 27, 30, 38, 39	41
Marcgraviaceae		
<i>Marcgravia polyantha</i>	12, 15	4
Melastomataceae		
<i>Clidemia blefarodes</i>	15	1

Apêndice 1. (cont.)

Famílias/espécies	Espécies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
Meliaceae		
<i>Cabralea canjerana</i>	1, 2, 5-15, 17, 21-24, 29, 36-38, 40, 41	3
<i>Guarea macrophylla</i> *	14	0
Menispermaceae		
<i>Abuta selloana</i> ^a	12, 14, 15, 24	2
Moraceae		
<i>Brosimum</i> sp.	2, 8, 12, 15, 29	2
<i>Ficus gomelleira</i> *	1, 15, 17, 24, 36	0
<i>Ficus</i> sp. 1	15, 19, 21, 23	7
<i>Ficus</i> sp. 2	21, 24	4
Myristicaceae		
<i>Virola gardneri</i>	1, 2, 7, 8, 12, 14, 15, 17, 19, 21, 24, 29, 37	11
<i>Virola oleifera</i>	1, 2, 5, 6, 8, 12-15, 17, 19-24, 29, 38	51
Myrtaceae		
<i>Campomanesia</i> cf. <i>xanthocarpa</i>	3, 13-16, 18-20, 22-25, 37	33
<i>Campomanesia</i> cf. <i>neriiflora</i>	12, 14, 15, 18, 21, 24, 35	10
<i>Eugenia cuprea</i>	5, 15	1

Apêndice 1. (cont.)

Famílias/espécies	Espécies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
<i>Eugenia melanogyna</i>	8, 11, 12, 14, 15, 17, 21, 29, 31	13
<i>Eugenia mosenii</i>	21	1
<i>Eugenia multicostata</i>	14, 15, 17, 21, 27, 28, 30, 36	9
<i>Eugenia oblongata</i>	12-15, 21, 22, 24, 31	8
<i>Eugenia stictosepala</i>	1, 2, 8, 9, 12, 14, 15, 17, 21, 22, 29, 30, 31, 35, 38	29
<i>Eugenia</i> sp. 1 *	21, 36	0
<i>Eugenia</i> sp. 2	12, 14, 15, 17, 19, 21	10
<i>Eugenia</i> sp. 3	12, 13, 15, 17, 19, 21, 24	12
<i>Eugenia</i> sp. 4	19	1
<i>Eugenia</i> sp. 5	1, 5, 8, 11, 12, 14, 15, 21, 24, 29, 31, 37, 38	14
<i>Gomidesia spectabilis</i> *	12, 14, 15, 17, 21	0
<i>Marlierea tomentosa</i>	14	1
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	12	1
<i>Myrceugenia reitzii</i>	1, 8, 12, 14, 15, 17, 21, 29, 31, 38	3
indeterminada 1	15	1
indeterminada 2	15	1

Apêndice 1. (cont.)

Famílias/especies	Especies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
Nyctaginaceae		
<i>Guapira opposita</i>	12, 15	2
Oleaceae		
<i>Heisteria silvianii</i>	1, 4, 7, 11-14, 16-20, 22, 23, 26, 28, 36, 37	24
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	10, 14, 16, 18, 20-22, 26, 30, 33, 37	26
Quinaceae		
<i>Quina glaziovii</i>	5, 7, 8, 12, 14, 15, 17, 21, 29, 38	8
Rubiaceae		
<i>Posoqueria latifolia</i> ^a	2, 5, 8, 12-17, 21, 24, 36, 38	40
<i>Psychotria suerella</i>	15, 21	4
Sapindaceae		
<i>Cupania oblongifolia</i>	8, 12, 14, 19, 21, 24,	5
Sapotaceae		
<i>Chrysophyllum viride</i>	14, 15, 17, 19, 21, 24, 29, 31, 35, 38	37
<i>Pouteria venosa</i>	14, 15, 21, 24, 27, 29, 31	3
Ulmaceae		
<i>Trema micrantha</i> *	2, 12, 14, 15, 17, 21, 35, 38	0

Apêndice 1. (cont.)

Famílias/espécies	Espécies de formigas	Número de interações com formigas no transecto de 5 km
Verbenaceae		
<i>Citharexylum myrianthum</i>	1, 2, 6, 9, 13-16, 18, 22, 30-32, 36, 38-40	1
<i>Vitex</i> sp. *	12, 14, 15, 21, 29, 38	0

* Diáporos explorados pelas formigas somente depois de terem sido abertos pelos dispersores primários, o que permitiu que as formigas acessassem as partes carnosas.

Apêndice 2. Hábito, período de frutificação, parte aproveitada pelas formigas e características morfológicas dos diásporos explorados por formigas no chão da floresta no Parque Estadual Intervales. São apresentados os valores médios para as características morfológicas. Foram medidos e pesados um mínimo de 10 diásporos para cada uma das espécies representadas. As famílias e espécies de plantas estão listadas em ordem alfabética.

Família/Espécie	Hábito ^a	Período de frutificação	Parte aproveitada	Morfologia ^b		
				diâm. (mm)	comp. (mm)	Peso (g)
Annonaceae						
<i>Rollinia sericea</i>	A	fev-abr	polpa	32,9	34,4	20,0
Araceae						
<i>Heteropsis oblongifolia</i>	H	jan-mar	polpa	—	—	—
<i>Monstera adansonii</i>	H	set-out	polpa	—	—	—
<i>Philodendron corcovadensis</i>	H	dez-jan	polpa/sem.	—	—	—
<i>Philodendron appendiculatum</i>	H	jan-fev	polpa/sem.	—	—	—
Arecaceae						
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	A	nov-dez	polpa	35,5	56,2	29,5
<i>Euterpe edulis</i>	A	abr-set	polpa	14,2	13,5	1,7
<i>Geonoma elegans</i>	S	contínuo	polpa	9,0	9,9	0,5
Bromeliaceae						
<i>Aechmea nudicaulis</i>	E	dez-jan	polpa/sem.	6,6	15,6	0,2
Burseraceae						
<i>Protium</i> sp.	A	dez-jan	arilo	—	—	—
Caesalpinhiaceae						
<i>Copaifera trapezifolia</i>	A	jun-out	arilo	13,6	23,2	2,7
Cecropiaceae						
<i>Cecropia glaziovii</i>	A	jan-abr	polpa/sem			

Apêndice 2. (cont.)

Família/Espécie	Hábito ^a	Período de frutificação	Parte aproveitada	Morfologia ^b		
				diâm. (mm)	comp. (mm)	Peso (g)
<i>Pourouma guianensis</i>	A	jan-mar	polpa	18,4	16,9	3,3
Celastraceae						
<i>Maytenus aquifolium</i>	A	out-dez	arilo	6,7	8,9	2,7
<i>Maytenus robusta</i>	A	mai-jul	arilo	8,9	12,6	0,6
Chrysobalanaceae						
<i>Parinari excelsa</i>	A	out-dez	polpa	25,0	39,2	12,9
Clusiaceae						
<i>Clusia parviflora</i>	H	jan-mar	arilo	5,0	7,7	0,06
<i>Garcinia gardneriana</i>	A	fev-mar	polpa	28,2	35,5	13,7
Commelinaceae						
<i>Dichorisandra</i> sp.	S	mar	arilo	6,1	11,8	0,2
Elaeocarpaceae						
<i>Sloanea guianensis</i>	A	nov-jan	arilo	7,5	12,7	0,4
Euphorbiaceae						
<i>Alchornea glandulosa</i>	A	mai	arilo	5,4	5,3	0,1
<i>Alchornea triplinervia</i>	A	nov-jan	arilo	5,5	4,7	0,1
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	A	mar-abr	polpa	5,0	4,2	0,05
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	A	dez-jan	arilo	4,4	5,3	0,05
Hippocrateaceae						
<i>Salacia</i> sp.	L	nov-dez	polpa	37,6	5,1	26,3
Lauraceae						
<i>Cryptocarya moschata</i>	A	mai-jul	polpa	19,4	23,4	4,6
Marcgraviaceae						
<i>Marcgravia polyantha</i>	E	mai-jun	polpa/sem.	10,1	9,3	0,4

Apêndice 2. (cont.)

Família/Espécie	Hábito ^a	Período de frutificação	Parte aproveitada	Morfologia ^b		
				diâm. (mm)	comp. (mm)	Peso (g)
Melastomataceae						
<i>Clidemia blefarodes</i>	L	mar	polpa/sem.	5,5	6,9	0,1
Meliaceae						
<i>Cabralea canjerana</i>	A	set-jan	arilo	11,2	18,0	1,0
<i>Guarea macrophylla</i>	A	ago	arilo	8,8	13,1	0,5
Menispermaceae						
<i>Abuta selloana</i>	L	abr-jul	polpa	17,1	32,0	5,7
Moraceae						
<i>Brosimum</i> sp.	H	contínuo	polpa	—	—	—
<i>Ficus gomelleira</i>	A	irregular	polpa	27,8	26,5	—
<i>Ficus</i> sp. 1	A	irregular	polpa	25,6	25,6	6,6
<i>Ficus</i> sp. 2	A	irregular	polpa	—	—	—
Myristicaceae						
<i>Virola gardneri</i>	A	set-jan	arilo	22,5	28,8	6,9
<i>Virola oleifera</i>	A	mai-nov	arilo	15,3	23,8	4,4
Myrtaceae						
<i>Campomanesia</i> cf. <i>xanthocarpa</i>	A	dez-fev	polpa	17,4	18,1	3,6
<i>Campomanesia</i> cf. <i>neriiflora</i>	A	fev-abr	polpa	26,0	33,3	15,5
<i>Eugenia cuprea</i>	A	mai-jan	polpa	—	—	—
<i>Eugenia melanogyna</i>	A	nov-dez	polpa	27,6	31,6	15,4
<i>Eugenia mosenii</i>	A	mai	polpa	15,8	25,1	3,9
<i>Eugenia multicostata</i>	A	mar-abr	polpa	30,1	27,1	10,0
<i>Eugenia oblongata</i>	A	set-nov	polpa	21,1	18,3	4,1
<i>Eugenia stictosepala</i>	A	abr-mai	polpa	18,3	31,1	5,8
<i>Eugenia</i> sp. 1	A	jun	polpa	13,4	27,1	3,0

Apêndice 2. (cont.)

Família/Espécie	Hábito ^a	Período de frutificação	Parte aproveitada	Morfologia ^b		
				diâm. (mm)	comp. (mm)	Peso (g)
<i>Eugenia</i> sp. 2	A	jul-set	polpa	14,8	11,9	1,4
<i>Eugenia</i> sp. 3	A	set	polpa	15,6	18,0	2,6
<i>Eugenia</i> sp. 4	A	out-dez	polpa	20,6	20,5	3,9
<i>Eugenia</i> sp. 5	A	dez	polpa	14,8	13,4	1,7
<i>Gomidesia spectabilis</i>	A	mai-set	polpa	11,4	11,7	0,9
<i>Marlierea tomentosa</i>	A	jun-set	polpa	—	—	—
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	A	mai-jul	polpa	—	—	—
<i>Myrceugenia reitzii</i>	A	fev-abr	polpa	16,0	19,0	2,7
indeterminada 1	A	ago	polpa	13,1	16,2	1,6
indeterminada 2	A	set	polpa	15,2	14,4	2,0
Nyctaginaceae						
<i>Guapira opposita</i>	A	set-nov	polpa	8,1	10,9	0,5
Olacaceae						
<i>Heisteria silvianii</i>	A	nov-jan	polpa	10,1	12,9	0,9
<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	A	out-nov	polpa	22,9	23,3	7,4
Quiinaceae						
<i>Quiina glaziovii</i>	A	jan-mar	polpa	16,2	20,3	3,4
Rubiaceae						
<i>Posoqueria latifolia</i>	A	abr-jun	polpa	35,9	49,1	9,2
<i>Psychotria suterella</i>	S	dez-abr	polpa	12,7	10,9	1,0
Sapindaceae						
<i>Cupania oblongifolia</i>	A	out-dez	arilo	10,7	17,3	1,2
Sapotaceae						
<i>Chrysophyllum viride</i>	A	fev-mai	polpa	20,0	16,8	4,0
<i>Pouteria venosa</i>	A	nov-fev	polpa	37,3	39,4	6,2

Apêndice 2. (cont.)

Família/Espécie	Hábito ^a	Período de frutificação	Parte aproveitada	Morfologia ^b		
				diâm. (mm)	comp. (mm)	Peso (g)
Ulmaceae						
<i>Trema micrantha</i>	A	mar-abr	polpa	—	—	—
Verbenaceae						
<i>Citharexylum myrianthum</i>	A	fev-mar	polpa	11,6	13,2	0,9
<i>Vitex</i> sp.	A	jan-abr	polpa	18,6	19,9	4,0

^a Hábito: A= árvore, E= epífita, H= hemiepífita, L= liana, S= arbusto de sub-bosque.

^b Morfologia: diâm. = diâmetro, comp. = comprimento.

CAPÍTULO 2

INFLUÊNCIA DO TAMANHO E CONTEÚDO LIPÍDICO DOS DIÁSPOROS NÃO-MIRMECOCÓRICOS NA INTERAÇÃO COM FORMIGAS

INTRODUÇÃO

Antes da maioria dos estudos que nos últimos anos investigaram as interações formiga-diásporo, Carroll e Janzen (1973) afirmaram que as sementes envolvidas por alguma estrutura rica em lipídios (“oily covering” no original) poderiam servir de alimento para quase todas as espécies de formiga. As formigas de fato dispersam diásporos que apresentam uma grande variedade de características, desde diásporos primariamente adaptados para a dispersão por formigas (mirmecocóricos; veja van der Pijl 1982), até diásporos adaptados para a dispersão por aves (ornitocóricos; Davidson e Morton 1984, O’Dowd e Gill 1986, Bello y Bello 1997, Pizo e Oliveira 1998). Plantas mirmecocóricas não são comuns em florestas tropicais (Mossop 1989) onde, entretanto, muitas interações envolvendo formigas e diásporos não-mirmecocóricos podem ocorrer devido à grande abundância de formigas (Hölldobler e Wilson 1990), e à grande quantidade de diásporos que tornam-se disponíveis para as formigas no chão da floresta (Jordano 1993; veja Capítulo 1). Vários autores observaram formigas explorando diásporos não-mirmecocóricos no chão de florestas tropicais (Motta Júnior e Lombardi 1990, Mandujano et al. 1994). Embora estes diásporos não possuam adaptações especiais para a dispersão por formigas, estudos mais detalhados revelaram que as formigas podem alterar o espectro de deposição de sementes produzido pelos dispersores primários (Roberts e Heithaus 1986),

afetar a dinâmica do banco de sementes (Levey e Byrne 1993), facilitar a germinação das sementes (Oliveira et al. 1995, Leal e Oliveira 1998, Pizo e Oliveira 1998) e promover o estabelecimento de plântulas de espécies não-mirmecocóricas (Farji Brener e Silva 1996).

As interações entre formigas e diásporos mirmecocóricos são influenciadas pelo tamanho do diásporo (Gorb e Gorb 1995, Mark e Olesen 1996) e pela presença do elaiossomo, uma estrutura rica em lipídios que recobre as sementes (Beattie 1985). Os diásporos mirmecocóricos geralmente são pequenos (frequentemente < 50 mg; veja Davidson e Morton 1981), o que facilita o transporte pelas formigas. Portanto, não considerando outros fatores, as formigas devem ser sensíveis às diferenças no tamanho dos diásporos e carregar diásporos pequenos mais facilmente que diásporos grandes (Kaspari 1996b, Leal e Oliveira 1998). Os diásporos não-mirmecocóricos com os quais as formigas interagem no chão de florestas tropicais apresentam enorme variação de tamanho e na quantidade de lipídios presentes na porção carnosa (polpa ou arilo) explorada pelas formigas (Capítulo 1). De que maneira as formigas respondem à variação interespecífica destas características e como estas respostas afetam o destino dos diásporos não-mirmecocóricos por elas explorados não foi investigado até o momento e é o tema deste capítulo.

Esta parte do estudo teve como objetivo responder às seguintes perguntas: (1) como as formigas respondem às variações de tamanho e conteúdo lipídico dos diásporos não-mirmecocóricos? e (2) como estas características influenciam o resultado das interações com formigas? Para responder a estas perguntas, seis espécies de árvores cujos diásporos diferem em tamanho e conteúdo lipídico foram selecionadas. Foram investigados o tempo necessário para as formigas descobrirem os diásporos no chão da floresta, o recrutamento das formigas aos mesmos e o padrão diário de exploração, limpeza, e remoção dos

diásporos pelas formigas. Com esta série de observações procurou-se cobrir todos os estágios da interação, desde o momento em que o diásporo não-mirmecocórico cai da árvore tornando-se disponível para as formigas no chão da floresta, até o momento em que ele é levado para o ninho das formigas. O destino dos diásporos no interior dos ninhos foi investigado com colônias de formigas cativas. Uma vez que dentre os lipídios os ácidos graxos são especialmente importantes para as interações formiga-diásporo (Beattie 1985, 1991, Hughes et al. 1994), a composição de ácidos graxos dos diásporos ricos em lipídios foi analisada e comparada com um elaiossomo típico, ou seja, com a porção carnosa de um diásporo adaptado para a dispersão por formigas.

Espécies de plantas estudadas

As seguintes espécies de plantas foram selecionadas para esta parte do estudo:

Virola oleifera (Myristicaceae), *Eugenia stictosepala* (Myrtaceae), *Cabralea canjerana* (Meliaceae), *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae), *Alchornea glandulosa* e *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae) (ao longo deste capítulo denominadas apenas pelos nomes dos gêneros). Os diásporos destas espécies foram usados porque (1) eles formam três classes de tamanho distintas que representam bem os tamanhos dos diásporos não-mirmecocóricos produzidos em florestas tropicais (Corlett 1996): os diásporos de *Virola* e *Eugenia* foram considerados grandes, os de *Cabralea* e *Citharexylum* médios, e os de *Alchornea* e *Hyeronima* pequenos (veja Tabela 1), e (2) em relação ao conteúdo lipídico da porção carnosa, eles encaixam-se em dois extremos: os arilos de *Virola*, *Cabralea* e *Alchornea* são ricos em lipídios, enquanto as polpas de *Eugenia*, *Citharexylum* e *Hyeronima* são pobres em lipídios (Tabela 1).

