

Figura 11 - Ordenação dos meses chuvosos (verde) e secos (azul) segundo as espécies de formigas registradas em interações com diásporos no solo em trecho de floresta secundária, em Ilha da Marambaia. RJ.

O grafo gerado na análise da rede de interações entre formigas e frutos no solo no trecho de floresta secundária estudado na Ilha da Marambaia (Figura 12) apresentou conectância de 0,2410. A dependência e a assimetria de dependência das espécies da rede (Tabela 3) foram altas em vértices ocupando a periferia da rede, que representam espécies com baixa frequência de interação, como *Niendenzuella acutifolia*, *Piper anisum*, *Piper amplum*, *Piper caldense* e *Monstera adansonii*, entre as plantas, e algumas espécies de *Pheidole*, entre as formigas. A assimetria de dependência apresentou altos valores entre as espécies periféricas que interagiram com espécies centrais, como *Guarea guidonia*.

As espécies de formigas com maiores forças de interação foram *Pheidole* sp4, *Pheidole radoszkowskii* e *Wasmannia auropunctata* (Tabela 4). A maior parte das espécies de formigas apresentou valores negativos para o índice *interaction push-pull*, com 14 espécies apresentando valores próximos a um (superiores a 0,8), sendo, portanto, altamente influenciados pelos outros vértices da rede (Tabela 4). A espécie *Guarea guidonia* foi, destacadamente, o diásporo com maior força de interação, seguido por *Miconia prasina*. As espécies de plantas apresentaram valores mais próximos de zero no índice *interaction push-pull*, com exceção de *Niendenzuella acutifolia*, que é “puxada” pelos outros vértices, com um valor do índice igual a -0,98 (Tabela 4).

A rede entre formigas e diásporos é considerada aninhada (NODF = 34,14; $p = 0,00$) e houve a formação de dois módulos entre as espécies de formigas ($M = 0,10$; $p < 0,001$; Figura 13), sendo um módulo com 17 e outro com 26 espécies. As espécies de formigas cultivadoras de fungos ficaram todas no maior módulo, enquanto a maioria das espécies carnívoras, com exceção somente de *Odontomachus chelifer*, ficaram no menor módulo. As espécies onívoras se dividiram entre os dois módulos (Figura 13), assim como as espécies de mesmo gênero. A projeção unipartida da rede com as espécies de formigas mostrou-se bastante coesa, com grande número de ligações entre as espécies e conectância de 0,59.

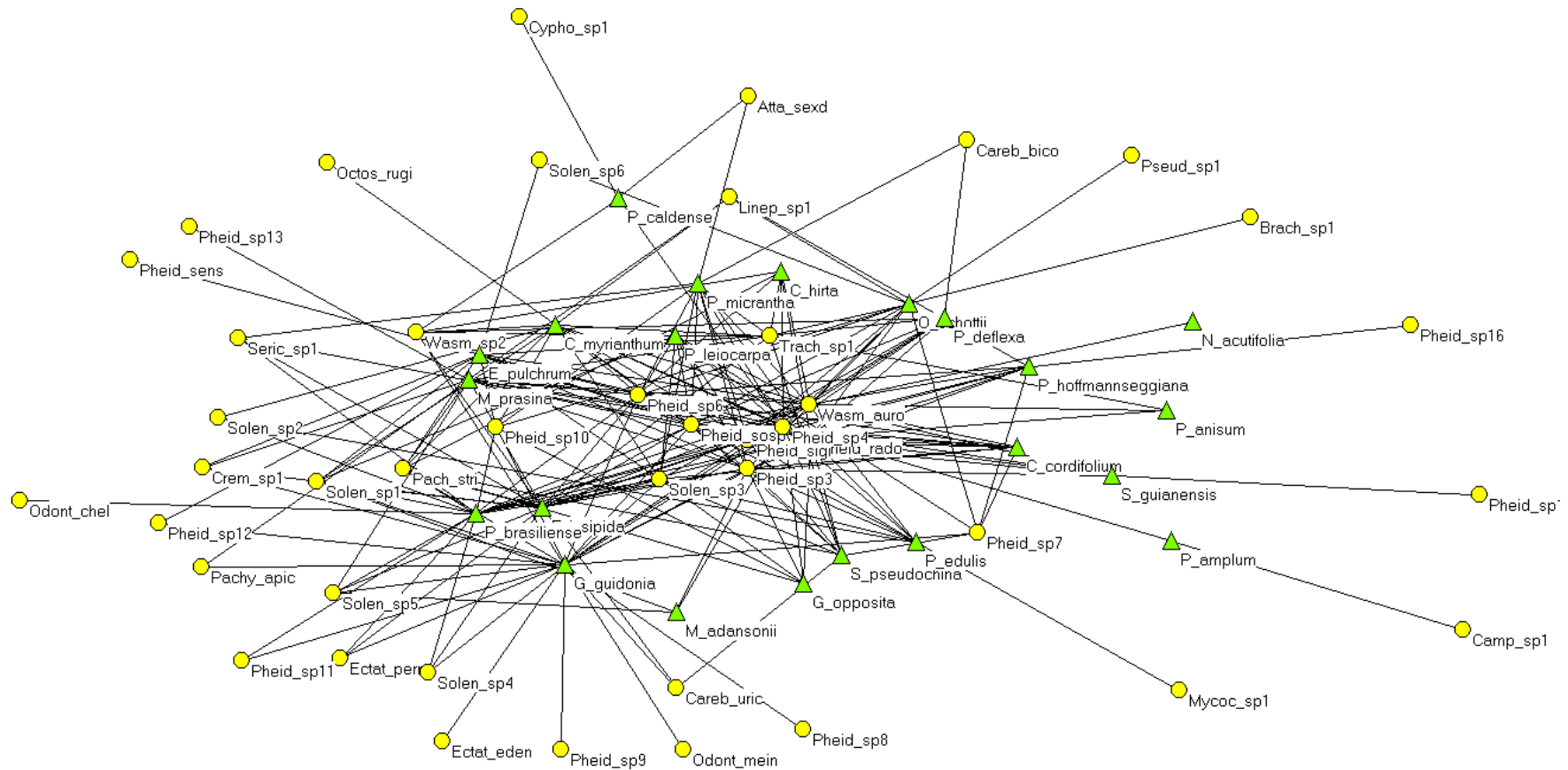


Figura 12 - Grafo de interações entre espécies de formigas (círculos amarelos) e espécies de plantas (triângulos verdes). O grafo não apresenta compartimentos e há caminhos possíveis entre todos os vértices da rede. Espécies mais centrais apresentam maior número de interações e mantém a estrutura da rede.