As seis espécies de plantas estudadas são comuns na área de estudo; suas densidades variam de 5,8 indivíduos[DAP > 5 cm]/ha para *Eugenia* a 21,1 indivíduos/ha para *Hyeronima* (densidade não disponível para *Citharexylum*; Almeida-Scabbia 1996). Com exceção de *Citharexylum* que ocorre em áreas de vegetação secundária e nas bordas da floresta, todas as outras espécies ocorrem na mata primária (“old-growth forest”, *sensu* Clark 1996). Os frutos de *Eugenia*, *Citharexylum* e *Hyeronima* são drupas contendo uma (*Eugenia* e *Hyeronima*) ou duas sementes (*Citharexylum*). Os frutos das outras espécies são cápsulas que se abrem para expor os diásporos, ou seja, sementes cobertas por arilos vermelhos (*Virola* e *Alchornea*) ou alaranjados (*Cabralea*). Os frutos de *Virola* têm sempre um único diásporo, enquanto os frutos de *Alchornea* e *Cabralea* podem conter até dois e seis diásporos, respectivamente. Todos os seis diásporos são dispersos por aves na Mata Atlântica (Galetti 1996, Galetti e Pizo 1996, Pizo 1997); entretanto, os diásporos de *Eugenia* são também dispersos por morcegos, enquanto os de *Hyeronima* servem de alimento para os macacos muriquis ou mono-carvoeiros (*Brachyteles aracnoides*) que frequentemente derrubam uma grande quantidade destes frutos enquanto se alimentam (obs. pes.). Os períodos de maturação dos frutos das seis espécies de plantas estudadas são apresentados na Tabela 1. Com exceção do estudo sobre o tratamento dado aos diásporos por colônias cativas, todas as outras atividades descritas neste capítulo foram feitas usando-se diásporos frescos durante o período de maturação dos frutos de cada espécie.

Tabela 1. Período de maturação, morfologia, e composição química dos seis diásporos estudados. Os valores referentes à morfologia correspondem a média $\pm$ desvio padrão. Um mínimo de 20 diásporos de cada espécie foram medidos e pesados.

Diásporo	Período de maturação	Morfologia ^a			% de água	Composição química ^b (% do peso seco)				
		comp. (mm)	larg. (mm)	peso total (g)		peso (g) da polpa/arilo	L	P	CT	C
Não-arilados										
<i>Hyeronima</i>	Mar-Abr	5,0 ± 0,2	4,2 ± 0,2	0,05 ± 0,01	85,6	0,03 ± 0,01	7,9	6,3	—	—
<i>Citharexylum</i>	Fev-Mar	13,2 ± 1,0	11,6 ± 1,1	0,9 ± 0,2	81,4	0,7 ± 0,2	6,3	6,8	82,7	4,1
<i>Eugenia</i>	Abr-Maio	31,1 ± 2,3	18,3 ± 1,5	5,8 ± 1,2	77,9	2,1 ± 1,0	5,2	8,5	85,5	0,8
Arilados										
<i>Alchornea</i>	Out-Nov	5,5 ± 0,4	5,3 ± 0,4	0,09 ± 0,01	43,3	0,03 ± 0,01	68,4	7,6	21,7	2,4
<i>Cabralea</i>	Set-Dez	18,1 ± 1,7	11,2 ± 1,0	0,9 ± 0,3	47,7	0,09 ± 0,02	70,8	10,3	16,5	2,3
<i>Virola</i>	Maió-Nov	23,7 ± 1,9	15,7 ± 1,2	3,5 ± 1,2	62,7	1,1 ± 0,5	61,8	4,6	32,1	1,4

^a Comp. = comprimento, larg. = largura.

^b L = lipídeos, P = proteínas, CT = carboidratos totais (i.e., carboidratos solúveis + estruturais), C = cinzas. Valores obtidos de acordo com os métodos descritos no Capítulo 1.

MÉTODOS

Recrutamento das formigas aos diásporos

O recrutamento das formigas aos diásporos foi investigado colocando-se os diásporos no chão da floresta e, depois de terem sido descobertos por alguma formiga, registrando-se o número de formigas recrutadas a intervalos de 1 min durante 15 min. Para isso, 20 diásporos de cada espécie foram dispostos em pontos aleatórios ao longo de um transecto estabelecido no interior da floresta. Os registros de recrutamento foram feitos entre 08:00 e 12:00, em dias diferentes para cada espécie de diásporo. Os diásporos foram observados individualmente sobre pequenos pedaços de papel absorvente branco (4 x 4 cm) usados para facilitar a visualização das formigas. Diásporos coespecíficos foram separados por distâncias superiores a 5 m que, dada a heterogeneidade na distribuição dos ninhos de formigas frequentemente observada no chão de florestas neotropicais (Kaspari 1993a), e o fato de que a maioria das formigas que forrageiam no chão destas florestas raramente vão além de 1 m de distância de seus ninhos (Levey e Byrne 1993, Byrne 1994), devem ter sido suficientes para garantir independência na descoberta dos diásporos por diferentes colônias da maioria das espécies de formigas atraídas pelos diásporos. Assim que o diásporo foi colocado sobre o substrato de papel, foram registrados o tempo necessário para a descoberta do mesmo pelas formigas e a primeira espécie de formiga a descobri-lo. Quando a primeira formiga a descobrir o diásporo era uma Ponerinae, não se considerava seu recrutamento, que era então registrado para a próxima espécie de Myrmicinae presente. Este procedimento foi adotado porque, ao contrário do sofisticado sistema de recrutamento em massa das Myrmicinae, as espécies de Ponerinae frequentemente recrutam apenas uma operária por vez (Hölldobler e Wilson 1990). Portanto, a inclusão dos poucos casos que envolveram Ponerinae (10 dos 120 diásporos observados; os demais foram primeiramente

descobertos por espécies de Myrmicinae dos gêneros *Pheidole* e *Solenopsis*), enfraqueceria as comparações de taxa de recrutamento entre os diásporos. Toda vez que ocorria alguma perturbação no recrutamento de uma espécie de formiga causada por outra espécie dominante, a observação era interrompida e um novo diásporo era colocado em outro ponto da floresta.

Censos (24h) das formigas atraídas pelos diásporos

A identidade e o número de formigas atraídas pelos diásporos no chão da floresta foram registrados em censos diurnos e noturnos durante 24 h. Cinquenta diásporos de cada espécie foram colocados ao longo de um transecto de 250 m estabelecido paralelamente a uma das trilhas que cortam a área de estudo, 1-2 m para o interior da floresta. Os diásporos, separados por 5 m uns dos outros, foram colocados sobre pequenos pedaços de papel absorvente branco (4 x 4 cm) para facilitar a visualização das formigas. Para evitar a remoção por roedores, cada diásporo foi protegido por uma gaiola recoberta por tela metálica (15 x 15 x 10 cm, malha de 1,5 cm). As gaiolas foram cobertas por plástico para evitar que as formigas fossem perturbadas por chuvas fracas ou moderadas. Nenhum censo foi conduzido durante chuvas fortes, contra as quais a proteção plástica era ineficiente. Os diásporos foram dispostos no transecto às 08:00 e visitados a intervalos de 4 h durante 24 h. Durante cada censo, os diásporos eram visitados sequencialmente registrando-se o número de formigas e as espécies presentes. O tempo necessário para as formigas removerem inteiramente as polpas e arilos foi também registrado.

Remoção dos diásporos por formigas e roedores

Para comparar a remoção dos diásporos por formigas e roedores, 200 diásporos de cada espécie foram colocados ao longo de dois transectos paralelos de 500 m estabelecidos em ambos os lados de uma das trilhas que cortam a área de estudo, 1-2 m para o interior da floresta. Cada transecto recebeu 100 diásporos separados uns dos outros por 5 m. Em um dos transectos, os diásporos foram protegidos por gaiolas recobertas por tela metálica (15 x 15 x 10 cm, malha de 1,5 cm) que permitiam o acesso às formigas mas evitavam a remoção por roedores. No outro transecto, os diásporos não receberam nenhuma proteção, permitindo assim que tanto formigas quanto roedores os removessem. Diásporos com gaiola e sem gaiola foram pareados ao longo dos dois transectos paralelos, de modo que a distância entre um par de diásporos (i. e., um diásporo com gaiola + um diásporo sem gaiola) era de pelo menos 2 m, enquanto pares consecutivos estiveram separados por 5 m. Os diásporos foram colocados nos transectos às 08:00 e o número de diásporos removidos em cada um dos dois tratamentos (com e sem gaiola) foi registrado depois de 24 h. Um diásporo foi considerado removido se não encontrado em uma área com 15 cm de raio em torno do ponto em que havia sido colocado no dia anterior. Uma vez que as aves são provavelmente as principais responsáveis pela derrubada dos diásporos estudados das árvores, e ainda que a atividade alimentar das aves frugívoras concentra-se nas primeiras horas da manhã (Howe 1977), o período em que os diásporos usados neste experimento estiveram disponíveis às formigas e roedores simulou a disponibilidade natural destes diásporos no chão da floresta.

Formigas transportando diásporos interceptadas durante as observações de recrutamento, os censos de 24 h, ou os experimentos de remoção acima descritos, foram

seguidas até que entrassem em seus ninhos ou desaparecessem sob a serapilheira, quando então a distância de deslocamento do diásporo era medida.

Tratamento dado aos diásporos por colônias de formigas cativas

Sete colônias de cinco das espécies de Ponerinae mais comuns na área de estudo (duas colônias de *Odontomachus affinis* e *O. meinerti*, e uma colônia de *Pachycondyla striata*, *O. chelifer* e *Ectatomma edentatum*) foram excavadas e coletadas na área de estudo. Com exceção de *P. striata*, todas as colônias foram coletadas com prole e rainha. As colônias foram mantidas em bandejas plásticas (30 x 20 cm) sob temperatura constante de 25° C. As bordas das bandejas foram pintadas com Fluon[®] para evitar que as formigas saíssem. Para o estabelecimento dos ninhos, dois ou três tubos de ensaio com água contida por algodão e cobertos por plástico vermelho foram colocados no centro das bandejas. As formigas foram alimentadas a cada dois dias com baratas (*Nauphoeta* sp.) e uma dieta sintética para formigas desenvolvida por Bhatkar e Whitcomb (1970). Esta dieta foi mantida mesmo durante o período em que os diásporos foram apresentados às colônias (veja abaixo).

Uma vez que os diásporos arilados foram mais removidos pelas formigas no chão da floresta do que os diásporos não-arilados, somente os primeiros foram oferecidos às colônias cativas. Entre abril e julho de 1997, depois de um período mínimo de dois meses de habituação ao cativeiro, diásporos congelados de *Virola*, *Cabralea* e *Alchornea* foram apresentados às colônias em laboratório. É importante ressaltar que o congelamento dos diásporos em geral não afeta a interação com formigas (veja Ruhren e Dudash 1996). Um diásporo de *Virola*, ou dois diásporos de *Cabralea* ou *Alchornea*, foram colocados a 10-15 cm da entrada dos ninhos e o tratamento a eles dispensados pelas formigas (i. e., se eram

ignorados, transportados para o ninhos ou para o “depósito de lixo”) foi acompanhado durante dois dias. O tempo de permanência dos diásporos no interior dos ninhos foi também registrado. As três espécies de diásporos foram usadas sequencialmente até que 20 diásporos de cada espécie tivessem sido apresentados às formigas.

Germinação

Para testar se a limpeza dos diásporos (i. e., remoção da polpa ou arilo) pelas formigas poderia ter algum efeito sobre a germinação das sementes, diásporos intactos (controle) e diásporos que tiveram suas polpas ou arilos manualmente removidos (tratamento) foram plantados em bandejas plásticas contendo vermiculita regularmente umedecida. Os dois tratamentos (diásporos intactos e diásporos limpos) foram mantidos em bandejas separadas na estufa da Universidade Estadual de Campinas. A protrusão da radícula, usada como evidência de germinação, foi verificada a intervalos de 15 dias até que as sementes apresentassem sinais claros de decomposição (veja Tabela 6). Uma vez que as formigas podem secretar substâncias fungicidas de suas glândulas metapleurais (Beattie et al. 1986), o que representa um benefício adicional para a germinação das sementes por elas manipuladas, a limpeza manual dos diásporos representa provavelmente uma simulação conservativa da limpeza de diásporos pelas formigas.

Composição de ácidos graxos dos arilos

Os ácidos graxos presentes nos arilos de *Virola*, *Cabralea* e *Alchornea* foram analisados na forma de ésteres metílicos através de cromatografia gasosa. Todas as análises foram feitas pela equipe da Dra. Lireny A. G. Gonçalves do Laboratório de Óleos e Gorduras da Faculdade de Engenharia de Alimentos da UNICAMP. Primeiramente, a

fração lipídica foi separada de amostras dos arilos segundo o método descrito por Bligh e Dyer (1959) e, a partir dela, obtiveram-se os ésteres metílicos segundo Hartman e Lago (1973). Tais ésteres foram então analisados em um cromatógrafo Perkin Elmer Sigma 3B equipado com coluna de 4,0 m x 1/8" Silar 10C. As áreas de pico que denotam a presença dos vários ácidos graxos foram identificadas por comparação com misturas padrões de ácidos graxos. Para comparar a composição de ácidos graxos dos arilos com a de um diásporo tipicamente mirmecocórico, elaiossomos de *Ricinus communis* (Euphorbiaceae), uma planta arbustiva diplocórica (Webster 1994) muito comum nas áreas de vegetação secundária que margeiam a área de estudo, foram separados de sementes recém liberadas das plantas e analisados como acima descrito.

Análises estatísticas

Para testar o efeito do tamanho e do tipo de porção carnosa (polpa ou arilo) dos diásporos (variáveis independentes) sobre o tempo necessário para o descobrimento dos mesmos pelas formigas e o número de formigas recrutadas ao final do período de 15 min (variáveis dependentes), foi usada uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores desenvolvida segundo o procedimento GLM do SAS (SAS 1988). As duas variáveis dependentes foram transformadas em "log" e "log (n+1)", respectivamente, para obter uniformidade de variâncias. O teste de Kolmogorov-Smirnov foi usado para comparar as taxas de recrutamento de formigas entre os diásporos de tamanhos semelhantes, e também para comparar a taxa de germinação de sementes entre os diásporos intactos e limpos de *Eugenia*. Testes não paramétricos (correlação ranqueada de Spearman [r_s] e teste de Mann-Whitney [U]) foram usados toda vez que a distribuição dos dados desviava-se de

uma distribuição normal. A correção de Yates foi usada para todos os testes de qui-quadrado (Zar 1984).

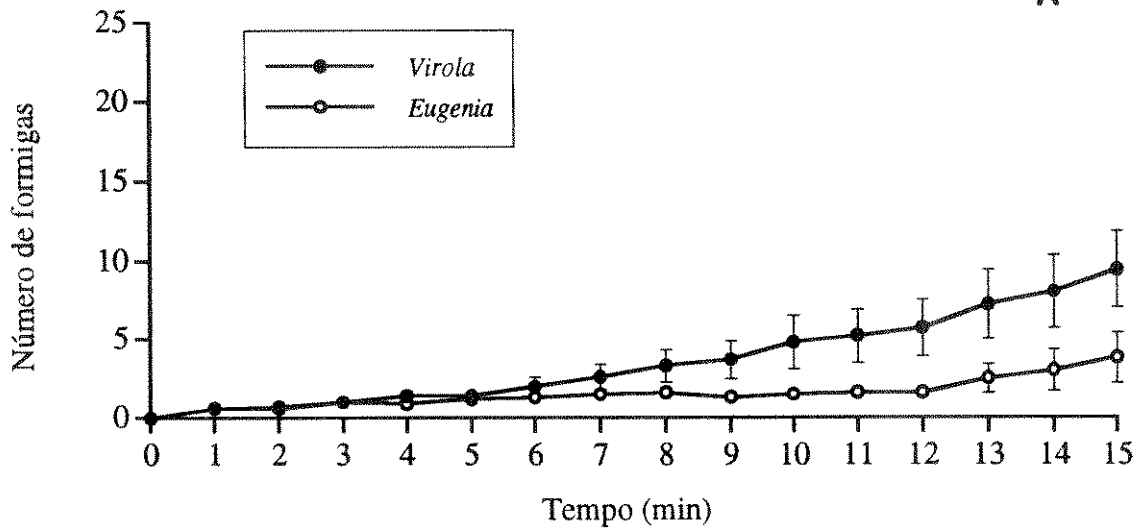
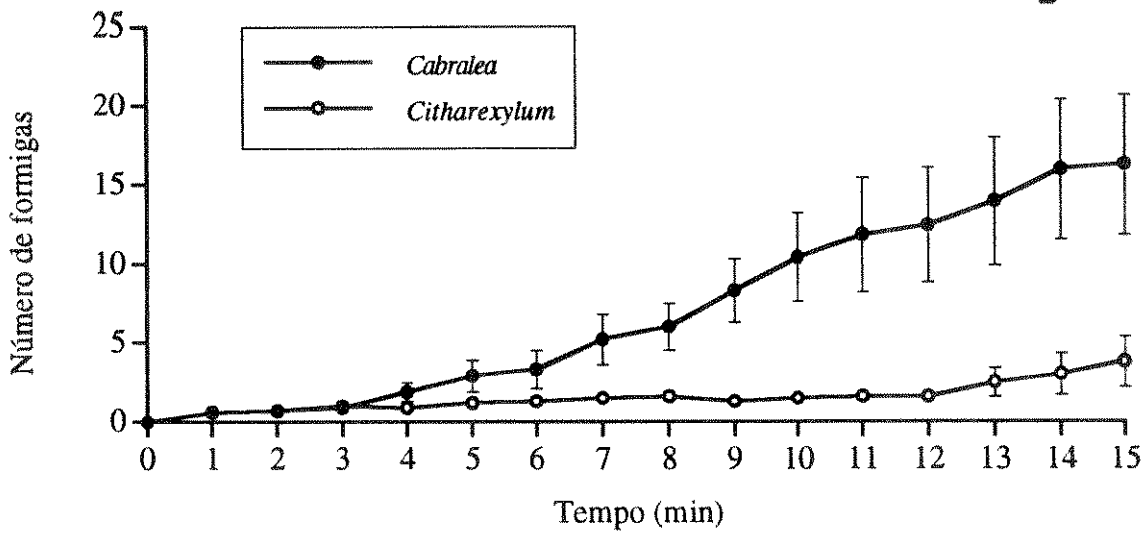
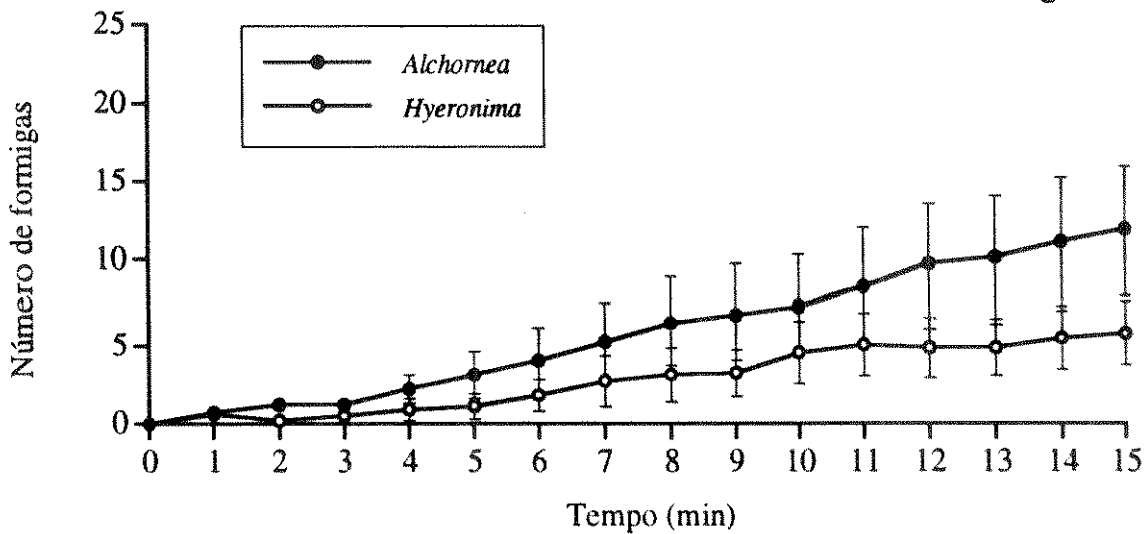
RESULTADOS