Tabela 3 - Assimetria de dependência entre espécies de formigas (linhas) e espécies de diásporos (colunas). Os dados são resultado das diferenças entre as dependências da espécies de formigas e plantas em relação ao outro sobre o maior valor de dependência observado. Os valores se enquadram entre 0 e 1 (continua..).

Espécies	<i>Guarea guidonia</i>	<i>Ficus insipida</i>	<i>Protium brasiliense</i>	<i>Miconia prasina</i>	<i>Citharexylum myrianthum</i>	<i>Erythroxylum pulchrum</i>	<i>Ocotea schottii</i>	<i>Paulinia micrantha</i>	<i>Psychotria leiocarpa</i>	<i>Solanum pseudochina</i>	<i>Psychotria deflexa</i>	<i>Passiflora edulis</i>	<i>Coccolyselum cordifolium</i>	<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	<i>Clidemia hirta</i>	<i>Siparuna guianensis</i>	<i>Guapira opposita</i>	<i>Piper caldense</i>	<i>Monstera adansonii</i>	<i>Piper anisum</i>	<i>Piper amplum</i>	<i>Nidenzuella acutifolia</i>
<i>Pheidole</i> sp4	0,05	0,50	0,57	0,36	0,68	0,75	0,78	0,77	0,75	0,85	0,82	0,35	0,89	0,90	0,91	0,59	0,48	0,97	0,97	0,00	0,99	0,00
<i>Pheidole radoszowskii</i>	0,18	0,34	0,18	0,19	0,34	0,07	0,46	0,32	0,43	0,23	0,23	0,17	0,14	0,22	0,18	0,85	0,94	0,00	0,00	0,98	0,00	0,00
<i>Wasmmania auropunctata</i>	0,55	0,07	0,07	0,17	0,03	0,03	0,07	0,33	0,03	0,00	0,16	0,13	0,11	0,00	0,30	0,11	0,00	0,00	0,00	0,95	0,00	0,98
<i>Pheidole</i> sp3	0,63	0,06	0,06	0,22	0,01	0,03	0,24	0,14	0,11	0,08	0,00	0,25	0,22	0,18	0,00	0,11	0,43	0,00	0,92	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole sigillata</i>	0,26	0,23	0,15	0,05	0,08	0,31	0,47	0,17	0,25	0,32	0,57	0,78	0,27	0,41	0,00	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole sospes</i>	0,62	0,05	0,14	0,23	0,08	0,01	0,04	0,02	0,02	0,13	0,26	0,11	0,19	0,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Solenopsis</i> sp3	0,78	0,33	0,06	0,00	0,10	0,07	0,00	0,01	0,07	0,04	0,07	0,08	0,07	0,00	0,00	0,00	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp6	0,73	0,23	0,15	0,37	0,31	0,12	0,14	0,14	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Trachymyrmex</i> sp1	0,00	0,33	0,00	0,25	0,46	0,19	0,24	0,22	0,20	0,18	0,17	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,78	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp10	0,78	0,47	0,16	0,59	0,17	0,26	0,15	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pachycondyla striata</i>	0,79	0,40	0,27	0,31	0,29	0,48	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Solenopsis</i> sp1	0,61	0,26	0,24	0,00	0,74	0,63	0,00	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,67	0,00	0,00	0,00
<i>Wasmmania</i> sp2	0,94	0,28	0,00	0,00	0,27	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp7	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	0,18	0,13	0,00	0,00	0,10	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Solenopsis</i> sp5	0,92	0,91	0,66	0,73	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00
<i>Crematogaster</i> sp1	0,96	0,45	0,00	0,47	0,00	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Sericomyrmex</i> sp1	0,00	0,45	0,46	0,47	0,00	0,00	0,00	0,85	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabela 3. Continuação...

<i>Linepithema</i> sp1	0,00	0,00	0,00	0,92	0,91	0,00	0,87	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,63	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ectatomma permagnum</i>	0,92	0,14	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Solenopsis</i> sp2	0,00	0,00	0,22	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,66	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Carebara urichi</i>	0,96	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Solenopsis</i> sp4	0,96	0,30	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp11	0,97	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Solenopsis</i> sp6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,45	0,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Atta sexdens rubropilosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,60	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Carebarella bicolor</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pachycondyla apicalis</i>	0,98	0,00	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp12	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp13	0,00	0,00	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp8	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Brachymyrmex</i> sp1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Camponotus</i> sp1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00
<i>Cyphomyrmex</i> sp1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ectatomma edentatum</i>	0,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Myocepurus</i> sp1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Octostruma rugifera</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Odontomachus chelifer</i>	0,00	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Odontomachus meinerti</i>	0,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole sensitiva</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,93	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole</i> sp9	0,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pseudomyrmex</i> sp1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabela 4 - Valores da força de interação e do índice Interaction push-pull para as espécies de formigas e de plantas interagindo em trecho de floresta secundária, na Ilha da Marambaia, RJ. A força de interação é o resultado da soma das dependências e o índice interaction push-pull resulta valores entre -1 e 1, com os vértices sendo mais “empurrados” ou “puxando” outros dentro da rede (continua).

Espécies	Força de interação	Interaction Push-pull
Formigas		
<i>Pheidole</i> sp4	5,18	0,209
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	2,82	0,101
<i>Wasmania auropunctata</i>	2,48	0,092
<i>Pheidole</i> sp3	1,51	0,032
<i>Pheidole sigillata</i>	2,15	0,077
<i>Pheidole sospes</i>	1,05	0,003
<i>Solenopsis</i> sp3	0,85	-0,012
<i>Pheidole</i> sp6	0,48	-0,043
<i>Trachymyrmex</i> sp1	0,74	-0,023
<i>Pheidole</i> sp10	0,43	-0,064
<i>Pachycondyla striata</i>	0,41	-0,065
<i>Solenopsis</i> sp1	0,48	-0,075
<i>Wasmania</i> sp2	0,41	-0,084
<i>Pheidole</i> sp7	0,30	-0,116
<i>Solenopsis</i> sp5	0,30	-0,139
<i>Crematogaster</i> sp1	0,07	-0,232
<i>Sericomyrmex</i> sp1	0,11	-0,223
<i>Linepithema</i> sp1	0,14	-0,216
<i>Ectatomma permagnum</i>	0,11	-0,296
<i>Solenopsis</i> sp2	0,26	-0,247
<i>Carebara urichi</i>	0,09	-0,304
<i>Solenopsis</i> sp4	0,06	-0,314
<i>Pheidole</i> sp11	0,03	-0,484
<i>Solenopsis</i> sp6	0,10	-0,452
<i>Atta sexdens rubropilosa</i>	0,23	-0,385
<i>Carebarella bicolor</i>	0,07	-0,466
<i>Pachycondyla apicalis</i>	0,02	-0,491
<i>Pheidole</i> sp12	0,04	-0,482
<i>Pheidole</i> sp13	0,02	-0,977
<i>Pheidole</i> sp8	0,02	-0,985
<i>Brachymyrmex</i> sp1	0,03	-0,967

Tabela 4. Continuação...