Recrutamento das formigas aos diásporos

As formigas descobriram rapidamente os diásporos colocados no chão da floresta. Em média, a primeira formiga foi atraída aos diásporos em menos de 8 min. No entanto, houve grande variação interespecífica no tempo necessário para o descobrimento dos diásporos pelas formigas (amplitude 0,1-28,4 min), que não foi significativamente afetado nem pelo tamanho e tipo de porção carnosa (arilo ou polpa) dos diásporos, nem pela interação destes dois fatores (Tabela 2). Após terem sido descobertos pelas formigas, entretanto, a taxa de recrutamento diferiu entre diásporos arilados e não-arilados de todas as classes de tamanho com exceção dos diásporos pequenos (Figura 1). Ao final do período de 15 min de recrutamento, havia significativamente mais formigas nos diásporos arilados que nos diásporos não-arilados de tamanho semelhante ($12,5 \pm 16,6$ vs. $5,0 \pm 7,9$ formigas, respectivamente; veja Tabela 2). O tamanho dos diásporos e a interação entre tamanho e tipo de porção carnosa não afetou significativamente o número de formigas presentes nos diásporos ao final do período de recrutamento (Tabela 2).

Tabela 2. ANOVA de dois fatores empregada para testar os efeitos do tamanho e tipo de porção carnosa (polpa ou arilo) dos diásporos sobre o tempo necessário para as formigas os descobrirem e o número de formigas presentes nos diásporos ao final do período de recrutamento (15 min). O tempo de descoberta e o número de formigas foram transformados em $\log$ e $\log(n+1)$, respectivamente.

Efeitos	gl	Tempo de descoberta			Número de formigas		
		Quadrado médio	F	P	Quadrado médio	F	P
Modelo	5	0,203	0,86	0,51	0,563	1,94	0,09
Tamanho	2	0,302	1,27	0,28	0,065	0,22	0,80
Porção carnosa	1	0,051	0,22	0,64	2,390	8,25	0,004
Tamanho x porção carnosa	2	0,181	0,76	0,46	0,147	0,51	0,60
Erro	114	0,237			0,290		

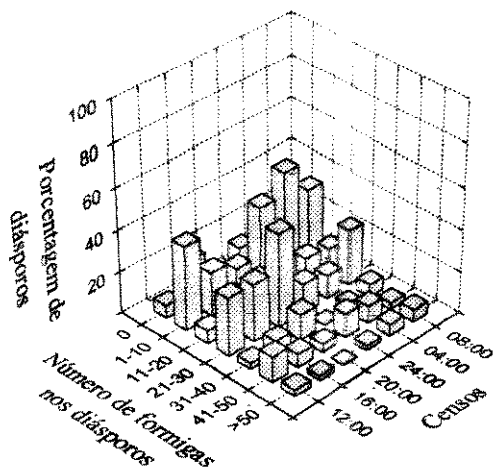
A**B****C**

Censos das formigas atraídas pelos diásporos

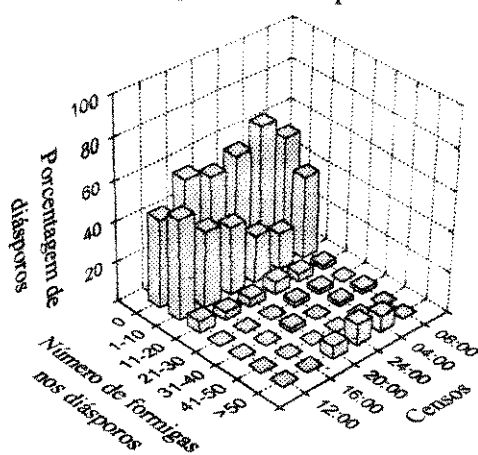
No geral, os diásporos arilados atraíram mais formigas que os diásporos não-arilados de tamanhos semelhantes (Figura 2). As formigas não somente estiveram presentes em grande número nos diásporos arilados, mas também o fizeram durante todo o período de duração dos censos, durante o qual retiravam paulatinamente porções dos arilos. O grande número de formigas (> 50 indivíduos) registrado em alguns diásporos de *Eugenia* durante os censos noturnos deveu-se à presença da formiga cortadeira *Acrocormymex subterraneus* de hábitos noturnos. Os diásporos de *Cabranea* foram constantemente explorados por um grande número de formigas (> 50 indivíduos; Figura 2), especialmente *Pheidole* sp. 7, *Solenopsis* sp. 5 e *Linepithema* sp. 1 (veja também Tabela 3). Ao final dos censos, 100 % dos diásporos arilados de *Virola* e *Cabranea*, e 96 % de *Alchornea*, haviam sido explorados por formigas. Para os diásporos não-arilados de *Eugenia*, *Citharexylum* e *Hyeronima* as porcentagens de diásporos explorados foram 88 %, 86 % e 74 %, respectivamente (Tabela 3).

A Tabela 3 apresenta as espécies de formigas registradas durante os censos. Formigas Myrmicinae dos gêneros *Pheidole* e *Solenopsis* foram as mais comumente registradas nos diásporos. O número de espécies de formigas atraídas pelos diásporos variou de 7 em *Alchornea* a 17 em *Cabranea* e *Citharexylum*. No entanto, algumas espécies podem ter passado despercebidas nos pequenos diásporos de *Alchornea* e *Hyeronima* porque muitos destes diásporos foram removidos pelas formigas antes do primeiro censo (34 % e 22 %, respectivamente). Enquanto alguns diásporos individuais não atraíram nenhuma formiga durante todo o censo, outros foram explorados por até cinco espécies. Em um caso extremo, quatro espécies de formigas exploraram simultaneamente um único diásporo de *Cabranea*. Formigas da sub-família Ponerinae e da tribo Attini (sub-família Myrmicinae) diferiram na

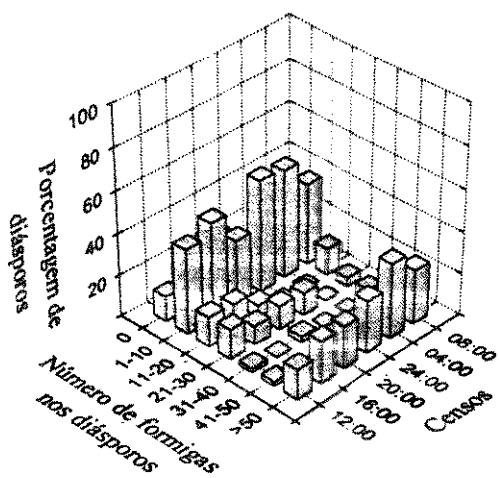
Virola oleifera



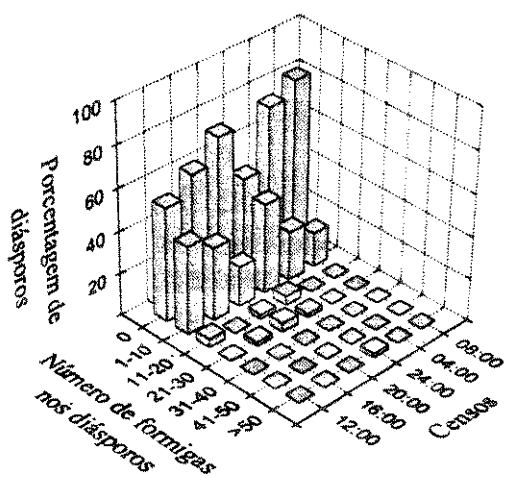
Eugenia stictosepala



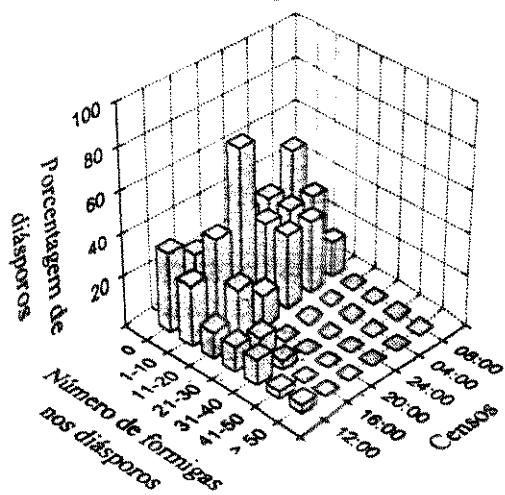
Cabralea canjerana



Citharexylum myrianthum



Alchornea glandulosa



Hyeronima alchorneoides

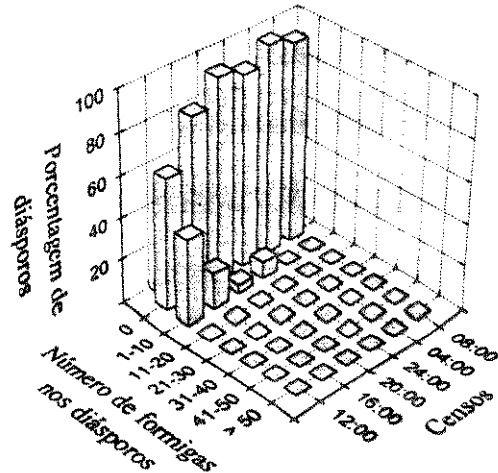


Tabela 3. Número de diásporos arilados (*Alchornea glandulosa*, Ag; *Cabralea canjerana*, Cc; *Virola oleifera*, Vo) e não-arilados (*Hyeronima alchorneoides*, Ha; *Citharexylum myrianthum*, Cm; *Eugenia stictosepala*, Es) explorados pelas diferentes espécies de formigas durante os censos de 24 h. Cinquenta diásporos de cada espécie foram usados nos censos. Dentro de cada sub-família, as espécies de formigas estão ordenadas em ordem alfabética.

Formigas	Arilados			Não-arilados		
	Ag	Cc	Vo	Ha	Cm	Es
Ponerinae						
<i>Ectatomma edentatum</i>	0	1	2	0	1	0
<i>Gnamptogenys</i> sp.	0	1	1	0	1	2
<i>Odontomachus chelifer</i>	0	3	2	0	1	0
<i>Odontomachus affinis</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Odontomachus meinerti</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pachycondyla striata</i>	0	19	13	0	4	0
Myrmicinae						
<i>Crematogaster</i> sp. 1	0	1	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> sp. 1	3	6	30	3	3	11
<i>Pheidole</i> sp. 2	0	3	4	0	3	0
<i>Pheidole</i> sp. 3	3	6	7	3	7	7
<i>Pheidole</i> sp. 7	12	20	17	7	13	20
<i>Pheidole</i> sp. 9	1	8	1	0	2	1
<i>Pheidole</i> sp. 11	0	0	1	1	0	0
<i>Solenopsis</i> sp. 1	5	8	6	4	5	2
<i>Solenopsis</i> sp. 2	1	3	1	0	1	1
<i>Solenopsis</i> sp. 4	0	1	0	0	0	0
<i>Solenopsis</i> sp. 5	3	10	14	0	0	1

Tabela 3. (cont.)

Formigas	Arilados			Não-arilados		
	Ag	Cc	Vo	Ha	Cm	Es
Myrmicinae - Attini						
<i>Acromyrmex</i>						
<i>subterraneus</i>	0	0	5	0	6	9
<i>Acromyrmex</i> sp. 1	0	0	0	0	2	0
<i>Acromyrmex</i> sp. 2	0	0	0	0	2	3
<i>Cyphomyrmex</i> sp.	0	0	0	0	8	1
Formicinae						
<i>Brachymyrmex</i> sp.	0	0	4	1	6	5
Dolichoderinae						
<i>Linepithema</i> sp. 1	0	1	0	0	1	0
Total de espécies de formigas	7	17	16	6	17	12
Número de diásporos que atraíram formigas	48	50	50	37	43	44

proporção de diásporos arilados e não-arilados explorados. As Ponerinae foram mais frequentemente registradas em *Virola* e *Cabralea*, enquanto as Attini foram mais comuns em *Eugenia* e *Citharexylum* (Figura 3). Como os diásporos pequenos de *Alchornea* e *Hyeronima* foram rapidamente removidos pelas Ponerinae e Attini, impedindo assim o registro destas formigas, nenhuma conclusão pode ser tirada a respeito do uso de diásporos pequenos arilados e não-arilados por estes dois grupos de formigas.

As formigas foram rápidas na limpeza dos diásporos. O tempo mediano necessário para a remoção total da polpa ou arilo variou de 8 h em *Alchornea* e *Citharexylum* a 15 h em *Virola* (Tabela 4). Estes valores devem ser tomados como uma estimativa grosseira devido à baixa precisão acarretada pelo intervalo relativamente longo de 4 h entre os censos, e ao fato de que os diásporos limpos em mais de 24 h não foram considerados. Estes dois fatores, entretanto, afetam de maneira oposta o tempo necessário para a limpeza dos diásporos e devem compensar um ao outro. Nenhuma associação foi encontrada entre a quantidade de polpa ou arilo e o tempo médio necessário para a limpeza completa dos diásporos pelas formigas ($r_s = 0,60$, $N = 6$, $P > 0,20$). Esta ausência de correlação provavelmente é o resultado da variedade de espécies de formigas consideradas, muitas das quais exibem diferenças marcantes em relação ao tempo necessário para a limpeza completa dos diásporos. Indivíduos de *Pachycondyla striata* (Ponerinae), a maior espécie registrada nos diásporos (comprimento do corpo 12 mm), por exemplo, removeram os arilos de alguns diásporos de *Cabralea* em menos de 8 h, enquanto as pequenas Myrmicinae (e. g., *Pheidole* sp. 7, comprimento do corpo 2 mm) levaram mais de 24 h para limpar completamente estes diásporos. A fim de eliminar esta variação interespecífica, foram comparados os tempos necessários para *P. striata* remover inteiramente os arilos de *Virola* e *Cabralea*, os únicos diásporos para os quais dados suficientes foram obtidos. Em consequência da maior quantidade de arilo presente nos

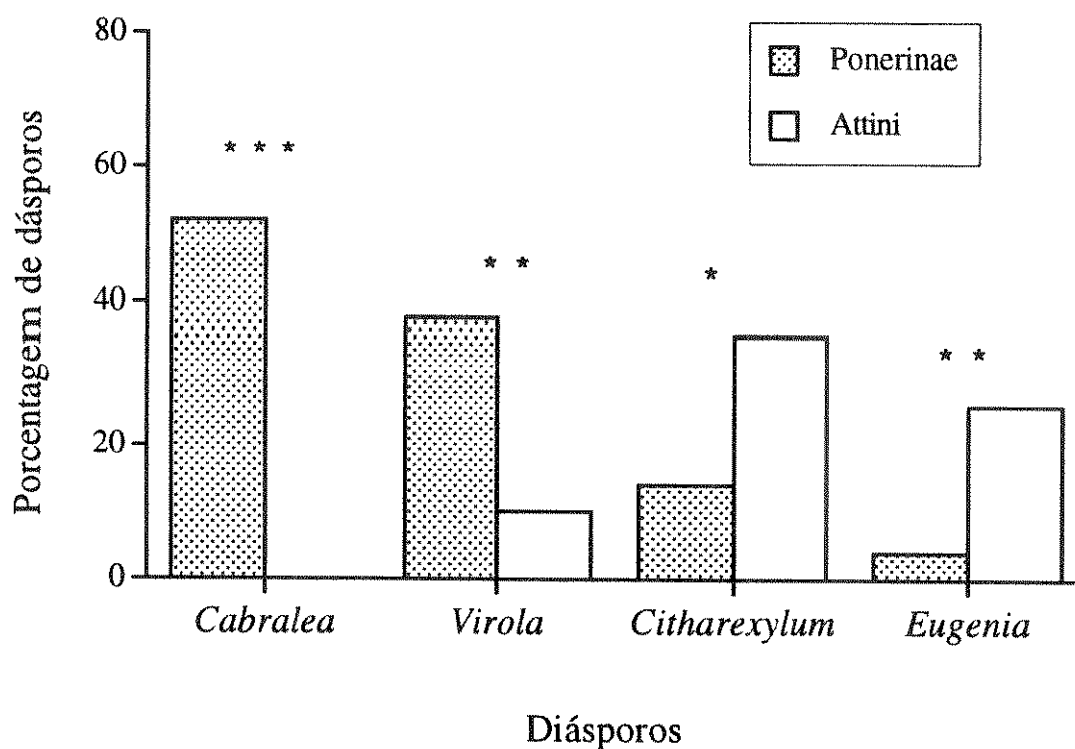


Figura 3. Porcentagem dos diásporos de *Cabralea canjerana*, *Virola oleifera*, *Citharexylum myrianthum*, e *Eugenia stictosepala* explorados por formigas Ponerinae e Attini durante os censos. Os diásporos das primeiras duas espécies são arilados e ricos em lipídeos, enquanto as duas últimas não possuem arilo e são relativamente pobres em lipídeos. Nível de significância dos testes de qui-quadrado com correção de Yates: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Tabela 4. Tempo necessário para a completa remoção da polpa ou arilo, e distância de deslocamento dos diásporos arilados (*Virola oleifera*, *Cabralea canjerana*, *Alchornea glandulosa*) e não-arilados (*Eugenia stictosepala*, *Citharexylum myrianthum*, *Hyeronima alchorneoides*) divididos em três classes de tamanho.