<i>Camponotus</i> sp1	0,50	-0,500
<i>Cyphomyrmex</i> sp1	0,20	-0,800
<i>Ectatomma edentatum</i>	0,01	-0,992
<i>Mycocepurus</i> sp1	0,06	-0,944
<i>Octostruma rugifera</i>	0,02	-0,978
<i>Odontomachus chelifer</i>	0,02	-0,984
<i>Odontomachus meinerti</i>	0,01	-0,992
<i>Pheidole</i> sp14	0,06	-0,941
<i>Pheidole sensitiva</i>	0,03	-0,971
<i>Pheidole</i> sp16	0,07	-0,929
<i>Pheidole</i> sp9	0,01	-0,992
<i>Pseudomyrmex</i> sp1	0,03	-0,967
Plantas		
<i>Guarea guidonia</i>	10,85	0,394
<i>Ficus insipida</i>	2,30	0,068
<i>Protium brasiliense</i>	3,32	0,129
<i>Miconia prasina</i>	3,70	0,169
<i>Citharexylum myrianthum</i>	2,68	0,105
<i>Erythroxylum pulchrum</i>	3,06	0,129
<i>Ocotea schottii</i>	3,57	0,184
<i>Paulinia micrantha</i>	2,04	0,080
<i>Psychotria leiocarpa</i>	0,94	-0,005
<i>Solanum pseudochina</i>	0,76	-0,024
<i>Psychotria deflexa</i>	1,08	0,009
<i>Passiflora edulis</i>	1,87	0,097
<i>Coccocypselum cordifolium</i>	0,38	-0,069
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	1,54	0,060
<i>Clidemia hirta</i>	0,42	-0,082
<i>Siparuna guianensis</i>	1,17	0,029
<i>Guapira opposita</i>	0,23	-0,128
<i>Piper caldense</i>	1,63	0,156
<i>Monstera adansonii</i>	0,31	-0,172
<i>Piper anisum</i>	0,11	-0,298
<i>Piper amplum</i>	1,01	0,003
<i>Niendenzuella acutifolia</i>	0,02	-0,980

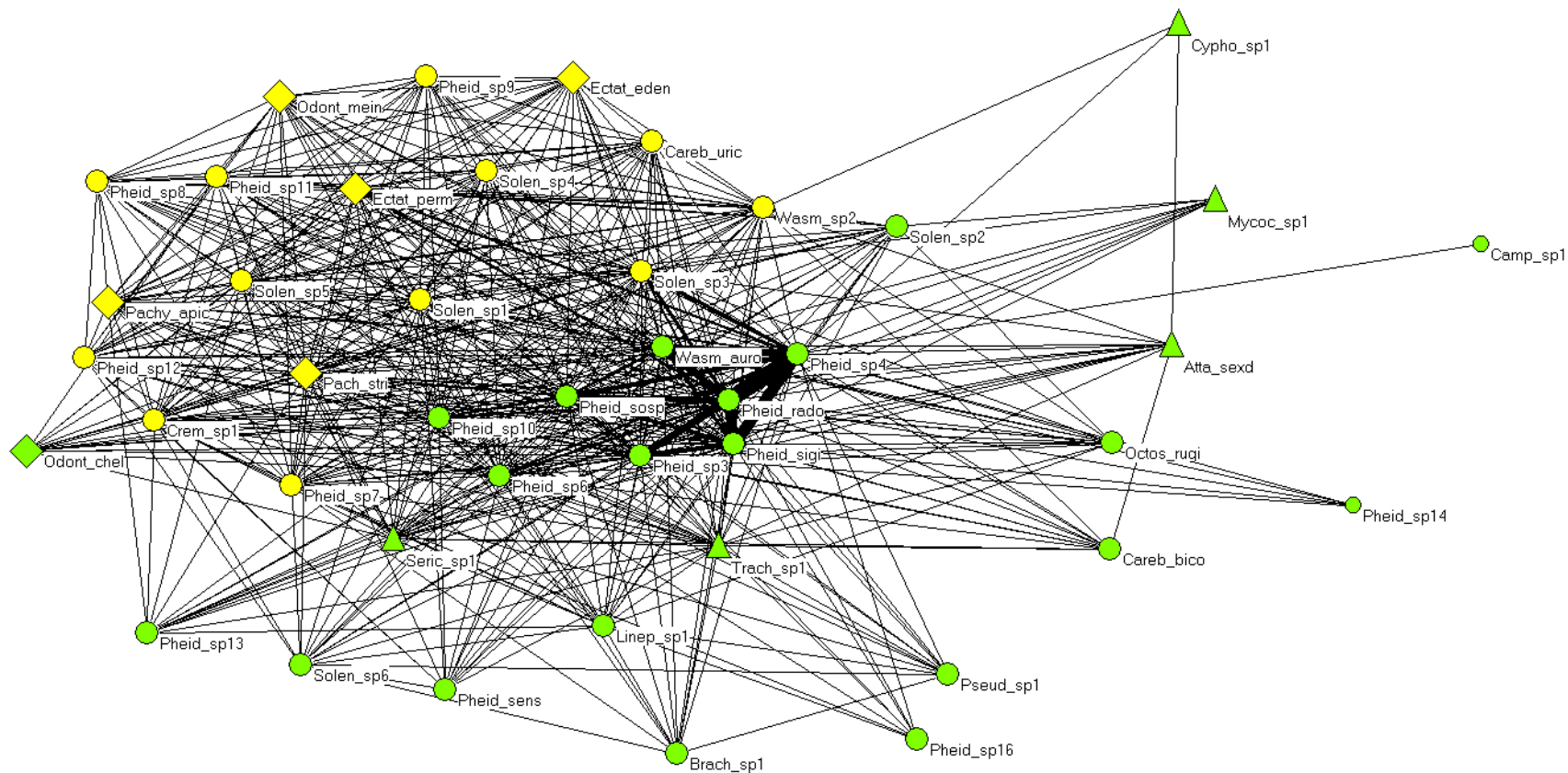


Figura 13 - Grafo do uso de diásporos pelas espécies de formigas em trecho de floresta secundária, em Ilha da Marambaia, RJ. As espécies de formigas se conectam caso compartilhem um, ou mais, diásporo. As espécies de formigas onívoras estão representadas por círculos, as espécies carnívoras por losangos e as cultivadoras de fungos por triângulos. Os módulos encontrados ($M = 0,10$; $p = 0,00$) apresentam colorações distintas. O maior módulo, em verde, inclui as cultivadoras de fungos e o menor, em amarelo, as espécies carnívoras.