Diásporos	Tempo para a remoção completa da polpa ou arilo (h)		Distância de deslocamento (m)	
	mediana (N)	amplitude	média ± dp (N)	amplitude
Pequenos				
<i>Alchornea</i>	8,0 (7)	8-24	0,76 ± 1,45 (16)	0,06-5,20
<i>Hyeronima</i> ^a	—	—	4,73 ± 10,44 (12)	0,01-29,00
Médios				
<i>Cabralea</i>	10,2 (17)	8-24	0,20 ± 0,30 (50)	0-1,80
<i>Citharexylum</i>	8,0 (3)	8	0,15 ± 0,16 (31)	0-0,73
Grandes				
<i>Virola</i>	15,0 (16)	4-24	0,03 ± 0,04 (14)	0-0,15
<i>Eugenia</i> ^b	12,0 (2)	12	—	—

^a Nenhum diásporo de *Hyeronima* teve a polpa completamente removida durante o período do censo (24 h).

^b As formigas nunca deslocaram diásporos de *Eugenia*.

diásporos de *Virola* (veja Tabela 1), *P. striata* gastou mais tempo limpando-os ($14,2 \pm 9,0$ h, $N = 12$) do que aos diásporos de *Cabralea* ($9,3 \pm 2,0$ h, $N = 9$; $U = 2,09$, $P = 0,03$).

Remoção dos diásporos por formigas e roedores

Diásporos pequenos e médios foram removidos em proporções significativamente maiores no tratamento sem gaiola do que no tratamento com gaiola, o que indica que tanto formigas quanto roedores os removeram (Figura 4). Com exceção de um diásporo protegido por gaiola, os roedores devem ter sido os responsáveis pela remoção de todos os outros diásporos de *Virola*. Surpreendentemente, somente um diásporo sem gaiola de *Eugenia* foi removido, indicando que estes diásporos podem não servir de alimento para os roedores, ao menos durante o período experimental. A remoção de diásporos com gaiola pelas formigas esteve negativamente correlacionada com o peso dos diásporos ($r_s = -0,93$, $N = 6$, $P < 0,05$). Enquanto as espécies de Ponerinae (e. g., *P. striata* e *Odontomachus* spp.) e Attini (e. g., *Acromyrmex* spp.) foram observadas transportando tanto diásporos pequenos quanto médios, as pequenas Myrmicinae (e. g., *Pheidole* sp 1 e *P. sp. 3*) foram capazes de deslocar apenas os diásporos pequenos. Como consequência, os diásporos pequenos (arilados e não-arilados em conjunto) foram mais removidos pelas formigas no tratamento com gaiola do que os diásporos médios ($\chi^2 = 59,34$, $P < 0,001$) que, por sua vez, foram removidos em maior número que os diásporos grandes ($\chi^2 = 73,53$, $P < 0,001$; Figura 4).

Uma correlação negativa significativa foi encontrada entre o peso dos diásporos (Tabela 1) e a distância média em que eles foram deslocados pelas formigas ($r_s = -0,94$, $N = 6$, $P = 0,02$; Tabela 3). Indivíduos de *P. striata* foram incapazes de transportar os diásporos grandes de *Virola* por mais de 15 cm, enquanto os diásporos pequenos de *Hyeronima* foram transportados por até 29 m pelas formigas cortadeiras *Acromyrmex* sp. 2 (Tabela 3). Quando

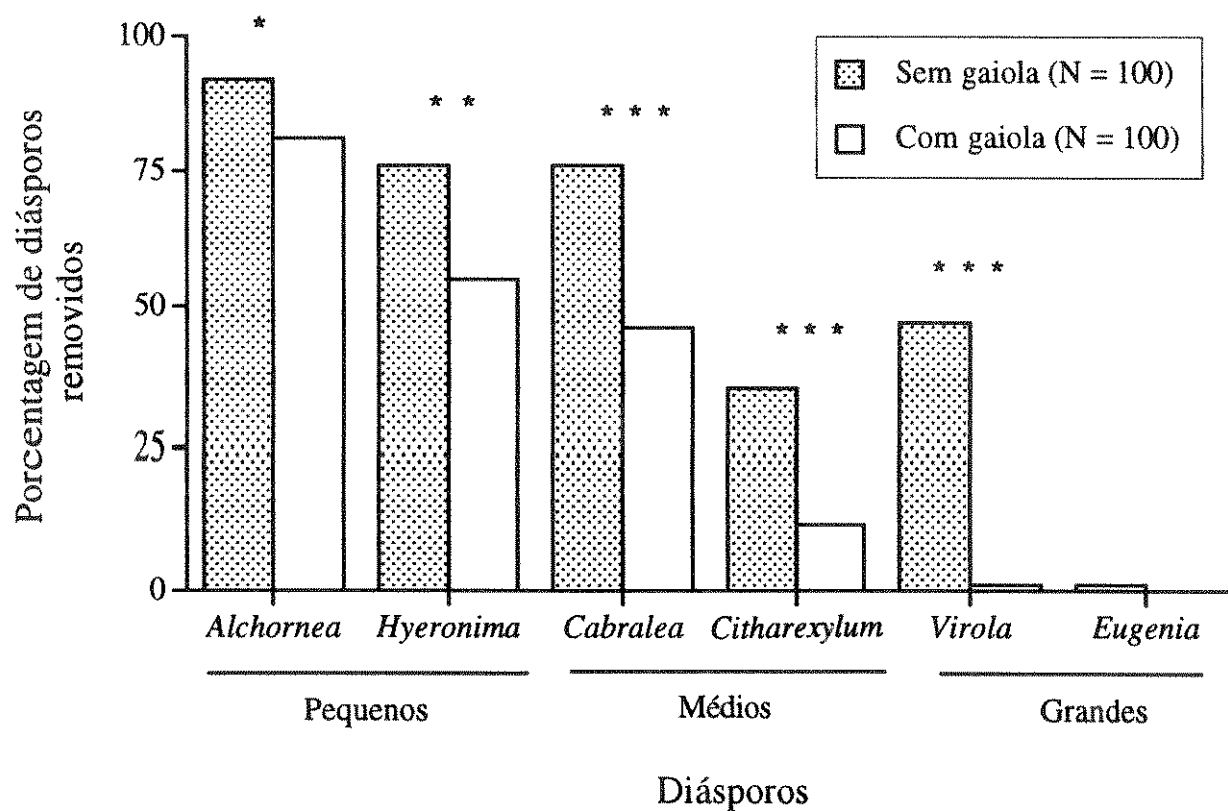


Figura 4. Porcentagem de diásporos removidos dos tratamento com e sem gaiola após 24 h. Diásporos pequenos, médios e grandes estão ordenados da esquerda para a direita no eixo horizontal. Nível de significância dos testes de qui-quadrado com correção de Yates: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

as formigas eram incapazes de transportar os diásporos para seus ninhos, elas removiam a polpa ou arilo no local onde os diásporos eram encontrados.

Tratamento dado aos diásporos por colônias de formigas cativas

Embora as formigas tenham invariavelmente inspecionado os diásporos colocados na área de forrageamento das colônias cativas, ocasionalmente transportando-os para os depósitos de lixo, apenas *P. striata* tratou os diásporos da mesma maneira como foi observado no campo. Estas formigas removeram os arilos dos diásporos de *Virola* e transportaram 25,5 % e 87,5 % dos diásporos de *Cabralea* e *Alchornea*, respectivamente, para o ninho (Tabela 5). O tempo de residência dos diásporos no interior do ninho foi em média $3,2 \pm 0,9$ dias para *Cabralea* (N = 4, amplitude 2-4 dias) e $4,4 \pm 1,6$ dias para *Alchornea* (N = 18, amplitude 3-9 dias). Os indivíduos de *P. striata* alimentaram-se dos arilos e depositaram sementes limpas e intactas nos depósitos de lixo localizados fora do ninho.

O comportamento das colônias cativas de *Odontomachus chelifer* e *Ectatomma edentatum* em relação aos diásporos (Tabela 5) diferiu marcadamente de seus comportamentos no campo, onde estas formigas foram observadas limpando os diásporos de *Virola* e *Cabralea*. Além disso, indivíduos de *O. chelifer* foram também observados transportando diásporos de *Cabralea* para os seus ninhos no campo.

Tabela 5. Destino dos diásporos de *Virola oleifera*, *Cabralea canjerana* e *Alchornea glandulosa* oferecidos às colônias de formigas cativas. Cada colônia recebeu 20 diásporos de cada espécie.

Formigas	Número de colônias	Tratamentos dados aos diásporos pelas formigas ^a														
		<i>Virola</i>					<i>Cabralea</i>					<i>Alchornea</i>				
		I	R	D	N		I	R	D	N		I	R	D	N	
<i>Pachycondyla striata</i>	1	18	2	0	0		16	0	0	4		1	0	1	18	
<i>Odontomachus chelifer</i>	1	20	0	0	0		18	0	2	0		2	0	18	0	
<i>Odontomachus affinis</i>	2	40	0	0	0		40	0	0	0		37	0	3	0	
<i>Odontomachus meinerti</i>	2	40	0	0	0		38	0	2	0		40	0	0	0	
<i>Ectatomma edentatum</i>	1	20	0	0	0		20	0	0	0		17	0	3	0	

^a Comportamento das formigas: I = somente inspecionaram os diásporos, sem deslocá-los ou remover os arilos; R = removeram porções dos arilos sem deslocar os diásporos; D = os diásporos foram deslocados por mais de 5 cm; N = os diásporos foram transportados para os ninhos.

Germinação

Com exceção de *Eugenia* e *Hyeronima*, a remoção da polpa ou arilo aumentou significativamente o sucesso de germinação das sementes (Tabela 6). Embora nenhuma diferença tenha sido encontrada entre o sucesso de germinação das sementes limpas e das sementes intactas de *Eugenia*, as primeiras germinaram mais rapidamente ($D_{\max} = 0,56$, $P < 0,005$). Para *Hyeronima*, por outro lado, as condições da estufa foram aparentemente inadequadas para promover a germinação uma vez que nenhuma semente germinou em nenhum dos dois tratamentos. Estas sementes provavelmente necessitam de escarificação e/ou um regime de luz diferente para germinarem.

Composição de ácidos graxos dos arilos

A composição de ácidos graxos dos arilos de *Virola*, *Cabralea* e *Alchornea* foi semelhante à do elaiossomo de *Ricinus communis* (Tabela 7), bem como à composição dos elaiossomos de outras doze espécies mirmecocóricas revisadas por Hughes et al. (1994). Embora o elaiossomo de *R. communis* apresente uma maior variedade de ácidos graxos que os arilos, os ácidos graxos não compartilhados por ambas as estruturas representam apenas uma pequena parte da composição total de ácidos graxos do elaiossomo. Os principais ácidos graxos presentes nos arilos são formados por cadeias insaturadas ou poliinsaturadas com 16 a 18 unidades de carbono. Os ácidos graxos mais abundantes encontrados nos arilos foram os ácidos oleico ($47,6 \pm 13,3$ %), palmítico ($25,1 \pm 2,7$ %), e linoleico ($20,0 \pm 9,8$ %), juntos perfazendo de 87 % a 96 % do total. As diferenças mais importantes entre os arilos dos três diásporos analisados foi a maior quantidade de ácido oleico no arilo de *Virola* que, ao contrário, apresentou a menor concentração de ácido linoleico. Por outro lado, o elaiossomo

Table 6. Experimentos de germinação com diásporos intactos (grupo controle, C) e limpos (grupo tratamento, T). Os diásporos limpos tiveram a polpa ou arilo removidos manualmente para simular a ação das formigas.

Diásporos	Duração do experimento (meses)	Número de diásporos		Sucesso de germinação (%)		P ^a
		C	T	C	T	
Não-arilados						
<i>Hyeronima</i>	5	100	100	0	0	—
<i>Citharexylum</i>	5	100	100	41,0	74,0	< 0,001
<i>Eugenia</i>	8	50	50	36,0	50,0	0,22
Arilados						
<i>Alchornea</i>	6	50	50	13,6	48,0	< 0,001
<i>Cabralea</i>	1	100	100	45,0	100	< 0,001
<i>Virola</i>	5	100	100	41,0	60,0	0,01

^a Teste qui-quadrado usando a correção de Yates.

Tabela 7. Composição de ácidos graxos (%) dos arilos de *Viola oleifera* (Myristicaceae), *Cabralea canjerana* (Meliaceae) e *Alchornea glandulosa* (Euphorbiaceae), e do elaiosomo de *Ricinus communis* (Euphorbiaceae). Os ácidos graxos estão designados pelo comprimento da cadeia de carbono: número de ligações duplas. Embaixo desta notação está o nome comum de cada ácido graxo.

Espécies	Ácidos graxos													
	12:0	14:0	14:1	16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3	20:0	22:0	22:1	24:0	
	laurico mirístico miristoleico palmítico palmitoleico esteárico oleico linoleico linolênico araquídico behênico linocético													
Elaiosomo														
<i>Ricinus communis</i>	0,17	0,27	0,20	25,05	1,84	11,87	35,96	19,86	2,08	0,96	0,83	0,52	0,21	
Arilos														
<i>Viola oleifera</i>	0	0,34	0	22,99	0,98	2,38	62,55	9,30	0,54	0	0	0	0,16	
<i>Cabralea canjerana</i>	0	0,02	0	24,27	1,52	2,01	43,30	28,68	0,14	0	0	0,01	0	
<i>Alchornea glandulosa</i>	0	0,26	0	28,21	1,71	7,07	37,07	22,08	2,25	0,64	0,15	0,21	0	

de *R. communis* apresentou uma maior quantidade de ácido esteárico do que os arilos analisados.

DISCUSSÃO

Fatores determinantes da interação entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos

É altamente improvável que qualquer diásporo que caia ao chão da floresta da área de estudo passe despercebido às formigas. Neste estudo, apenas 9,3 % dos diásporos usados nos censos (N = 300, todas as espécies combinadas) não foram explorados pelas formigas. Este valor, entretanto, deve ter sido superestimado porque somente seis amostragens foram feitas durante o período de 24 h dos censos, o que deixou os diásporos sem observação durante a maior parte do tempo. Formigas que forrageiam no chão são abundantes em florestas tropicais (Hölldobler e Wilson 1990, Byrne 1994), especialmente em florestas úmidas de baixa altitude (Olson 1994, Pizo e Oliveira 1998). Além disso, como mostrado no Capítulo 1, as formigas exploram uma grande variedade de diásporos. Uma vez que o diásporo tenha sido descoberto por uma formiga, o resultado da interação dependerá não somente do comportamento da formiga (Horvitz 1981, Hughes e Westoby 1992b, Pizo e Oliveira 1998), mas também das características do diásporo (Hughes e Westoby 1992a).

Neste capítulo, a importância do conteúdo lipídico dos diásporos na interação com formigas foi enfatizada. Esta ênfase decorreu não somente da observação de que diásporos ricos em lipídios atraem um maior número de espécies de formigas do que diásporos pobres em lipídios (Capítulo 1), mas também da constatação feita por outros autores de que os lipídios podem atuar como substâncias mediadoras da interação formiga-diásporo (Marshall et al. 1979, Skidmore e Heithaus 1988, Brew et al. 1989). Os lipídios são as substâncias

responsáveis pela atração das formigas aos elaiossomos de diásporos mirmecocóricos (Brew et al. 1989, Lanza et. al. 1992), e foram identificados como importante constituintes de outros alimentos explorados pelas formigas, tais como o néctar extrafloral e o exsudato produzido por insetos homópteros sugadores de plantas (“honeydew”; Forrest e Knights 1972, Beattie 1985, Koptur 1992). Portanto, não chega a ser surpreendente o fato de que as formigas tenham respondido de maneira diferente aos diásporos ricos (arilados) e pobres (não-arilados) em lipídios. Esta diferença se torna evidente tão logo o diásporo é descoberto por uma formiga no chão da floresta. O número de formigas recrutadas aos diásporos foi positivamente afetado pela presença de um arilo rico em lipídios. Além disso, a taxa de recrutamento de formigas foi maior para os diásporos médios e grandes arilados do que para seus correspondentes não-arilados. Embora o recrutamento das formigas possa ter sido influenciado por fatores que não foram controlados neste estudo (e. g., a distância dos diásporos aos ninhos), o grande número de formigas recrutadas aos diásporos e a maior taxa de recrutamento consistentemente observada para os diásporos arilados quando comparados aos não-arilados, são indicativos da importante influência exercida pelo conteúdo lipídico dos diásporos sobre o comportamento de forrageamento das formigas. O tamanho do diásporo, entretanto, também afeta este comportamento (Anderson e Ashton 1985, Gorb e Gorb 1995), e pode ter sido responsável pela similaridade nas taxas de recrutamento verificadas para os diásporos pequenos arilados e não-arilados. Por representarem uma menor fonte de alimento, diásporos pequenos provavelmente induzem um recrutamento menor e menos preciso do que diásporos grandes (veja Hölldobler e Wilson 1990).