5.4. DISCUSSÃO

São conhecidas diversas espécies de formigas que interagem com diásporos no solo (RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007). Trabalhos anteriores já registraram um grande número destas interações em biomas e formações vegetais brasileiras. Foram encontradas, por exemplo, 886 interações entre 41 espécies de formigas e 56 espécies de diásporos em Floresta Atlântica (PIZO E OLIVEIRA, 2000), 562 interações entre 48 espécies de formigas e 44 espécies de plantas em floresta de restinga (PASSOS E OLIVEIRA, 2003) e 521 interações entre 71 espécies de formigas e 38 espécies de plantas no bioma Cerrado (CHRISTIANINI *et al*, 2011). Apesar de existir pouca semelhança entre a comunidade de plantas desses ambientes, os gêneros de formigas que interagem com diásporos parecem ser os mesmos. Esses três estudos apresentaram, no total, 18 gêneros em comum com este trabalho, dentre os quais, as espécies *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata* estiveram presentes em todas as áreas, assim como os gêneros *Pheidole*, *Solenopsis*, *Crematogaster*, *Cyphomyrmex*, *Trachymyrmex*, *Linepithema* e *Brachymyrmex*. As subfamílias Ponerinae, Formicinae e Myrmicinae, as quais pertencem as espécies citadas, são conhecidas por interagir com diásporos em florestas neotropicais (PASSOS E OLIVEIRA, 2003; RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007), sendo que Myrmicinae inclui a maioria das espécies que frequentemente exploram diásporos (LIMA *et al*, 2012; PIZO E OLIVEIRA, 2000; SANTANA *et al*, 2013).

As espécies de diásporos encontradas interagindo com formigas na Ilha da Marambaia eram, majoritariamente, carnosas. A presença de recursos, como a polpa, são um atrativo importante para as formigas (RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007). Enquanto algumas espécies de diásporos apresentam poucas espécies de formigas interagindo, outras espécies interagem com muitas formigas, já tendo sido registrado até 30 espécies de formigas explorando uma única espécie de diásporo (CHRISTIANINI *et al*, 2011). A espécie *Guarea guidonia* foi a mais frequente nos registros de interações, seguida por *Miconia prasina*. *Guarea guidonia* é uma espécie ornitocórica cuja semente é recoberta por uma sarcotesta vermelha, composto semelhante ao arilo, que costuma ser rico em lipídios (VAN DER PIJL, 1972). Já as espécies de *Miconia* são classificadas como ornitocórica e possuem usualmente alto teor de água e açúcares (SILVEIRA *et al*, 2012). Os compostos presentes nesses frutos servem como fonte de recurso para as formigas e devem promover o alto número de interações encontrado para essas espécies.

A limpeza do diásporo, através da remoção da polpa ou arilo, foi o comportamento mais comum das formigas nas interações registradas em floresta secundária na Ilha da Marambaia. Esse tipo de interação formiga-diásporo tem um papel importante no recrutamento das plantas, pois ele aumenta a taxa de germinação na maioria das espécies vegetais cujos diásporos são limpos por formigas (CHRISTIANINI *et al*, 2007), além de também poder diminuir o tempo de germinação (LIMA *et al*, 2012). Além disso, a limpeza dos diásporos diminui as chances de ataques por patógenos, como fungos, oferecendo condições para que ocorra a germinação e o desenvolvimento da plântula (PASSOS E OLIVEIRA, 2002; PIZO E OLIVEIRA, 1998). Assim, é possível que algumas espécies vegetais da área estudada cujos diásporos são limpos por formigas sejam beneficiadas por essa interação.

Em geral, as maiores formigas, como as poneromorfas, foram mais frequentes na remoção dos diásporos. O tamanho das formigas, além do tamanho dos diásporos, é um fator limitante para que ocorra a remoção (PIZO E OLIVEIRA, 2001). Além disso, as espécies de diásporos removidos eram carnosas, apresentando polpa ou arilo, que representam recursos atrativos para as formigas. A presença de recursos nutritivos no fruto, como a polpa, aumenta

significativamente as taxas de remoção dos diásporos (FARNESE *et al*, 2011). A remoção do fruto permite o escape à predação e oferece oportunidades para o estabelecimento da plântula e, desta forma, afetando o padrão de recrutamento das plântulas e alterando a distribuição espacial da espécie (LEVINE E MURREL, 2003; PASSOS E OLIVEIRA, 2002).

O número de registros de interações não aumentou conforme ocorriam maiores índices de frutificação e maior número de espécies frutificando. Esse resultado pode ser devido a três fatores: (1) o método utilizado; (2) a sazonalidade da atividade de forrageio e; (3) a sazonalidade de outros recursos do ambiente.

O método utilizado pode não ter sido eficiente em avaliar a quantidade de diásporos disponíveis no ambiente. Para avaliar a disponibilidade de frutos, observamos os diásporos depositados na serapilheira. A serapilheira, mesmo em florestas tropicais secundárias, pode alcançar altos valores de produção, alcançando profundidades elevadas (PEREIRA *et al*, 2008; PORTELA E SANTOS, 2007). Assim, é possível que parte dos frutos, em especial os de menor tamanho, ao serem depositados na serapilheira, tenderia a ocupar suas camadas mais profundas, reduzindo a chance de serem visualizados e, conseqüentemente, reduzindo a acuracidade da amostragem e relação com o número de registros de interações.

Além desse fator, a atividade de forrageio das formigas é sazonal e pode depender dos recursos disponíveis (LIMA *et al.*, 2012). As formigas exploram recursos em diferentes épocas do ano (DÍAZ-CASTELAZO *et al*, 2004; LEVINGS, 1983; RICO-GRAY *et al*, 1998), assim como as plantas frutificam em períodos variados (GENINI *et al*, 2009; REYS *et al*, 2005; RUBIM *et al*, 2010). Em um estudo com seis espécies de *Miconia*, a espécie com menor conteúdo de água teve as maiores taxas de remoção por formigas, porque frutificava em período seco (LIMA *et al*, 2012). Assim, uma espécie de diásporo disponível em época de escassez de recursos pode ter um número de interações similar a de períodos do ano em que o número de plantas frutificando for alto.

O último fator a ser considerado é a disponibilidade de outros recursos, como folhas, néctar ou exsudados de insetos ou larvas de outros organismos, que pode afetar a preferência das espécies de formigas e reduzir o número de interações com os diásporos (RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007). Em florestas tropicais, durante as estações chuvosas há o desenvolvimento de folhas novas, oferecendo recursos, como folhas e nectários extraflorais, abundantemente para as formigas (RICO-GRAY, 1993). Dessa forma, formigas podem direcionar sua atividade de forrageio para recursos mais abundantes (RICO-GRAY, 1989). Como a maior parte das espécies de formigas registradas neste estudo tem hábitos alimentares generalistas, estas espécies tenderão a buscar outros recursos e, encontrando-os em grande quantidade, reduzirão o número de interações com os diásporos.

Apesar do índice de frutificação não influenciar o número de interações formigas-diásporos, a riqueza de recursos diretamente disponível no solo levou a um aumento do número de registros. O aumento da diversidade de recursos pode levar a um aumento na diversidade de formigas, provavelmente como uma consequência da diversificação do nicho alimentar, permitindo que mais espécies o explorem (ARMBRECHT *et al*, 2004). Assim, com o aumento do número de espécies de formigas no ambiente, há também um aumento no número de interações, o que explicaria a relação positiva entre riqueza de diásporos disponíveis e registros de interações.

As variáveis climáticas afetam a atividade de forrageio das formigas e a fenologia das plantas (PIZO E OLIVEIRA, 2000; WARREN II *et al*, 2011). Em geral, em florestas tropicais, a quantidade de chuvas afeta positivamente a abundância de insetos (LEVINGS, 1983; WOLDA, 1978) e o número de interações entre formigas e diásporos (PIZO E OLIVEIRA, 2000). Apesar disso, as variações na temperatura, umidade e pluviosidade não

ofereceram limitações para o número de registros de interações e as diferenças entre estações seca e chuvosa não levaram a mudanças na composição da comunidade de formigas. É possível que esse resultado esteja relacionado a variação insuficiente desses fatores abióticos nos dias de observação das interações. A ausência de diferenças na composição das formigas entre estações seca e chuvosa pode ser resultado de diferenças não pronunciadas entre as estações, sem uma estação seca definida ocorrendo na área (SILVA, 2013). Isso favorece a frutificação das espécies vegetais ao longo de todo ano na área de estudo (SILVA, 2013). Dessa forma, as variáveis bióticas, como presença de diásporos e tipo de fruto, parecem se sobrepor às variáveis abióticas dentro da área de estudo. Esse fato parece ser confirmado pelo elevado número de interações com alguns diásporos, como *Guarea guidonia* e *Miconia prasina*. As formigas exploraram esses diásporos maciçamente no período de frutificação, independente da época do ano.

Os baixos valores de dependência, força de interação e do índice *interaction push-pull*, juntos com o padrão aninhado, a assimetria elevada nas espécies periféricas da rede indicam que a rede de interações formigas-diásporos na área estudada é composta por espécies generalistas. Na rede, as espécies de diásporos foram visitadas por muitas espécies de formigas e a maioria das espécies de formigas explorou diferentes espécies de diásporos. Em geral, as relações planta-frugívoro tendem a apresentar pouca especialização (MELLO, 2011; PASSOS E OLIVEIRA, 2003), com a maioria das espécies de frugívoros tendo comportamento generalista e oportunista, em que o espectro de frutos visitados por diferentes espécies comumente se sobrepõe (BLÜTHGEN, 2011).

Algumas espécies de formigas apresentaram altos valores de dependência e assimetria, resultantes de poucos registros de interações (um ou dois) com apenas uma espécie de diásporo (p.ex. *Odontomachus chelifer* com *Protium brasiliense* e *Camponotus* sp1 com *Piper amplum*). Isso indica que essas espécies vegetais não são especialistas na comunidade de formigas, mas, provavelmente, parceiros ocasionais e que não possuem frutos como um recurso frequente na dieta desses insetos. Outra explicação para baixa amostragem, e consequentemente alto valor de dependência, de algumas espécies pode ser o período de observação de interações exclusivamente diurno. Espécies preferencialmente noturnas como *Odontomachus chelifer* (RAIMUNDO *et al*, 2009) foram pouco amostradas. Entre as plantas, *Niedenzuella acutifolia* interage apenas com a espécie generalista de formiga *Wasmannia auropunctata*, resultando em um vértice bastante influenciado na rede e com uma alta assimetria de dependência. A provável razão para as poucas interações com *N. acutifolia* é porque esta espécie possui frutos secos que parecem não ser atrativos para as formigas, já que estas buscam nos diásporos recursos energéticos, como polpa, arilo ou elaiossomo (FARNESE *et al*, 2011; LEAL *et al*, 2007; PIZO E OLIVEIRA, 2001).

As espécies *Pheidole* sp4, *P. radoszkowskii*, *Wasmannia auropunctata* e *P. sigillata* possuem as maiores forças de interação encontradas na rede para as formigas, o que torna essas espécies importantes na estrutura geral da rede e importantes dentro da comunidade como um todo, para manter os padrões encontrados. Dentre as plantas, *Guarea guidonia* apresentou a maior força de interação da rede (10,85), enquanto *Miconia prasina*, *Ocotea schottii*, *Protium brasiliense*, *Erythroxylum pulchrum*, *Cytherexylum myrianthum*, *Ficus insipida* e *Paulinia micrantha* apresentaram valores que variaram entre dois e quatro para força de interação. Essas espécies se conectam a muitas outras dentro da rede, gerando o padrão aninhado. O aninhamento parece ser um padrão em redes mutualistas, tornando as redes coesas, com espécies generalistas interagindo entre si e formando um núcleo central de interações (BASCOMPTE *et al*, 2003). A literatura relata que o padrão assimétrico das redes pode ser gerado pela alta abundância de algumas espécies, que apresentariam maiores

frequências de interações (VÁSQUEZ *et al*, 2007). Contudo, espécies muito abundantes na área de estudo, como *Pachycondyla striata* (obs. pessoal) não apresentaram elevados registros de interações. Apesar de *Guarea guidonia* e *Miconia prasina* serem espécies pioneiras e bastante frequentes na área, outras espécies abundantes, como *Niendenzuella acutifolia* e *Psychotria leiocarpa*, apresentaram poucos registros de interações. Portanto, na Ilha da Marambaia os padrões de conexões da rede podem ser estruturados por mais de um fator, como a abundância e o tipo de fruto (ex.: seco x carnosos) e não só pela abundância de indivíduos.