A presença de um arilo rico em lipídios, o tamanho do diásporo, e a interação entre estes dois fatores não exerceram nenhum efeito significativo sobre o tempo necessário para os diásporos serem descobertos pelas formigas no chão da floresta. De fato, nenhuma

diferença neste parâmetro entre diásporos arilados e não-arilados era esperada uma vez que a detecção de presas pelas formigas é geralmente visual e não química (Hölldobler e Wilson 1990). De acordo com Gorb e Gorb (1995), o tamanho do diásporo é particularmente importante para que as formigas encontrem os diásporos. No entanto, o tempo necessário para que as formigas descubram os diásporos no campo é grandemente influenciado pela heterogeneidade no forrageamento das formigas, que cria no chão da floresta pontos “quentes” e “frios” para o descobrimento e deslocamento dos diásporos (Hughes e Westoby 1990, Kaspari 1996a). A grande variação intraespecífica verificada para todos os diásporos estudados no tempo de descobrimento pelas formigas corrobora esta hipótese e indica que um maior número de diásporos deveria ter sido usado para que possíveis diferenças neste parâmetro relacionadas ao tamanho dos diásporos pudessem ter sido detectadas.

A diferença entre diásporos arilados e não-arilados não se restringiu aos primeiros estágios da interação com formigas mas estendeu-se por todo o período durante o qual os diásporos permaneceram atrativos para as formigas. Em geral, os diásporos arilados atraíram um maior número de formigas e por um período de tempo mais longo que os diásporos não-arilados (Figura 2). Como resultado, era esperado que os diásporos arilados fossem limpos pelas formigas mais rapidamente que os diásporos não-arilados. No entanto, a relação entre a quantidade de polpa ou arilo presente nos diásporos e o tempo necessário para que as formigas os limpem completamente pode não ser diretamente proporcional porque a maneira como estes envoltórios estão aderidos às sementes difere entre os diásporos. O arilo de *Viola*, por exemplo, está frouxamente aderido à semente, enquanto em *Cabralea* o arilo envolve tão firmemente a semente que é difícil removê-lo completamente. Além disso, o tempo necessário para a limpeza dos diásporo depende da espécie de formiga envolvida. Os indivíduos das maiores espécies de Ponerinae e Attini retiram porções relativamente grandes

de polpa ou arilo de cada vez, enquanto as pequenas Myrmicine, embora mais numerosas, retiram apenas porções pequenas. Independentemente da espécie de formiga e da maneira como a semente está envolvida pela polpa ou arilo, entretanto, os diásporos frequentemente foram limpos em menos de 24 h o que traz importantes consequências para a germinação das sementes (veja abaixo). Oliveira et al. (1995) também observaram que em poucas horas de intensa atividade de limpeza, as pequenas *Mycocepurus goeldii* (Attini) podiam remover completamente a considerável quantidade de polpa que recobre as sementes de *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae).

O tamanho do diásporo é um fator chave para o seu transporte pelas formigas. Com exceção de algumas espécies de *Solenopsis* que apenas retiram líquidos da superfície dos diásporos, as formigas aparentemente transportam para os ninhos todos os diásporos abaixo de um certo limite de peso. Acima deste limite, as formigas removem a polpa ou arilo sem deslocar o diásporo do local onde ele foi encontrado. Obviamente o tamanho limite para o deslocamento dos diásporos varia de uma espécie de formiga para outra (Davidson 1977). As maiores espécies de Ponerinae (e. g., *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*) e Attini (e. g., *Acromyrmex subterraneus*), por exemplo, transportaram os diásporos médios e pequenos, mas não o fizeram com os diásporos grandes. De fato, o diásporo de *Cabralea*, que pesa 0,09 g, provavelmente está próximo do limite máximo de peso para estas formigas que demoram um longo tempo (> 8 h) deslocando-o pelo chão da floresta (Pizo e Oliveira 1998). Por outro lado, as pequenas Myrmicinae deslocaram apenas os diásporos pequenos e somente através da ação conjunta de vários indivíduos ("group retrieval" *sensu* Hölldobler e Wilson 1990). A distância de deslocamento dos pequenos diásporos de *Alchornea* e *Hyeronima* pelas grandes Ponerinae e Attini de um lado, e as pequenas Myrmicinae de outro, diferiu grandemente em escala. *Acromyrmex* sp. 2 (Attini), por exemplo, foi observada transportando

diásporos de *Hyeronima* por até 29 m. As pequenas Myrmicinae raramente forrageiam a distâncias superiores a 1 m de seus ninhos (Levey e Byrne 1993, Byrne 1994), e a maior distância de deslocamento registrada para estas formigas durante o presente estudo foi de 19 cm (veja também Horvitz e Schemske 1986a). Embora a distância máxima de deslocamento registrada para *P. striata*, a maior formiga e a espécie de Ponerinae mais abundante da área de estudo, tenha sido somente 78 cm, este valor representa provavelmente uma subestimativa porque ao pegarem um diásporo, estas formigas rapidamente desaparecem sob a serapilheira dificultando assim seu acompanhamento até o ninho (Pizo e Oliveira 1998). Medeiros (1997) registrou indivíduos de *P. striata* forrageando a até 4,5 m de seus ninhos em uma floresta semidecídua próxima a Campinas-SP (Mata de Santa Genebra), o que sugere que estas formigas podem deslocar os diásporos por distâncias maiores do que as registradas neste estudo. De fato, espécies de *Pachycondyla* e *Odontomachus* foram observadas transportando sementes de *Calathea* (Marantaceae) por 10-20 m pelo chão da floresta (Horvitz e Beattie 1980, Horvitz e Schemske 1986a).

Embora as espécies de Ponerinae e Attini possam deslocar os diásporos por distâncias consideráveis, o presente estudo mostrou que elas exploram diásporos com diferentes atributos. As Ponerinae exploraram os diásporos arilados mais frequentemente que as Attini que, por sua vez, foram mais registradas nos diásporos não-arilados. Não é surpreendente que as Ponerinae, predominantemente carnívoras, tenham necessidades nutricionais diferentes das Attini, fungívoras por excelência (Hölldobler e Wilson 1990) e, como consequência, procurem por diásporos diferentes. De fato, Beattie (1991) sugeriu que estes dois grupos de formigas podem responder diferentemente à composição química dos recursos alimentares oferecidos pelas plantas.

Embora os diásporos ricos em lipídios tenham sido representados neste estudo por diásporos arilados, esta relação entre a presença de um arilo e a riqueza em lipídios nem sempre é verdadeira. Os arilos de *Copaifera trapezifolia* (Caesalpiniaceae) e *Protium* sp. (Burseraceae), por exemplo, têm menos de 3 % de seus pesos secos em lipídios (dados não publicados do autor). Por outro lado, alguns diásporos não-arilados podem também ser ricos em lipídios, como por exemplo os diásporos de *Heisteria silvianii* (Olacaceae) cujas polpas têm quase 30 % de seus pesos secos em lipídios (veja Tabela 4, Capítulo 1). De qualquer forma, *Virola*, *Cabralea* e *Alchornea* são representantes de famílias cujos membros produzem diásporos caracteristicamente ricos em lipídios (Myristicaceae, Meliaceae e Euphorbiaceae, respectivamente; veja Jordano 1993). Os arilos destas três espécies, além disso, possuem uma composição de ácidos graxos bastante semelhante ao elaiossomo de *Ricinus communis* e de vários outros diásporos mirmecocóricos, com marcada predominância dos ácidos palmítico, oleico e linoleico (O'Dowd e Gill 1986, Hughes et al. 1994). Estes dois últimos ácidos graxos são substâncias especialmente importantes na dieta das formigas (Marshall et al. 1979, Beattie 1991; mas veja Midgley e Bond 1995). A variação encontrada na composição de ácidos graxos entre os arilos e o elaiossomo de *R. communis* é semelhante à variação encontrada por Hughes et al. (1994) entre os 12 elaiossomos que analisaram. O'Dowd e Gill (1986) também encontraram similaridades na composição de ácidos graxos dos elaiossomos e arilos de algumas espécies de *Acacia* (Mimosoideae) australianas. Estes autores notaram que os diásporos explorados pelas formigas eram bastante variáveis quanto ao tamanho e ao tipo de recurso oferecido, e incluíam alguns diásporos primariamente adaptados para a dispersão por aves (veja também Davidson e Morton 1984). Hughes et al. (1993) encontraram similaridade na composição de nitrogênio e potássio entre os

elaiossomos e arilos dos diásporos de 22 espécies mirmecocóricas e cinco espécies ornitocóricas da Austrália. De fato, a distinção entre arilos e elaiossomos é antes funcional que anatômica. Ambas são estruturas morfológicamente semelhantes (van der Pijl 1982, Beattie 1985), o que frequentemente obriga os autores a basearem-se em parâmetros subjetivos, tais como coloração, para separá-las (Davidson e Morton 1984, O'Dowd e Gill 1986). Portanto, com exceção das diferenças comportamentais impostas pelo tamanho dos diásporos, e talvez pela forma da porção carnosa (veja O'Dowd e Gill 1986), não há razão para esperar que o tratamento dado pelas formigas aos diásporos com elaiossomos seja diferente do tratamento dado aos diásporos não-mirmecocóricos ricos em lipídios. Até mesmo a maneira pela qual ambos os tipos de diásporos tornam-se disponíveis às formigas é semelhante em alguns casos. Muitos diásporos mirmecocóricos (incluindo *R. communis*) chegam ao chão depois de terem sido liberados da planta-mãe balisticamente ou através de outros meios (i. e., diplocoria veja van der Pijl 1982). No caso dos diásporos não-mirmecocóricos, é a ação dos agentes dispersores vertebrados (e. g., aves, morcegos, macacos) que os tornam disponíveis para as formigas no chão da floresta, embora eles também possam cair espontaneamente das árvores (Howe 1980, Kaufmann et al. 1991, Pizo 1997).

Em resumo, a distinção feita neste capítulo entre diásporos ricos e pobres em lipídios mostrou-se importante porque as formigas de fato responderam diferentemente a estes dois tipos de diásporos em vários aspectos. O recrutamento das formigas ocorreu mais rapidamente e em maior número nos diásporos ricos em lipídios que, além disso, foram explorados por mais tempo e por um conjunto de formigas ligeiramente distinto daquele que explorou os diásporos pobres em lipídios. Da mesma maneira, o gradiente de tamanho dos diásporos usado neste estudo representou um refinamento para a compreensão das interações

entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos. Diásporos pequenos (≤ 10 mg) foram removidos em maior número, por distâncias maiores, e por uma maior variedade de formigas que os diásporos médios e grandes. Portanto, o resultado da interação entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos parece ser largamente determinado pelo tamanho e o conteúdo lipídico dos diásporos.

Possíveis consequências para as plantas

Ao remover a polpa ou arilo dos diásporos as formigas aumentaram o sucesso de germinação para quatro das seis espécies estudadas. Diásporos que caem das árvores e permanecem no chão da floresta com suas partes carnosas intactas frequentemente morrem devido à infestação por fungos (Augspurger 1990, Oliveira et al. 1995). No entanto, as plantas não teriam benefício algum se seus diásporos, apesar de terem sido limpos pelas formigas experimentando assim maiores chances de germinação, não fossem removidos para locais seguros onde pudessem escapar à ação dos predadores de sementes. A predação pós-dispersão de sementes é severa em florestas tropicais, especialmente sob as copas das plantas-mães onde a grande concentração de diásporos funciona como um foco de atração para os predadores (Janzen 1970, 1971, Connell 1971). Após seis dias de experimento no Parque Intervales, por exemplo, 96 % e 83 % dos diásporos de *Cabralea* colocados sob as plantas-mães foram predados por insetos e roedores, respectivamente (Pizo 1997). Neste aspecto, os diásporos pequenos que são removidos pelas espécies grandes de Ponerinae e Attini por grandes distâncias podem ser removidos desta zona de intensa predação sob as plantas-mães e eventualmente escapar à predação (Pizo e Oliveira 1998). Além disso, ao serem prontamente removidos pelas formigas, os diásporos pequenos tornam-se rapidamente indisponíveis para os insetos e roedores predadores. Se as sementes estão sujeitas a intensa predação no chão, a

velocidade com que elas são localizadas e removidas pelas formigas pode ser crucial para sua sobrevivência (Hughes e Westoby 1990). O experimento de exclusão de roedores corroborou a importância da remoção dos diásporos pequenos por formigas para evitar a predação das sementes. O número de diásporos removidos pelos roedores, estimado pela diferença entre os tratamentos com e sem gaiola, foi menor para os diásporos pequenos e arilados de *Alchornea* quando comparado aos outros diásporos testados.

As observações feitas com as colônias cativas de *Pachycondyla striata* mostraram que estas formigas removem os arilos de *Cabralea* e *Alchornea* e, depois de alguns dias, descartam as sementes intactas nos depósitos de lixo localizados fora dos ninho onde elas eventualmente podem vir a germinar. O mesmo comportamento foi observado por Horvitz (1981) para outras espécies de *Pachycondyla* e *Odontomachus laticeps* em relação aos diásporos de *Calathea* spp. (Marantaceae). O fato dos indivíduos cativos de *O. chelifer* e *Ectatomma edentatum* não terem tratado os diásporos da maneira que geralmente o fazem no campo pode estar relacionado ao “stress” causado pelas condições de cativeiro, ou ainda por evitarem diásporos congelados. Horvitz (1981) também observou que o comportamento de espécies cativas de *Parathechina* em relação aos diásporos de *Calathea* era diferente do comportamento observado no campo. Embora as Myrmicinae (incluindo Attini) certamente destruam muitas das sementes que transportam para os ninhos (Hughes e Westoby 1992b, Levey e Byrne 1993), algumas destas sementes podem escapar à predação e eventualmente virem a se estabelecer. Farji Brener e Silva (1996) observaram que *Atta laevigata* (Attini) promoveu o estabelecimento de sementes de *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) em uma savana venezuelana, e Leal e Oliveira (1998) demonstraram que a remoção da polpa ou arilo pelas Attini aumenta o sucesso de germinação de várias sementes não-mirmecocóricas do cerrado. Da mesma forma, Levey e Byrne (1993) observaram que as sementes carregadas

para os ninhos de *Pheidole* em uma floresta da Costa Rica tinham a oportunidade de se estabelecerem depois do abandono dos ninhos pelas formigas.

De acordo com Levey e Byrne (1993), a remoção de pequenas sementes não-mirmecocóricas, tais como aquelas das espécies de *Miconia* que estudaram (1-1,5 mm; Melastomataceae), pelas formigas não pode ser tomada como equivalente de predação porque as formigas não destroem todas as sementes que coletam. Da mesma maneira, os diásporos não-mirmecocóricos derrubados das árvores pelos seus dispersores vertebrados não devem ser vistos como um “desperdício” ou sujeitos apenas à dispersão secundária pelos roedores (Forget e Milleron 1991). Ao contrário, as formigas interagem ativa e intensamente com estes diásporos e podem ter um efeito positivo para muitos deles (Oliveira et al. 1995, Leal e Oliveira 1998). Baseado nos resultados obtidos, é razoável esperar que diásporos pequenos e ricos em lipídios como os de *Alchornea* sejam os que têm maiores chances de se beneficiarem da interação com formigas. Exemplos de tais diásporos na área de estudo incluem *Alchornea triplinervia*, *Tetrorchidium rubrivenium* (Euphorbiaceae), e *Clusia parviflora* (Clusiaceae). Foi demonstrado que os diásporos pequenos e ricos em lipídios são removidos não somente pelas espécies maiores de Ponerinae e Attini, mas também pelas pequenas Myrmicinae, algumas vezes por distâncias consideráveis. Uma vez que as espécies de formigas diferem quanto ao microhabitat que escolhem para a construção de seus ninhos (Hölldobler e Wilson 1990, Hughes e Westoby 1992b), os diásporos explorados por um conjunto variado de formigas são depositados em uma diversa gama de microsítios, alguns dos quais podem vir a ser adequados para a germinação e estabelecimento das sementes. Além disso, mesmo que não sejam transportados para o ninho por uma formiga, os diásporos pequenos podem ser abandonados em locais seguros sob a serapilheira, onde as condições para germinação podem ser apropriadas (Horvitz 1981, Pizo e Oliveira 1998).

Uma questão chave para a interação investigada neste estudo é até que ponto as formigas, que atuam no máximo como dispersoras secundárias dos diásporos, podem exercer um papel importante no recrutamento das espécies estudadas (veja Horvitz e Schemske 1986b, Chambers e MacMahon 1994). Embora secundário, o impacto das formigas sobre o total de frutos produzidos por uma planta pode não ser pequeno. Grande parte dos diásporos produzidos por algumas árvores tropicais não-mirmecocóricas é derrubada pelos dispersores vertebrados (Howe 1980, Pizo 1997). Laman (1996) estimou que mais de 50 % das sementes produzidas por árvores de *Ficus* em uma floresta de Borneo acabavam sendo derrubadas sob as copas das árvores. Estudando a dispersão de sementes de *Cabralea* por aves, Pizo (1997) estimou que os cinco principais dispersores derrubavam aproximadamente 30 % dos diásporos que tentavam capturar o que, para algumas árvores especialmente férteis, podia representar mais de 8000 diásporos durante todo o período de frutificação. Obviamente, mesmo considerando a grande abundância de formigas no chão das florestas tropicais (Hölldobler e Wilson 1990, Byrne 1994), não se deve esperar que as formigas explorem toda esta enorme quantidade de diásporos caídos. No entanto, como sugeriram Davidson e Morton (1984), não há necessariamente uma correlação entre o número de sementes dispersas por um determinado agente e o valor deste agente para a aptidão darwiniana da planta. Além disso, como afirmaram Levey e Byrne (1993), o fato dos benefícios advindos de um determinado componente do sistema de dispersão serem raros, não significa que eles não são importantes. Dado o crescente conjunto de informações sobre as interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos (Roberts e Heithaus 1986, Levey e Byrne 1993, Oliveira et al. 1995, Farji Brener e Silva 1996, Bello y Bello 1997, Leal e Oliveira 1998, Pizo e Oliveira 1998) e sobre a importância da dispersão secundária de sementes para as plantas (Chambers e

MacMahon 1994), parece apropriado considerar cuidadosamente estas interações como fatores importantes para o recrutamento populacional de algumas espécies de plantas.