A análise de módulos na projeção unipartida das espécies de formigas da rede resultou em dois módulos distintos de formigas (Figura 13). Contudo, a modularidade foi baixa ($M = 0,10$), provavelmente devido ao alto generalismo da rede, como indicado pelo alto valor de conectância ($C = 0,59$), que mostra que as espécies compartilham intensamente os recursos. Elevados valores de modularidade geralmente são encontrados em redes de mutualismo simbióticos, que apresentam alto grau de especialização e compartimentalização (DÁTTILO *et al*, 2013; GUIMARÃES *et al*, 2007; THOMPSON 2005). A ausência de uma alta modularidade é comum em redes de dispersão de sementes (DONATTI *et al*, 2011), que costumam analisar apenas um grupo taxonômico. A análise de redes de dispersão com vários grupos taxonômicos distintos leva a redes modulares (DONATTI *et al*, 2011; MELLO *et al*, 2011), levando a conclusão que a dispersão de sementes é um mosaico de sub-serviços prestados por grupos distintos de frugívoros (MELLO *et al*, 2011). A baixa modularidade na rede deste estudo, em que há apenas uma família monofilética (Formicidae), pode indicar que as formigas prestam um sub-serviço dentro da rede global do processo de dispersão. Além disso, a alta conectância da rede mostra que as diferentes espécies realizam um papel redundante na comunidade, interagindo com os mesmos diásporos e garantindo que o serviço continue sendo prestado mesmo que algumas espécies de formigas estejam ausentes.

Diferente do encontrado por Christianini *et al*. (2011) no Cerrado, as formigas cultivadoras de fungos (Myrmicinae: Attini) não interagiram com um subgrupo distinto de espécies vegetais, agrupando-se no mesmo módulo de várias espécies onívoras. Contudo, com exceção de *Odontomachus chelifer*, as espécies carnívoras apresentaram-se em um módulo distinto. Apesar da modularidade não ser acentuada, a localização dessas guildas em diferentes módulos pode indicar que essas espécies utilizam recursos (diásporos) distintos. As formigas, principalmente as carnívoras e onívoras, preferem diásporos ricos em lipídios, recurso energético para as formigas (PIZO E OLIVEIRA, 2001). Entretanto, as formigas cultivadoras de fungos precisam de recursos com alta quantidade de água para desenvolvimento dos fungos (CHRISTIANINI *et al*, 2011). Frutos com mais carboidratos possuem maior quantidade de água e menos lipídios (JORDANO, 1995) e, portanto, devem ser atrativos para as Attini. Uma análise da composição química dos diásporos poderia revelar se esse é o fator separando os módulos encontrados.

5.5. CONCLUSÕES

As formigas interagiram frequentemente com diásporos em floresta secundária na Ilha da Marambaia, sem necessariamente remover os frutos. Mesmo assim, a atuação das formigas pode beneficiar as plantas por aumentar a taxa de germinação de algumas espécies.

Os fatores bióticos, como a presença de recursos como polpa e arilo, mostraram-se mais influentes sobre o número de interações do que os fatores abióticos. Dessa forma, estes últimos podem ser influentes somente em condições bastante restritivas, que não ocorreram na área de estudo.

A riqueza de recursos disponíveis para interação conduziu a um aumento do número de registros de interações. Assim, a diversidade de diásporos sustenta os altos valores de registros de interações que ocorrem na área. Essa diversidade é importante, portanto, para manter a diversidade de interações. A perda de espécies vegetais pode ter um efeito ainda maior sobre as interações, além do efeito direto sobre as espécies que interagem com a planta. Áreas pouco diversas em recursos podem não apresentar uma riqueza elevada de interações.

As interações entre formigas e diásporos foram generalizadas e espécies de formigas interagiram com várias espécies de diásporos e estas, por sua vez, eram limpas ou removidas por várias espécies de formigas. As diversas espécies de formigas envolvidas nas interações realizam um papel redundante uma em relação à outra, dado que interagem com as mesmas espécies de diásporos. As espécies que removem os diásporos executam um serviço diferenciado e, portanto, possuem um papel complementar àquelas que apenas limpam os diásporos. Contudo, a redundância de papéis permite que o serviço de limpeza seja sempre executado, mesmo que algumas espécies de formigas estejam ausentes. Dessa forma, a rede de interações formiga-diásporo parece robusta a perda de espécies, o que pode ser confirmado por análises futuras.

A baixa modularidade encontrada na rede é comum em redes de dispersão restritas a um único grupo taxonômico de frugívoros. Todavia, a modularidade é maior em redes que incluam mais de um grupo taxonômico. O papel das formigas dentro do serviço de dispersão ainda não é compreendido. Estudos futuros podem indicar se formigas também formam módulos distintos dentro da rede, ou se executam um papel redundante comparado a grupos como aves e mamíferos.

5.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES-JR, P. R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, v. 117, p.1227-1239, 2008.
- ARMBRECHT, I.; PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. **Science**, v. 304, p.284-286, 2004.
- BASCOMPTE, J. Networks in ecology. **Basic and Applied Ecology**, v. 8, n. 6, p. 485-490, 2007.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, n.1, p.567-593, 2007.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 100, n. 16, p.9383-9387, 2003.
- BATAGELJ, V.; MRVAR, A. PAJEK - Program for large network analysis. 1998.
- BERG, R. Y. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersion by ants. **Australian Journal of Botany**, v. 23, p. 475-598, 1975.
- BERNSTEIN, R. A. Schedules of foraging activity in species of ants. **Journal of Animal Ecology**, v. 48, p. 921-930, 1979.
- BLÜTHGEN, N. Interações planta-animais e a importância funcional da biodiversidade. In: DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILIGARDI, H. M. (Orgs). **Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Rio de Janeiro: Technical Books, 2011, p. 261-272.
- BOND, W. J.; SLINGSBY, P. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications. **South African Journal of Science**, v. 79, p. 231-233. 1983.
- BROWN, W. L. A comparison of the Hylean and Congo-West African forest ant faunas. Pages 161-185. In: MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S.; DUCKWORTH, W. D. (eds). **Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review**. Washington D.C., USA: Smithsonian Institution Press, 1973.
- CHRISTIANINI, A. V. MAYHÉ-NUNES, A. J. OLIVEIRA, P. S. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, p. 343-351, 2007.

- CHRISTIANINI, A. V. MAYHÉ-NUNES, A. J. OLIVEIRA, P. S. Exploitation of Fallen Diaspores by Ants: Are there Ant-Plant Partner Choices? **Biotropica**, v.44, n.3, p.360-367, 2012.
- CONDE, M. M. S.; LIMA, H. R. P.; PEIXOTO, A. L. Aspectos florísticos e vegetacionais da Marambaia, Rio de Janeiro, Brasil. In: MENEZES, L. F. T.; PEIXOTO, A. L.; ARAÚJO, D. S. D. (Eds). **História Natural da Marambaia**. Seropédica: EDUR, 2005, p. 133 – 168.
- CONNELL, J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in the rain forest trees. In: DEN BOER, P.J.; GRADWELL, G.R., (Eds). **Dynamics of populations**. Holanda: Centre for Agriculture Publications and Documentation, 1971, p. 298 – 310.
- COSTA, U. A. S.; OLIVEIRA, M.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Dispersão de sementes por formigas em remanescentes de floresta atlântica nordestina. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p.231-233, 2007.
- DÁTTILO, W.; IZZO, T. J.; VASCONCELOS, H. L. RICO-GRAY, V. Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant-plant networks. **Arthropod-Plant Interactions**, v.4, n.4, p. 455-461, 2013.
- DAVIDSON, D. M. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. **Ecology**, v. 58, p. 725- 737, 1977.
- DÍAZ-CASTELAZO, C.; RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S.; CUAUTLE, M. Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality and ant foraging patterns. **Écoscience**, v. 11, n. 4, p. 472-481, 2004.
- DONATTI, C.I.; GUIMARÃES, P.R.; GALETTI, M.; PIZO, M.A.; MARQUITTI, F.M.D.; DIRZO, R. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. **Ecology Letters**, v. 14, p.773–781, 2011.
- FARNESE, F. S.; CAMPOS, R. B. F.; FONSECA, G. A. Dispersão de diásporos não mirmecocóricos por formigas: influência do tipo e abundância do diásporo. **Revista Árvore**, v. 35, n. 1, p. 125-130, 2011.
- FOURNIER, L. A. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en arboles. **Turrialba**, v. 24, n. 4, p. 422-423, 1974.
- GARSKE, C. E. S. **Estudo populacional da família Muscicapidae (Aves – Passeriformes) no Centro de Adestramento da Ilha da Marambaia (CADIM), Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro** [Monografia]. Seropédica, RJ: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 2001.

- GENINI, J.; GALETTI, M.; MORELLATO, L. P. C. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. **Flora**, v. 204, p. 131–145, 2009.
- GUIMARÃES-JR, P. R; COGNI, R. Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: edge effect in a highland forest in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 303–307, 2002.
- GUIMARÃES-JR, P.; GUIMARÃES, P. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling & Software**, v. 21, n.10, p.1512–1513, 2006.
- GUIMARÃES, P.R.; RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P.S.; IZZO, T.J. REIS, S.F.; THOMPSON, J.N. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. **Current biology**, v. 17, n. 20, p.1797–1803, 2007.
- GUIMERÁ, R.; AMARAL, L.A.N. Functional cartography of complex metabolic networks. **Nature**, v. 433, p.895–900, 2005.
- HINTZE, A.; ADAMI, C. Evolution of complex modular biological networks. **PLoS Computational Biology**, v. 4, n. 2, p. 1-12, 2008.
- HUGHES, L.; WESTOBY, M. Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants. **Ecology**, v. 71, p. 138-148, 1990.
- JANZEN, D. H. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution**, v. 20, p. 249- 275, 1966.
- JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**, v. 104, p.501 – 528, 1970.
- JORDANO, P. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. **American Naturalist**, v. 145, n. 2, p.163–191, 1995.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 170-178, 1998.
- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. **Annals of Botany**, v. 99, p. 885–894, 2007.
- LEVEY, D.J.; BYRNE, M.M. Complex Ant-Plant Interactions: Rain-Forest Ants as Secondary Dispersers and Post-Dispersal Seed Predators. **Ecology**, v. 74, n. 6, p.1802-1812, 1993.
- LEVIEUX, J. La nutrition des fourmis tropicales. I. Cycle d'activité et régime alimentaire de *Camponotus soton* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 22, p. 381-390, 1975.

- LEVINE, J.M.; MURRELL, D.J. The Community-Level Consequences of Seed Dispersal Patterns. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p.549–574, 2003.
- LEVINGS, S. C. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. **Ecological Monographs**, v. 53, p. 435-455, 1983.
- LIMA, M. H. C.; OLIVEIRA, E. G.; SILVEIRA, F. A. O. Interactions between Ants and Non-myrmecochorous Fruits in *Miconia* (Melastomataceae) in a Neotropical Savanna. **Biotropica**, v. 45, n. 2, p. 217–223, 2012.
- MATTOS, C. L. V. Caracterização climática da Restinga da Marambaia. In: MENEZES, L. F. T.; PEIXOTO, A. L.; ARAÚJO, D. S. D. (Eds). **História Natural da Marambaia**. Seropédica, RJ: EDUR, 2005, p. 55 – 66.
- MELLO, M.A.R.; MARQUITTI, F.M.D.; GUIMARÃES, P.R.; KALKO, E.K.V.; JORDANO, P.; AGUIAR, M.A.M. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat–and bird– fruit networks. **Oecologia**, v. 167, p. 131-140, 2011.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C (org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Campinas: Unicamp/Fapesp, 1992, p.112-140.
- OLIVER, T.H.; LEATHER, S.R.; COOK, J.M. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants. **Journal of Evolution Biological**, v. 21, p. 1597 – 1608, 2008.
- OLIVEIRA, P. S.; GALETTI, M.; PEDRONI, F.; MORELLATO, L. P. C. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). **Biotropica**, v. 27, p. 518–522, 1995.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, v.90, p.517-528, 2002.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v.19, p.261-270, 2003.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oecologia**, v. 139, p. 376–382, 2004.
- PEREIRA, M.G.; TAVARES, L.F.M.; SCHULTZ, N. Aporte e decomposição da serapilheira na Floresta Atlântica, Ilha da Marambaia, Mangaratiba, RJ. **Ciência Florestal**, v. 18, n. 4, p.443–454, 2008.

- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, v.85, p.669-674, 1998.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Biotropica**, v.32, p.851-861, 2000.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. **Plant Ecology**, v.157, p.37-52, 2001.
- PORTELA, R.C.Q.; SANTOS, F.A.M. Produção e espessura da serapilheira na borda e interior de fragmentos florestais de Mata Atlântica de diferentes tamanhos. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 2, p.271-280, 2007.
- RAIMUNDO, R.L.G.; FREITAS, A.V.L.; OLIVEIRA, P.S. Seasonal Patterns in Activity Rhythm and Foraging Ecology in the Neotropical Forest-Dwelling Ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 102, n. 6, p.1151–1157, 2009.
- REYS, P.; GALETTI, M.; MORELLATO, L. P. C.; SABINO, J. Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no Rio Formoso, Mato Grosso do Sul. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 1-10, 2005.
- RICO-GRAY, V. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 38, p. 173-181, 1989.
- RICO-GRAY, V. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of coastal Veracruz, Mexico. **Biotropica**, v. 25, p. 301-315, 1993.
- RICO-GRAY, V.; GARCIA-FRANCO, J.G.; PALACIOS-RIOS, M.; DÍAZ-CASTELAZO, C.; PARRA-TABLA, V.; NAVARRO, J. A. Geographical and Seasonal Variation in the Richness of Ant-Plant Interactions in Mexico. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p.190–200, 1998.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- RUBIM, P.; NASCIMENTO, H. E. M.; MORELLATO, L. P. C. Variações interanuais na fenologia de uma comunidade arbórea de floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Acta botanica brasílica**, v. 24, n. 3, p. 756-764, 2010.
- SANTANA, F.D.; CAZETTA, E.; DELABIE, J.H.C. Interactions between ants and non myrmecochorous diaspores in a tropical wet forest in southern Bahia , Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 29, p.71–80, 2013.