CAPÍTULO 3

A REMOÇÃO DE SEMENTES NÃO-MIRMECOCÓRICAS DAS FEZES DE VERTEBRADOS FRUGÍVOROS: INFLUÊNCIA DA SEMENTE E DO LOCAL DE DEPOSIÇÃO DAS FEZES

INTRODUÇÃO

As fezes dos vertebrados frugívoros frequentemente contém muitas sementes (Loiselle 1990) que, se não removidas por algum agente dispersor secundário, estão sujeitas a competição intraespecífica (Howe 1989). As sementes grandes presentes nas fezes geralmente são exploradas por roedores (Janzen 1982), que destroem muitas sementes, mas também “escondem” e eventualmente perdem algumas delas agindo assim como dispersores secundários (Forget e Milleron 1991). Geralmente, entretanto, os roedores não são atraídos pelas sementes pequenas das fezes (Foster 1986, Mittelbach e Gross 1984, Kaspari 1993b), que assim podem ser avidamente exploradas por formigas granívoras (Byrne e Levey 1993, Kaspari 1993b). Ao transportarem estas sementes para seus ninhos, as formigas alteram o espectro de deposição de sementes produzido pelos dispersores primários vertebrados (Roberts e Heithaus 1986) e, embora a maioria das sementes coletadas também seja destruída pelas formigas, algumas escapam à predação e podem eventualmente se estabelecer (Levey and Byrne 1993). Uma vez que os frutos com sementes pequenas são muito comuns em florestas tropicais (Foster e Janson 1985), que a maioria dos frutos desses habitats são dispersos por dispersores vertebrados (Frankie et al. 1974, Howe e Smallwood 1982), e que as florestas tropicais geralmente possuem uma

grande abundância de formigas (Hölldobler e Wilson 1990; veja Kaspari 1996b para formigas granívoras), é razoável supor que interações formiga-semente que ocorrem depois da dispersão por vertebrados frugívoros podem ter grande importância para o sucesso de dispersão de sementes de algumas espécies de plantas (Byrne e Levey 1993).

A exploração de sementes por formigas é espacialmente variável em florestas tropicais (Kelrick et al. 1986, Hughes e Westoby 1990). A heterogeneidade na distribuição dos ninhos de formigas verificada no chão destas florestas (Kaspari 1993a) cria microsítios com intensa e outros com fraca atividade de forrageamento, o que leva à grande variação espacial na remoção de sementes das fezes dos vertebrados frugívoros (Kaspari 1993b). No interior das florestas, as clareiras representam ambientes distintos que diferem do sub-bosque não perturbado na quantidade de luz que recebem, temperatura e condições de umidade (Foster 1986, Denslow 1987). Sabendo-se que as formigas são sensíveis às condições microclimáticas do chão da floresta (Levings e Windsor 1984, Kaspari 1993a), podem-se esperar diferenças na interação formiga-semente entre as clareiras e o sub-bosque. Le Corff e Horvitz (1995), por exemplo, sugeriram que a diferença verificada na distância de dispersão de sementes mirmecocóricas de *Calathea micans* (Marantaceae) entre clareiras e o sub-bosque de uma floresta na Costa Rica era provavelmente devido à variação na abundância relativa das espécies de formigas entre estes dois ambientes (veja também Le Corff 1996). As clareiras podem receber uma grande quantidade de sementes (Hoppes 1988, Denslow e Gomez-Diaz 1990, Loiselle et al. 1996), e constituem-se em importantes sítios de recrutamento para várias espécies de plantas que produzem sementes pequenas (Schupp et al. 1989). Muitas destas sementes chegam às clareiras como parte das fezes de aves e morcegos frugívoros, alguns dos quais usam as clareiras como locais de forrageamento (Hoppes 1988, Levey 1988, Gorchov et al. 1993).

Este capítulo explora a remoção por formigas de três espécies de sementes não-mirmecocóricas (*Philodendron corcovadensis* e *P. appendiculatum* - Araceae, e *Aechmea* sp. - Bromeliaceae; veja Tabela 1) naturalmente encontradas em fezes de Macaco-prego (*Cebus apella*, Cebidae) experimentalmente dispostas em clareiras e no sub-bosque da floresta. Embora os macacos não defequem no centro das clareiras, o comportamento das formigas em relação às sementes presentes nas fezes de macacos não deve diferir do comportamento em relação às fezes de outros animais frugívoros que frequentam clareiras (e. g., aves, morcegos; veja Byrne e Levey 1993, Kaspari 1993b). O objetivo deste estudo foi responder às seguintes perguntas: (1) a remoção de sementes varia entre as clareiras e o sub-bosque, e entre diferentes clareiras?, (2) sementes de espécies diferentes são removidas em diferentes proporções? e (3) diferentes colônias da mesma espécie de formiga diferem quanto à exploração das sementes presentes nas fezes?

MÉTODOS

Remoção das sementes das fezes por formigas

Foram selecionadas para este estudo sementes de três espécies de plantas não-mirmecocóricas naturalmente encontradas nas fezes de macaco-prego (Tabela 1). As fezes de macaco-prego utilizadas foram coletadas sob uma ceva montada na área de estudo e regularmente visitada por um grupo de macacos. Estas fezes continham predominantemente material vegetal (restos de folhas e frutos) e muito poucos restos de origem animal. De junho 1996 a junho de 1997, as sementes foram separadas das fezes e posteriormente misturadas a porções das mesmas fezes isentas de sementes. Não houve mistura de sementes de espécies distintas na mesma porção de fezes. Cada porção (diâmetro 1-2 cm) recebeu 15 sementes e foi colocada sobre um pedaço (4 x 4 cm) de

Tabela 1. Número de porções de fezes usadas e características morfológicas das sementes apresentadas às formigas em fezes de macaco-prego. Dez sementes de cada espécie foram medidas e pesadas. Os valores apresentados correspondem a média $\pm$ desvio padrão.

Família/espécie	Número de porções de fezes usadas		Morfologia		
	sub-bosque	clareiras	Largura (mm)	Comprimento (mm)	Peso (mg)
Araceae					
<i>Philodendron corcovadensis</i>	35	45	$1,6 \pm 0,2$	$3,4 \pm 0,4$	$2,2 \pm 0,3$
<i>Philodendron appendiculatum</i>	25	50	$0,5 \pm 0,0$	$1,3 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$
Bromeliaceae					
<i>Aechmea</i> sp.	64	48	$0,6 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,2$	$0,3 \pm 0,0$

papel absorvente branco que visava facilitar a visualização das formigas. Embora fezes de macaco-prego possam conter centenas de sementes, apenas 15 sementes foram adicionadas a cada porção de fezes pois há a indicação de que um maior número de sementes não aumenta, ao menos em curto prazo, a proporção de sementes removidas pelas formigas (Kaspari 1993b). No campo, as porções de fezes foram dispostas diretamente sobre a serapilheira protegidas por gaiolas metálicas (15 x 15 x 10 cm, malha de 1,5 cm) que visavam evitar a ação de roedores sobre as sementes. Para evitar que as sementes fossem eventualmente levadas pela água da chuva, a parte superior das gaiolas foi coberta por plástico, protegendo assim as porções de fezes em seu interior. Porções de fezes que, apesar da cobertura plástica, foram severamente atingidas pela água da chuva não foram consideradas nas análises. Isto e a disponibilidade limitada de sementes resultaram em números diferentes de porções de fezes para cada espécie de semente (Tabela 1). No sub-bosque as porções de fezes foram dispostas em um transecto estabelecido paralelamente (1-2 m) a uma das trilhas que corta a área de estudo. Neste transecto, localizado a pelo menos 50 m da clareira mais próxima, as porções de fezes estiveram separadas por 5 m umas das outras. Em cada clareira, 10 porções de fezes foram dispostas ao longo do tronco da árvore caída separadas por pelo menos 2 m umas das outras. Dada a heterogeneidade na distribuição dos ninhos de formigas frequentemente observada no chão de florestas tropicais (Kaspari 1993a), e o fato de que a maioria das formigas que forrageiam no chão da mata raramente vão além de 1 m de distância de seus ninhos (Levey e Byrne 1993, Byrne 1994), as distâncias entre as porções de fezes devem ter sido suficientes para garantir independência na descoberta das fezes por diferentes colônias.

As fezes foram colocadas no transecto e nas clareiras às 08:00 e o número de sementes não removidas foi contado após 24 h. As espécies de formigas atraídas às fezes e

o comportamento delas em relação às sementes (i. e., se as formigas removiam ou ignoravam as sementes) foi registrado em quatro amostragens (“scan samples” *sensu* Lehner 1979) realizadas a cada 15 min entre 08:00 e 09:00. Durante estas amostragens, as fezes eram visitadas sequencialmente e espécimens de formigas desconhecidas eram coletados para posterior identificação. Estes espécimens estão depositados na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Formigas carregando sementes eram acompanhadas até que entrassem em seus ninhos ou desaparecessem sob a serapilheira, quando então as distâncias de deslocamento das sementes eram medidas. Para analisar a associação entre as distâncias de deslocamento das sementes e o tamanho das formigas, a largura máxima da cabeça de dez operários de cada uma das espécies de formigas mais frequentemente observadas carregando sementes foi medida em um microscópio equipado com uma lente ocular micrométrica. Para as formigas, a largura da cabeça é altamente correlacionada com o tamanho do corpo (Kaspari 1996b).

O conjunto de dados formado pela proporção de sementes removidas das fezes apresentou distribuição não-paramétrica. Por isso, o teste de Friedman foi utilizado para testar o efeito da espécie de semente e do sítio de deposição das fezes (i. e., sub-bosque *vs.* clareiras ou entre clareiras) sobre a proporção de sementes removidas pelas formigas. Os dados foram ranqueados por sítio de deposição para examinar o efeito da espécie de semente e vice-versa (Sokal e Rohlf 1981).

Abundância das formigas no sub-bosque e nas clareiras

Para comparar a abundância das formigas observadas removendo sementes das fezes no sub-bosque e nas clareiras, formigas atraídas por iscas de sardinha e mel, dispostas ao longo do transecto e nas clareiras como acima descrito, foram amostradas em fevereiro

de 1997. Cem iscas de cada tipo foram colocadas no transecto, enquanto cada clareira recebeu dez de cada uma das iscas. Pequenos pedaços (4 x 4 cm) de papel absorvente branco foram usados como substratos para as iscas. As iscas foram dispostas no transecto e clareiras às 08:00 e a identidade das formigas atraídas foi registrada uma hora depois. As amostragens com ambos os tipos de iscas foram feitas em dias consecutivos, e os resultados obtidos foram agrupados para a análise. Formigas da tribo Attini são inadequadamente amostradas por iscas de sardinha e mel e por isso não foram consideradas na análise.

Destino das sementes dentro dos ninhos de formigas

Para o registro do tratamento dado às sementes por *Pheidole* sp. 1, umas das espécies de formigas mais comumente registradas removendo sementes das fezes no campo, quatro colônias desta espécie (incluindo rainhas e prole) foram coletadas na área de estudo e mantidas em bandejas plásticas (30 x 20 cm) em condições naturais de temperatura e umidade. Para o estabelecimento dos ninhos, tubos de ensaio cobertos por plástico vermelho e contendo ao fundo água embebida em algodão foram colocados no centro das bandejas. Para evitar que as formigas saíssem, a borda de cada bandeja foi coberta com Fluon[®]. As formigas foram mantidas com uma dieta sintética (Bhatkar e Whitcomb 1970) complementada pelo fornecimento regular de baratas (*Nauphoeta*), mesmo durante o período em que as sementes lhes foram oferecidas (veja abaixo).

Entre abril e julho de 1997, depois de um período mínimo de dois meses de habituação ao cativeiro, sementes de *Philodendron corcovadensis* e *P. appendiculatum* extraídas das fezes de macaco-prego foram oferecidas às colônias cativas. Estas são, respectivamente, as maiores e menores sementes usadas neste estudo (Tabela 1), e foram as mais removidas pelas formigas no campo (veja abaixo). Grupos de 15 sementes colocados

sobre pequenos pedaços (2 x 2 cm) de papel absorvente branco umedecidos eram apresentados a colônias a cerca de 10 cm da entrada dos ninhos. O destino das sementes foi acompanhado diariamente durante uma semana quando então um outro grupo de sementes, de espécie diferente, era apresentado à mesma colônia. Desta forma, foram apresentadas 60 sementes de cada uma das espécies a cada uma das colônias de formiga. No final do estudo, os depósitos de detritos localizados fora dos ninhos foram vistoriados à procura de alguma semente intacta descartada.

RESULTADOS

Remoção das sementes das fezes

Dezesete espécies de formigas (4 sub-famílias, 9 gêneros) foram registradas nas fezes, oito das quais foram observadas removendo sementes (Tabela 2). No sub-bosque e nas clareiras foram registradas 13 e 10 espécies de formigas, respectivamente, seis das quais comuns a ambos os ambientes. As espécies de formigas registradas em apenas um dos ambientes, no entanto, eram incomuns e devem ter sido responsáveis por uma pequena quantidade de sementes removidas (veja Tabela 2). *Pheidole* sp. 1, *P.* sp. 3 e *P.* sp. 7 foram as formigas mais frequentemente registradas nas fezes tanto no sub-bosque quanto nas clareiras, representando em ambos os ambientes 77 % dos registros feitos. Enquanto as duas últimas espécies foram registradas com a mesma frequência em fezes colocadas no sub-bosque e nas clareiras, *Pheidole* sp. 1 foi mais comumente registrada no sub-bosque ($\chi^2 = 5.01$, gl = 2, $P = 0,02$; Tabela 2). Foram registradas formigas em 56,4 % das fezes, 88,8 % das quais tiveram sementes removidas ($N = 267$, fezes de ambos os ambientes combinadas). Em média, $10,2 \pm 5,4$ das sementes foram removidas após 24 h ($10,0 \pm 5,6$ no sub-bosque e $10,4 \pm 5,3$ nas clareiras; $N = 143$ e 124 , respectivamente), o que

Tabela 2. Comportamento em relação às sementes nas fezes, local do ninho, e frequência das espécies de formigas nas fezes e nas iscas colocadas no sub-bosque e nas clareiras.

Subfamílias/espécies	Carrega sementes	Local do ninho ^a	Porcentagem de observações ^b			
			nas fezes		nas iscas	
			sub-bosque (N = 124)	clareiras (N = 143)	sub-bosque (N = 200)	clareiras (N = 100)
Ponerinae						
<i>Ectatomma edentatum</i>	sim	solo	0,8	0	5,5	19,0 ***
<i>Odontomachus chelifer</i>	?	solo	0,8	0	5,0	7,0
<i>Odontomachus meinerti</i>	sim	solo	0,8	0	1,0	0
<i>Gnamptogenys</i> sp.	?	solo	0,8	0	2,5	0
Myrmicinae						
<i>Pheidole</i> sp. 1	sim	solo	26,6	14,6 *	13,0	7,0
<i>Pheidole</i> sp. 2	?	?	0	0,7	1,5	5,0
<i>Pheidole</i> sp. 3	sim	madeira	11,3	9,0	6,0	3,0
<i>Pheidole</i> sp. 7	sim	solo	25,0	20,8	25,0	24,0
<i>Pheidole</i> sp. 9	sim	solo	3,2	0	3,5	5,0
<i>Pheidole</i> sp. 10	?	?	0	0,7	0	0
<i>Solenopsis</i> sp. 1	não	madeira	7,2	5,5	26,5	15,0 *

Tabela 2 (cont.)

Subfamílias/espécies	Carrega sementes	Local do ninho ^a	Porcentagem de observações ^b			
			nas fezes		nas iscas	
			sub-bosque (N = 124)	clareiras (N = 143)	sub-bosque (N = 200)	clareiras (N = 100)
<i>Solenopsis</i> sp. 2	não	?	0,8	0	1,5	1,0
<i>Solenopsis</i> sp. 5	?	solo	0	0,7	8,0	2,0
Myrmicinae - tribo Attini^c						
<i>Apterostigma</i> sp. 1	?	solo	0,8	0	-	-
<i>Cyphomyrmex</i> sp.	sim	solo	2,4	2,1	-	-
Formicinae						
<i>Brachymyrmex</i> sp.	sim	?	0,8	1,4	8,0	7,0
Dolichoderinae						
<i>Linepithema</i> sp. 1	não	arbóreo	0	2,1	2,5	1,0

^a madeira = galhos e pedaços de madeira em decomposição no chão da mata.

^b Os asteriscos correspondem ao nível de significância do teste de qui-quadrado usado nas comparações entre sub-bosque e clareiras: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

^c As formigas Attini não foram amostradas com as iscas (veja texto).

corresponde a 68 % das sementes presentes em cada porção de fezes. A remoção das sementes seguiu uma distribuição bimodal, predominando fezes em que nenhuma semente foi removida (11,2 % das fezes, N = 267) e aquelas em que todas as sementes foram removidas (35,2 %). Sub-bosque e clareiras não diferiram quanto a proporção de fezes que não tiveram sementes removidas (12,1 % e 10,5 %, respectivamente; $\chi^2 = 0.05$, gl = 1, P = 0,82). Somando os dois ambientes, apenas 2,8 % das sementes que permaneceram nas fezes após 24 h apresentavam sinais de predação pelas formigas, enquanto as demais encontravam-se aparentemente intactas.

As espécies de formigas diferiram na maneira como tratavam as fezes. Enquanto a maioria das espécies removiam apenas as sementes, carregando-as individualmente para os ninhos, as formigas da tribo Attini (sub-família Myrmicinae) removeram toda a massa fecal, incluindo as sementes que continham (veja também Byrne e Levey 1993). *Solenopsis* sp. 1 e *Linepithema* sp. 1, por outro lado, pareciam aproveitar apenas substâncias líquidas presentes nas fezes, pois nunca foram observadas removendo sementes ou massa fecal. Uma vez que seis das oito espécies de formigas observadas removendo sementes constroem seus ninhos no solo (incluindo duas das três espécies mais frequentes nas fezes; Tabela 2), a maioria das sementes removidas das fezes provavelmente foram transportadas para ninhos subterrâneos.

A espécie de semente afetou significativamente a proporção de sementes removidas, enquanto o sítio de deposição das fezes não teve nenhum efeito (Tabela 3; Figuras 1 e 2). Sementes de *Philodendron appendiculatum* foram as mais removidas (89,8 % e 78,8 % no sub-bosque e nas clareiras, respectivamente), seguidas por *P. corcovadensis* (82,3 % e 68,1 %) e *Aechmea* sp. (49,7 % e 61,5 %) (Figura 1). As sementes de *P. corcovadensis* e *P. appendiculatum* foram, respectivamente, as maiores e menores

Tabela 3. Teste de Friedman para os efeitos da espécie de semente e do sítio de deposição das fezes (sub-bosque vs. clareiras, ou entre clareiras) sobre a proporção de sementes removidas pelas formigas.

Teste	Efeitos	Sub-bosque vs. Clareiras			Entre clareiras		
		gl	Quadrado médio	F	P	df	Quadrado médio
Dados ranqueados por sítio de deposição	Semente	3	41489,68	23,68	0,0001	2	217,30
	Erro	318	1752,31			142	63,68
Dados ranqueados por semente	Sítio de deposição	1	1777,13	2,43	0,12	4	348,32
	Erro	320	730,40			140	180,18

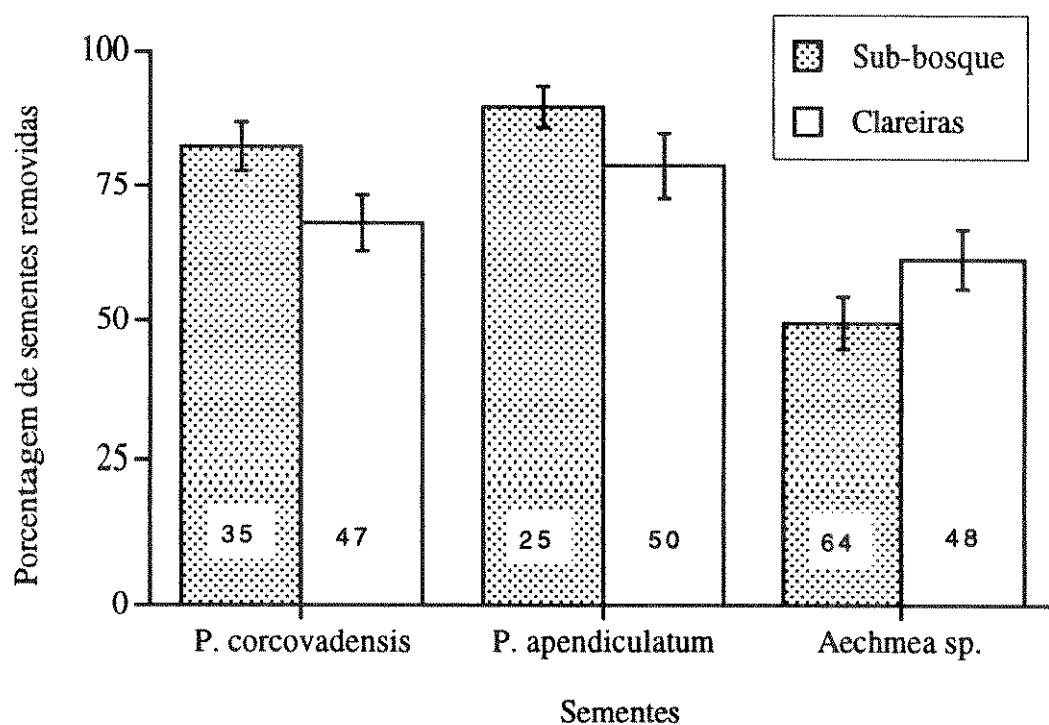


Figura 1. Porcentagem de sementes de *Philodendron corcovadensis*, *P. apendiculatum*, e *Aechmea* sp. removidas das fezes de macaco por formigas no sub-bosque e nas clareiras. Os números no interior das barras correspondem aos números de porções de fezes usadas para cada semente. As linhas verticais referem-se aos erros padrões.

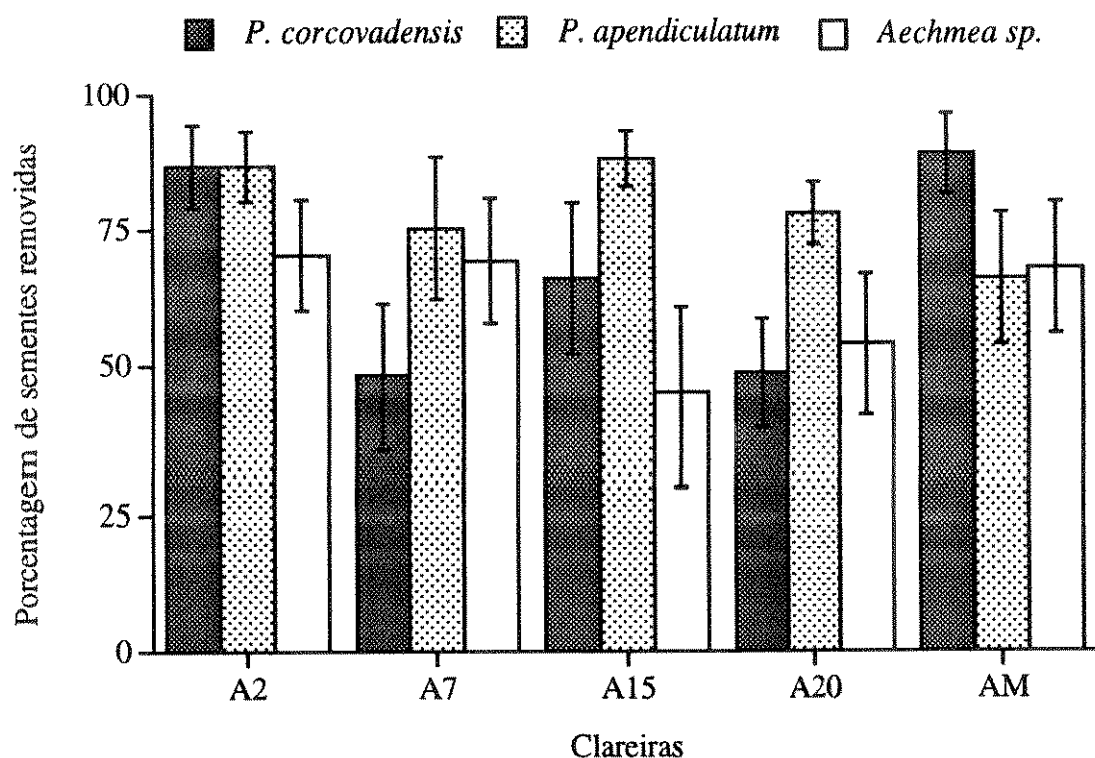


Figura 2. Porcentagem de sementes de *Philodendron corcovadensis*, *P. apendiculatum*, e *Aechmea sp.* removidas das fezes de macaco pelas formigas nas cinco clareiras. Todas as clareiras receberam dez porções de fezes (cada porção com 15 sementes) de cada uma das espécies acima citadas. As linhas verticais referem-se aos erros padrões.

sementes utilizadas neste estudo (Tabela 1). As pequenas sementes de *P. appendiculatum* foram as únicas que *Pheidole* sp. 7, a espécie de formiga mais abundante (Tabela 2) e uma das menores da área de estudo (aproximadamente 2 mm de comprimento total), foram capazes de carregar. Fezes contendo sementes de *P. corcovadensis*, por outro lado, atraíram o maior número de espécies de formigas (14 espécies) dentre todas as sementes testadas (7 e 8 para *P. appendiculatum* e *Aechmea* sp., respectivamente). As sementes de *P. corcovadensis* permaneceram cobertas por uma camada mucilaginosa de composição desconhecida, muito atrativa para as formigas, mesmo depois de passarem pelo tubo digestivo dos macacos. Sete das 16 espécies de formigas registradas neste estudo, incluindo as espécies predominantemente carnívoras *Ectatomma edentatum*, *Odontomachus chelifer* e *O. meinerti* (sub-família Ponerinae), foram registradas apenas em fezes contendo sementes de *P. corcovadensis*.

Distância de deslocamento das sementes

A distância de deslocamento das sementes pelas formigas variou de 1 a 117 cm (média $\pm$ desvio padrão = $27,0 \pm 22,1$ cm, $N = 99$). As três espécies de formigas que mais removeram sementes diferiram quanto a distância de deslocamento (ANOVA para as distâncias de deslocamento transformadas em log, $F_{2, 85} = 15,18$, $P < 0,001$). O teste de Tukey para comparações múltiplas (Zar 1984) revelou que essa diferença ocorreu devido à menor distância de deslocamento das sementes por *Pheidole* sp. 7 ($11,5 \pm 8,6$ cm) em relação a *P.* sp. 1 ($26,8 \pm 17,8$ cm, $N = 48$) e *P.* sp. 3 ($34,3 \pm 20,5$, $N = 22$) ($q_{crit} = 3,37$, $P < 0,05$). Em concordância com a relação diretamente proporcional geralmente verificada entre tamanho do corpo e distância de forrageamento (Hughes e Westoby 1992b, Byrne 1994), *Pheidole* sp. 7 é a menor das três espécies de formigas (largura da cabeça = 0,34

mm *versus* 0,57 mm para *P. sp. 1* e *P. sp. 3*). A distância de deslocamento das sementes não diferiu entre sub-bosque ($28,6 \pm 24,0$ cm, $N = 70$) e clareiras ($22,2 \pm 16,2$, $N = 29$; Teste t: $t = 1,29$, $P = 0,19$).

Abundância das formigas

A fauna de formigas atraída pelas fezes foi bastante semelhante àquela observada nas iscas. Com exceção de *Ectatomma edentatum* e *Solenopsis sp. 1*, a abundância das formigas observadas removendo sementes das fezes, revelada pelas suas frequências nas iscas, não diferiu entre o sub-bosque e as clareiras (Tabela 2). Da mesma forma, a frequência destas três espécies em conjunto não diferiu entre as clareiras ($\chi^2 = 3,87$, $gl = 4$, $P = 0,42$). *Pheidole sp. 1* e *P. sp. 7* estiveram entre as espécies mais abundantes tanto no sub-bosque quanto nas clareiras (Tabela 2).

Destino das sementes no interior das colônias cativas

As quatro colônias de *Pheidole sp. 1* diferiram quanto à proporção de sementes de *Philodendron corcovadensis* e *P. appendiculatum* que carregaram para os ninhos (0-63,3 % e 13,3-85,0 %, respectivamente; Kruskal-Wallis, $\chi^2 \geq 7,60$, $gl = 3$, $P \leq 0,05$). As sementes carregadas para os ninhos foram oferecidas às larvas e, depois de alguns dias, eram depositadas intactas junto a outros detritos no interior do ninho. Nenhuma das sementes transportadas para os ninhos foi encontrada nos depósitos de detritos localizados fora dos ninhos ao final do estudo, ou seja, três meses após as primeiras sementes terem sido carregadas pelas formigas.

DISCUSSÃO

A remoção de sementes das fezes de vertebrados por formigas é influenciada por vários fatores que incluem as espécies de semente e formiga envolvidas (Byrne e Levey 1993), e o número de sementes presentes nas fezes (Kaspari 1993b). Uma vez que as formigas ajustam suas atividades de acordo com a temperatura e umidade do ambiente (Levings e Windsor 1984, Kaspari 1993a), um outro fator a ser considerado nesta interação é o microclima no chão da floresta. Comparando a atividade das formigas no chão em áreas florestadas da Costa Rica que diferiam quanto ao estágio sucessional em que se encontravam, Kaspari (1993a) verificou que as espécies de formigas pequenas (i. e., $\leq 0,5$ cm) tendiam a ser mais ativas em áreas mais úmidas com temperaturas mais amenas, enquanto as formigas de tamanho maior (i. e., ≥ 1 cm) eram generalistas quanto ao microclima do chão da floresta. Em uma floresta tropical, o sub-bosque e as clareiras diferem quanto às condições microclimáticas ao nível do solo. Em consequência da maior insolação causada pela abertura na copa, as clareiras estão sujeitas a maiores variações de temperatura e umidade que o sub-bosque (Denslow 1987). Da mesma forma, clareiras em diferentes estágios sucessionais e de diferentes tamanhos provavelmente diferem entre si quanto à umidade e temperatura. Sendo assim, um efeito significativo do sítio de deposição das fezes (sub-bosque vs. clareiras) seria esperado. No entanto, apenas a espécie da semente afetou significativamente a proporção de sementes removidas. Dois fatores não mutuamente exclusivos podem ter contribuído para isso. Primeiro, as espécies de formigas que mais removeram sementes (*Pheidole* sp. 1, *P.* sp. 3 e *P.* sp. 7) estiveram entre as mais abundantes tanto no sub-bosque quanto nas clareiras. De fato, algumas espécies pequenas como estas apresentam grande flexibilidade em relação ao gradiente microclimático que exploram, o que as permite forragear em microclimas mais secos como os que devem

predominar em clareiras. Segundo, as diferenças microclimáticas entre o sub-bosque e as clareiras devem ser maiores durante as horas de maior insolação e mais quentes do dia, mas tendem a ser semelhantes durante a noite e nas primeiras horas da manhã quando muitas formigas que exploram sementes são ativas (veja Figura 2, Capítulo 2; Kaspari 1993a). Corroborando a similaridade entre sub-bosque e clareiras quanto à exploração de sementes por formigas, Le Corff e Horvitz (1995) observaram que a taxa de remoção das sementes mirmecocóricas de *Calathea micans* (Marantaceae) não diferia entre o sub-bosque e clareiras em uma floresta da Costa Rica. É importante ressaltar, entretanto, que a similaridade verificada por Le Corff e Horvitz (1995) e no presente estudo entre sub-bosque e clareiras no que se refere a exploração de sementes por formigas não deve atenuar a importância das variações na atividade das formigas que ocorrem entre microsítios do chão da floresta como fatores determinantes desta interação. Tais variações ocorrem não somente no sub-bosque, onde diferenças espaciais na atividade das formigas cria pontos “quentes” e “frios” para a remoção das sementes (Kaspari 1993b), mas provavelmente também dentro das clareiras, onde variações espaciais de luminosidade, temperatura e umidade têm sido verificadas (Nuñez-Farfán e Dirzo 1988, Peterson et al. 1990).

Le Corff e Horvitz (1985) também verificaram que as distâncias de deslocamento das sementes eram maiores no sub-bosque que nas clareiras, provavelmente porque as espécies que mais frequentemente removeram sementes no sub-bosque as deslocavam por distâncias maiores que as formigas observadas nas clareiras. No presente estudo, nenhuma diferença foi verificada na distância de remoção das sementes entre sub-bosque e clareiras, ou entre as diferentes espécies de sementes. Novamente, o fato das mesmas três espécies de *Pheidole* terem sido as mais importantes “removedoras” de sementes tanto no sub-bosque quanto nas clareiras, e também para todas as sementes testadas, exerceu uma influência

igualadora sobre as distância de deslocamento. De qualquer forma, a distância de dispersão deve ter uma importância pequena para sementes presentes em fezes espalhadas pela floresta por vertebrados frugívoros. De maior importância para o sucesso da semente é o possível benefício de ser removida das fezes para um ninho de formiga, independente da distância entre as fezes onde a semente se encontrava e o ninho.

A espécie de semente aparece então como um dos principais determinantes da remoção de sementes das fezes por formigas. De fato, as formigas tem sido observadas selecionando sementes (Gross et al. 1991, Byrne e Levey 1993) baseadas, entre outras características, no tamanho e no conteúdo nutritivo das mesmas (Davidson 1977, Kelrick et al. 1986). O tamanho da semente impõe um custo energético para o transporte até o ninho e assim determina quais espécies de formigas são fisicamente capazes de carregá-las (Hughes e Westoby 1992a). No balanço energético envolvido na exploração da semente, por outro lado, o conteúdo nutritivo da semente determina o retorno energético resultante de sua exploração e, de fato, as formigas têm sido observadas selecionando sementes baseadas em seu conteúdo nutritivo (Kelrick et al. 1986). As duas espécies de sementes mais removidas pelas formigas neste estudo diferem não somente em tamanho (Tabela 1), mas provavelmente também quanto ao conteúdo nutritivo. A alta taxa de remoção registrada para as sementes de *Philodendron appendiculatum* está sem dúvida relacionada ao seu pequeno tamanho que permite a remoção por *Pheidole* sp. 7, uma das menores e mais abundantes formigas que forrageiam no chão da floresta na área de estudo (Tabela 2). A porcentagem de remoção das sementes de *P. appendiculatum* esteve próxima da registrada para as pequenas sementes de *Miconia affinis* (1 x 0,5 mm; Melastomataceae), que foram apresentadas às formigas em fezes de aves contendo 16 sementes em uma floresta da Costa Rica (84 % vs. $\approx$ 75 %, respectivamente; Kaspari 1993b). Sementes pequenas como as de

P. appendiculatum e *M. affinis*, não são exploradas exclusivamente por formigas pequenas, mas também por espécies maiores, que contribuem para as altas porcentagens de remoção registradas (veja Kaspari 1996b). A alta taxa de remoção das sementes de *P. corcovadensis*, por outro lado, deveu-se provavelmente à atração que a camada mucilaginosa que as envolve, mesmo depois de passarem pelo tubo digestivo dos vertebrados (incluindo macacos, marsupiais e aves; obs. pes.), exerce sobre as formigas. Sementes de *P. corcovadensis* foram exploradas por um grande número de espécies de formigas, incluindo espécies de tamanho grande da sub-família Ponerinae (*Pachycondyla striata* e *Odontomachus* spp.) que, embora sejam predominantemente carnívoras (Hölldobler e Wilson 1990), também exploram diásporos ricos em lipídios (Horvitz e Beattie 1980, Pizo e Oliveira 1998; Capítulos 1 e 2). Estas espécies de Ponerinae não se alimentam das sementes que coletam. Ao contrário, após aproveitarem a porção carnosa que as envolve, depositam-nas intactas em depósitos de detritos localizados fora dos ninhos, permitindo assim que as sementes germinem e eventualmente se estabeleçam (Horvitz 1981). Além disso, uma vez que os microsítios favoráveis à germinação e estabelecimento das sementes com frequência são espacialmente imprevisíveis (Harper 1977), e diferentes espécies de formigas diferem quanto ao microhabitat em que constroem seus ninhos (Hölldobler e Wilson 1990, Hughes e Westoby 1992b), ao serem exploradas por várias espécies de formigas as sementes de *P. corcovadensis* podem ter vários destinos e assim serem beneficiadas. Um possível mecanismo de dispersão envolvendo duas fases, a primeira por vertebrados e a segunda por formigas, como o descrito para *Ficus microcarpa* (Moraceae) por Kaufmann et al. (1991), deve também ser investigado para *P. corcovadensis*.

Este estudo confirmou as formigas da sub-família Myrmicinae, e especialmente o gênero *Pheidole*, como importantes “removedoras” de sementes das fezes de vertebrados frugívoros em florestas neotropicais (Roberts e Heithaus 1986, Byrne e Levey 1993, Kaspari 1993b). Embora estas formigas sejam predominantemente predadoras de sementes, algumas sementes eventualmente escapam à predação e podem germinar (Briese e Macauley 1991, Hughes e Westoby 1992b). Levey e Byrne (1993) observaram que algumas sementes depositadas em ninhos construídos em galhos em decomposição no chão de uma floresta na Costa Rica germinavam e estabeleciam-se após o abandono dos ninhos pelas formigas. Muitas sementes podem ter o mesmo destino na área de estudo uma vez que *Pheidole* sp. 3, a única espécie de formiga observada carregando sementes que constrói ninhos em galhos em decomposição no chão da floresta, foi frequentemente observada nas fezes. Oito de dez ninhos desta espécie coletados no campo continham sementes aparentemente intactas em seu interior. No entanto, a maioria das sementes removidas das fezes foram depositadas em ninhos subterrâneos (veja também Kaspari 1993b). Baseando-se na observação de que colônias cativas de *Pheidole* sp. 1 não depositam as sementes que exploram fora do ninho, é incerto se estas sementes que permanecem no interior dos ninhos subterrâneos podem vir a germinar e se estabelecer. Hughes e Westoby (1992b) observaram que as espécies de *Pheidole* que construíam ninhos no solo de uma área da Austrália depositavam as sementes que coletavam em galerias subterrâneas, e sugeriram que algumas destas sementes, “perdidas” devido a mudanças estruturais nos ninhos, teriam chance de germinar. De qualquer forma, a profundidade em que as sementes são depositadas em ninhos subterrâneos deve exercer um papel fundamental para o sucesso das sementes que eventualmente germinam no interior dos ninhos subterrâneos (veja Dalling et al. 1994). É

importante ressaltar que nem todas as sementes coletadas pelas *Pheidole* são carregadas para os ninhos. Algumas dessas sementes são depositadas na serapilheira (Roberts e Heithaus 1986), onde eventualmente encontram condições favoráveis para a germinação e estabelecimento (Horvitz 1981). As espécies de formigas da tribo Attini formam outro importante grupo de “removedores” de sementes em florestas neotropicais (Roberts e Heithau 1986, Kaspari 1993b, 1996b). Neste estudo, estas formigas representaram o segundo grupo mais frequentemente registrado nas fezes. Em uma área de cerrado do estado de São Paulo, as Attini foram também frequentemente observadas coletando fezes de aves e morcegos que continham sementes (Leal e Oliveira 1998), e em uma floresta da Costa Rica, Kaspari (1993b) estimou que estas formigas removeram aproximadamente 35 % das sementes de *Miconia affinis* (Melastomataceae) presentes em fezes de aves. Assim como ocorre com as outras Myrmicinae, algumas das sementes coletadas pelas Attini podem não ser usadas para o cultivo de fungo que as inviabilizariam, e podem eventualmente se estabelecer em torno dos ninhos (Farji Brener e Silva 1996). Existe a possibilidade de que as sementes que eventualmente germinam nos depósitos produzidos por Myrmicinae (incluindo Attini) estejam sujeitas ao mesmo tipo de competição a que estariam caso permanecessem nas fezes (Howe 1989). Esta possibilidade deve ser considerada na avaliação do papel exercido pelas formigas sobre o destino das sementes primariamente dispersadas por vertebrados frugívoros.

Em resumo, a remoção de pequenas sementes das fezes de vertebrados frugívoros é comum em florestas neotropicais (Byrne e Levey 1993, Kaspari 1993b, este estudo). Devido à grande abundância de formigas no chão das florestas (Hölldobler e Wilson 1990, Byrne 1994) e à flexibilidade de algumas espécies em relação ao gradiente microclimático que exploram, a remoção das sementes é menos afetada por diferenças microclimáticas

entre sub-bosque e clareiras do que pelas características morfológicas e químicas das sementes. O descobrimento das fezes pelas formigas, no entanto, não é suficiente para garantir a remoção das sementes devido à variação na exploração das mesmas por diferentes colônias de formigas. Esta variação interage com outros fatores (e. g., a espécie de formiga, as condições climáticas, o número de sementes nas fezes; veja Anderson e Ashton 1985, Kaspari 1993b) para determinar o destino final das sementes presentes nas fezes de vertebrados frugívoros.

CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos, e apoiando-se nos demais trabalhos sobre a interação de formigas com diásporos não-mirmecocóricos citados ao longo do texto, as seguintes conclusões podem ser desenvolvidas:

1. Formigas interagem frequentemente com diásporos não-mirmecocóricos encontrados no chão de florestas neotropicais. Estas interações são especialmente comuns em florestas úmidas de baixa altitude, que combinam abundância e diversidade de formigas com grande disponibilidade de diásporos carnosos.
2. O tamanho e o conteúdo lipídico dos diásporos não-mirmecocóricos são características importantes na determinação do resultado das interações com formigas. Diásporos pequenos e ricos em lipídios são os que reúnem o maior potencial para se beneficiarem da interação com formigas.
3. As formigas removem com frequência as sementes pequenas presentes nas fezes de vertebrados frugívoros, tanto no sub-bosque quanto em clareiras de florestas neotropicais. A remoção destas sementes é determinada em grande parte pelo seu tamanho e, possivelmente, valor nutritivo. Diferenças na atividade de forrageamento das formigas de um ponto a outro do chão da floresta também contribuem para determinar a remoção das sementes das fezes.

A confirmação e generalização destas conclusões, bem como a avaliação da importância da interação com formigas para as plantas que produzem diásporos não-mirmecocóricos, depende, obviamente, de futuros estudos tanto em áreas florestais, quanto em áreas com formação vegetal diversa da encontrada na Base Saibadela do PEI. Uma vez que solos pobres em nutrientes podem propiciar a evolução de interações fortes envolvendo formigas e diásporos (Beattie 1985, Mossop 1989), no Brasil especial atenção deve ser dada a áreas de restinga, cerrado e, possivelmente, caatinga (veja Leal e Oliveira 1998 para o cerrado).

LITERATURA CITADA

- AACC - American Association of Cereal Chemists. 1995. 9 ed. St. Paul, Minnessotta.
- Almeida-Scabbia, R. 1996. Fitossociologia de um trecho de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Tese de Mestrado, UNESP, Rio Claro-SP.
- AOAC - Association of Official Analytical Chemists. 1984. Official Methods of Analysis. Washington.
- Anderson, A. N. e D. H. Ashton. 1985. Rates of seed removal by ants at heath and woodland sites in southeastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 10: 381-390.
- Augspurger, C. K. 1990. The potential impact of fungal pathogens on tropical plant reproductive biology. In: Bawa, K. S. e M. Hadley (eds.), pp. 237-246. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Parthenon Publishing Group, Carnforth.
- Bhatkar A. e W. H. Whitcomb. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomol.* 53: 229-232.
- Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beattie, A. J. 1991. Problems outstanding in ant-plant interactions. In: Huxley C. R. e D. F. Cutler (eds). *Ant-plant interactions*, pp. 559-576. Oxford Science Publications, Oxford.
- Beattie, A., C. L. Turner, T. Hough e R. B. Knox. 1986. Antibiotic production: a possible function for the metapleural glands of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 448-450.

- Bello y Bello, M. B. 1997. Biología de la dispersion de las Marantaceae en dos selvas tropicales de Costa Rica: interaccion con hormigas. Tese de Bacharelado, UNAM, México.
- Bligh, E. G. e W. J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* 37: 911-917.
- Brew, C. R., D. J. O'Dowd e I. D. Rae. 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* 80: 490-497.
- Briese, D. T. e B. J. Macauley. 1981. Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Aust. J. Ecol.* 6: 1-19.
- Brokaw, N. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measure of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- Byrne, M. M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26: 61-72
- Byrne, M. M. e D. J. Levey. 1993. Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a Costa Rican rain forest. *Vegetatio* 107/108: 363-374.
- Carroll, C. R. e D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Chambers, J. C. e J. A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. *J. Trop. Ecol.* 12: 735-739.
- Connell, J. H. 1971. The role of natural enemies in prevent competitive exclusion in some marine animals and rainforest trees. In: den Boer, P. J. e G. R. Gradwell (eds.). *Dynamics of populations*, pp. 298-312. Pudoc, Wageningen.

- Corlett, R. T. 1996. Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. *J. Trop. Ecol.* 12: 819-833.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nova York.
- Dalling, J. W., M. D. Swaine e N. C. Garwood. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical seed-bank investigations. *Func. Ecol.* 9: 119-121.
- Davidson, D. W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- Davidson, D. W. e S. R. Morton. 1981. Myrmecochory in some plants (F. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia* 50: 357-366.
- Davidson, D. W. e S. R. Morton. 1984. Dispersal adaptations of some *Acacia* species in the Australian arid zone. *Ecology* 65: 1038-1051.
- Del-Claro, K e P. S. Oliveira. 1998. Ant-Homoptera interactions in a neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* (no prelo).
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- Denslow, J. S. e A. E. Gomez-Diaz. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *J. Can. For. Res.* 20: 642-648.
- Farji Brener, A. G. e J. F. Silva. 1996. Leaf cutter ants' (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *J. Trop. Ecol.* 12: 163-168.
- Fittkau, E. J. e H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazon rain forest ecosystem. *Biotropica* 5: 2-14.

- Forget, P. M. e T. Milleron. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* 87: 596-599.
- Forrest, J. M. S. e B. A. Knights. 1972. Presence of phytosterols in the food of *Myzus persicae*. *J. Ins. Physiol.* 18: 723-728.
- Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: Leigh, E. G., A. S. Rand and B. M. Windsor (eds.). *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*, pp. 151-172 . Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot. Rev.* 52: 260-299.
- Foster S. A. e C. H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Frankie, G. W., H. G. Baker e P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Galetti, M. 1996. Fruits and frugivores in a Brazilian Atlantic forest. Tese de Doutorado, Universidade de Cambridge, Cambridge.
- Galetti, M. e F. Pedroni. 1994. Seasonal diet of capuchim monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol.* 10: 27-39.
- Galetti, M. e D. F. Stotz. 1996. *Miconia hypoleuca* (Melastomataceae) como espécie-chave para aves frugívoras no sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 56: 435-439.
- Galetti, M. e M. A. Pizo. 1996. Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. *Ararajuba* 4: 71-79.
- Gorb, S. N. e E. V. Gorb 1995. Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oikos* 73: 367-374.

- Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra e M. Jramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rainforest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. In: Fleming, T. H. and A. Estrada (eds.). Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects, pp. 339-349. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gross, C. L., M. A. Whalen e M. H. Andrew. 1991. Seed selection and removal by ants in a tropical savanna woodland in northern Australia. *J. Trop. Ecol.* 7: 99-112.
- Harper, J. H. 1977. The population biology of plants. Academic Press, Londres.
- Hartman, L. e R. C. A. Lago. 1973. Rapid preparation of fatty acid methyl esters from lipids. *Laboratory Practice* 22: 473.
- Herrera, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecol. Monog.* 57: 305-331.
- Hölldobler, B. e E. O. Wilson. 1990. The ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Hoppes, W. G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69: 320-329.
- 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. e A. J. Beattie. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Amer. J. Bot.* 67: 321-326.
- Horvitz, C. C. e D. W. Schemske. 1986a. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18: 319-323.

- Horvitz, C. C. e D. W. Schemske. 1986b. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In: Estrada, A. e T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*, pp. 169-186. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe, H. F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- Howe, H. F. e J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hughes, L e M. Westoby. 1990. Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 71: 138-148.
- Hughes, L. e M. Westoby. 1992a. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 73: 300-312.
- Hughes, L. e M. Westoby. 1992b. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology* 73: 1285-1299.
- Hughes, L., M. Westoby e D. Johnson. 1993. Nutrient costs of vertebrate- and ant-dispersed fruits. *Func. Ecol.* 7: 54-62.
- Hughes, L., M. Westoby e E. Jurado. 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Func. Ecol.* 8: 358-365.

- Huxley, C. R. e D. F. Cutler (eds.). 1991. Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualisms between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* an allelophatic agent of Cecropia. *Ecology* 50: 147-153.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-529.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology* 53: 885-892.
- Janzen, D. H. 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Jordano, P. 1993. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp. 105-156. CAB International, Wallingford.
- Kaspari, M. 1993a. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96: 500-507.
- Kaspari, M. 1993b. Removal of seeds from neotropical frugivore droppings: ant responses to seed number. *Oecologia* 95: 81-88.
- Kaspari, M. 1996a. Litter ant patchiness at the 1-m² scale: disturbance dynamics in three neotropical forests. *Oecologia* 107: 265-273.
- Kaspari, M. 1996b. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.

- Kaufmann, S., D. B. McKey, , M. Hossaert-McKey e C. C. Horvitz. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *Am. J. Bot.* 78: 971-977.
- Kelrick, M. I., J. A. MacMahon, R. R. Parmenter e D. V. Sisson. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationship of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays, E. (ed.). *Insect-Plant Interactions*, pp. 81-129, vol. 4. CRC Press, Boca Raton.
- Laman, T. G. 1996. Fig seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* 107: 347-355.
- Lanza, J., M. A. Schitt e A. B. Awad. 1992. Comparative chemistry of elaiosomes of three species of *Trillium*. *J. Chem. Ecol.* 18: 209-221.
- Leal, I. R. e P. S. Oliveira. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 30: 170-178.
- Le Corff, J. 1996. Establishment of chasmogamous and cleistogamous seedlings of an ant-dispersed understory herb, *Calathea micans* (Marantaceae). *Am. J. Bot.* 83: 155-161.
- Le Corff, J. e C. C. Horvitz. 1995. Dispersal of seeds from chasmogamous and cleistogamous flowers in an ant-dispersed neotropical herb. *Oikos* 73: 59-64.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
- Levey, D. J. e M. M. Byrne. 1993. Complex ant-plant interactions: rain-forest ants as secondary dispersers and postdispersal seed predators. *Ecology*: 74: 1802-1812.

- Levings, S. C. e D. M. Windsor. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. In: Leigh, E. G., A. S. Rand and B. M. Windsor (eds). The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes, pp. 355-387. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Levings, S. C. e D. M. Windsor. 1984. Litter moisture as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island. *Biotropica* 16: 125-131.
- Loiselle, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82:404-500.
- Loiselle, B. A., E. Ribbens e O. Vargas. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28: 82-95.
- Lu, K. L. e M. R. Mesler. 1981. Ant dispersal of a neotropical forest floor gesneriad. *Biotropica* 13: 159-160.
- Mandujano, S., S. Gallina e S. P. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 42: 107-114.
- Mark, S. e J. M. Olesen. 1996. Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. *Oecologia* 107: 95-101.
- Marshall, D. L., A. J. Beattie e W. E. Bollenbacher. 1979. Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *J. Chem. Ecol.* 5: 335-343.
- Medeiros, F. N. 1997. Ecologia comportamental da formiga *Pachycondyla striata* Fr. Smith (Formicidae: Ponerinae) em uma floresta do sudeste do Brasil. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas-SP.

- Midgley, J. J. e W. J. Bond. 1995. Relative attractiveness of seeds of myrmecochorous Australian and South African plants to ants, and the chemical basis of this attraction. *South African J. Bot.* 61: 230-232.
- Mittelbach, G. G. e K. L. Gross. 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia* 65: 7-13.
- Morellato, L. P. C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: L. P. C. Morellato (ed.). *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*, pp. 98-110. Editora da UNICAMP, Campinas.
- Mossop, M. K. 1989. Comparison of seed removal by ants in vegetation on fertile and infertile soils. *Aust. J. Ecol.* 14: 367-374.
- Motta Júnior, J. C. e J. A. Lombardi. 1990. Aves como agente dispersores da Copaíba (*Copaifera langsdorffii*, Caesalpiniaceae) em São Carlos, estado de São Paulo. *Ararajuba* 1: 105-106.
- Moutinho, P. R. S. 1991. Note on foraging activity and diet of two *Pheidole* species (Hymenoptera; Formicidae) in an area of "shrub canga" vegetation in amazonian Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 51: 403-406.
- Myers, N. 1984. *The primary source: tropical forests and our future*. WW Norton & Company, Nova York.
- Núñez-Farfán, J e R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-284.
- O'Dowd, D.J. e A. M. Gill. 1986. Seed dispersal syndromes in Australian *Acacia*. In: Murray, D. R. (ed.). *Seed dispersal*, pp. 87-121. Academic Press, San Diego.

- O'Dowd, D. J. e M. E. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61: 531-540.
- Oliveira, P. S. e C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the brazilian cerrados. In: Huxley, C. R. e D. F. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*, pp. 198-212. Oxford University Press, Oxford.
- Oliveira, P. S., M. Galetti, F. Pedroni e L. P. C. Morellato. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae). *Biotropica* 27: 518-522.
- Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *J. Trop. Ecol.* 10: 129-150.
- Peterson, C. J., W. P. Carson, B. C. McCarthy e S. T. A. Picket. 1990. Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. *Oikos* 58: 39-46.
- Pizo, M. A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 13: 559-578.
- Pizo, M. A. e P. S. Oliveira. 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Am. J. Bot.* 85: 669-674.
- 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.
- Rico-Gray, V., J. G. García-Franco, M. Palacios-Rios, C. Díaz-Castelazo, V. Parra-Tabla e J. A. Navarro. 1998. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in México. *Biotropica* 30: 190-200.
- Rissing, S. W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia* 68: 231-234.

- Roberts, J. T. e E. R. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. *Ecology* 67: 1046-1051.
- Ruhren, S. E. e M. R. Dudash. 1996. Consequences of the time of seed release of *Erythronium americanum* (Liliaceae), a deciduous forest myrmecochore. *Am. J. Bot.* 83: 633-640.
- SAS Institute Inc. 1988. *SAS/STAT User's guide*. Edição 6.03. SAS Institute Inc., Cary.
- Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger e D. J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Skidmore, B. A. e E. R. Heithaus. 1988. Lipid cues for seed carrying by ants in *Hepatica americana*. *J. Chem. Ecol.* 14: 2185-2196.
- Sokal, R. R. e F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, Nova York.
- van der Pijl, L. 1982. *Principles of seed dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlim.
- van Schaik, C. P., J. W. Terborgh e S. J. Wright. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Ward, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of Pseudomyrmecine and associated with domatia-bearing plants. In: Huxley, C. R. e D. F. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*, pp. 335-352. Oxford University Press, Oxford.
- Webster, G. L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Garden* 81: 1-32.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19: 245-282.
- Wheelwright, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Londres.