- SILVA, L. M. S. **Chuva de Sementes na Ilha da Marambaia, RJ** [Monografia]. Seropédica, RJ: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 2013.
- SILVEIRA, F.A.O.; MAFIA, P.O.; LEMOS-FILHO, J.P. FERNANDES, G. W. Species-specific outcomes of avian gut passage on germination of Melastomataceae seeds. **Plant Ecology and Evolution**, v. 145, n. 3, p.1–6. 2012.
- THOMPSON, J.N. **The geographic mosaic of coevolution**. Chicago: University of Chicago Press, 2005.
- VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 2^aed. Berlin: Springer-Verlag, 1982.
- VÁZQUEZ, D. P.; MELIÁN, C. J.; WILLIAMS, N. M.; BLÜTHGEN, N.; KRASNOV, B. R.; POULIN, R. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, v. 116, p. 1120-1127, 2007.
- WARREN IL, R.J.; BAHN, V.; BRADFORD, M.A. Temperature cues phenological synchrony in ant-mediated seed dispersal. **Global Change Biology**, v. 17, p. 2444–2454, 2011.
- WILBY, A.; SHACHAK, M. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. **Oecologia**, v. 125, p. 495–503, 2000.
- WOLDA, H. Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, p. 369- 381, 1978.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 1999.

6. CAPÍTULO 2

Remoção de diásporos não-mirmecocóricos por formigas em floresta secundária, na Ilha da Marambaia, RJ



Foto: B.F. Silva

6.1. INTRODUÇÃO

Dispersão é a partida do diásporo, unidade dispersora, da planta-mãe (HOWE E SMALLWOOD, 1982). Entre as vantagens evolutivas promovidas pelo processo de dispersão está a chegada de diásporos em locais distantes da planta-mãe, aumentando as chances de sobrevivência das plântulas, de germinação das sementes e do recrutamento de novos indivíduos, já que as taxas de mortalidade devido à competição são maiores próximos aos parentais (JANZEN, 1970; CONNELL, 1971). Além disso, a dispersão permite a colonização de novas áreas, ampliando a distribuição original da espécie. Outra vantagem é a dispersão direta, em que diásporos são dispersos e depositados em sítios favoráveis à germinação e, conseqüentemente ao desenvolvimento da plântula (WENNY, 2001).

A remoção dos diásporos para locais distantes da planta-mãe constitui uma etapa importante do processo de dispersão. A retirada de diásporos pode ser realizada por diversos agentes de dispersão, dentre os quais estão as formigas (RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007), que removem rapidamente os diásporos disponíveis no solo, diminuindo as chances de ataques por predadores e patógenos (SANTANA *et al*, 2013). Em geral, os diásporos com altas concentrações de lipídios e carboidratos são rapidamente removidos pelas formigas, pois oferecem recursos que são componentes importantes da sua dieta (BERNSTEIN, 1975; CAZETTA *et al*, 2008; FARJI-BRENER E MEDINA, 2000; PIZO E OLIVEIRA, 2001; SANTANA *et al*, 2013). O mesmo acontece com diásporos pequenos, que são frequentemente removidos e levados a maiores distâncias em comparação com diásporos maiores (CHRISTIANINI *et al*, 2007; PIZO E OLIVEIRA, 2001). Sendo assim, as características morfo-químicas e o tamanho dos diásporos são determinantes para ocorrência da remoção, especialmente por formigas (SANTANA *et al*, 2013).

Geralmente, as formigas removem diásporos a curtas distâncias, mas há registros de remoções de até 25 m de distância (CHRISTIANINI *et al*, 2007). Devido às curtas distâncias de remoção, as formigas parecem ter um papel importante na dinâmica local das populações das diferentes espécies vegetais, redistribuindo as sementes nas imediações das plantas-mãe (CHRISTIANINI E OLIVEIRA, 2010).

O destino dos diásporos é frequentemente o ninho, onde são limpos e depositados nas lixeiras, que podem se localizar em câmaras subterrâneas ou na superfície do solo (FARJI-BRENER E MEDINA, 2000). A lixeira externa é potencialmente importante para as plantas (FARJI-BRENER E MEDINA, 2000), já que o solo dos ninhos possui condições edáficas e microclimáticas diferenciadas, com maiores quantidades de nutrientes, o que favorece a germinação das sementes (FARJI-BRENER E MEDINA, 2000; PASSOS E OLIVEIRA, 2002). Entretanto, a remoção pode ser feita por formigas granívoras, o que é geralmente considerado como predação (CHRISTIANINI E OLIVEIRA, 2010; SANTANA *et al*, 2013). No entanto, a remoção por esta guilda de formigas também pode beneficiar a planta e seu recrutamento, desde que algumas das sementes carregadas não sejam predadas (WILBY E SHACHAK, 2000; CHRISTIANINI *et al*, 2010).

Considerando as vantagens obtidas pelas plantas ao serem removidas por formigas e a influência dos fatores morfo-químicos sobre as remoções, o objetivo do capítulo é determinar as taxas de remoção, distância e destino de algumas espécies de diásporos ocorrentes em trecho de floresta secundária da Ilha da Marambaia, avaliando se as características morfológicas dos frutos afetam essas variáveis. Para isso, procurou-se responder as seguintes questões:

- (1) Quanto as formigas removem dos diásporos caídos no solo? E quanto tempo as formigas demoram em realizar essa remoção?
- (2) As características morfológicas e morfométricas influenciam a quantidade de frutos removidos?
- (3) Quais as distâncias que as formigas conseguem remover esses diásporos?
- (4) Qual o destino dos diásporos carregados pelas formigas?

6.2. MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1. Área de estudo

Realizamos o estudo em um trecho de floresta secundária localizado na Ilha da Marambaia (23° 02' S; 43° 35' O) (Figura 1), pertencente à Restinga da Marambaia, localizada na zona oeste do Rio de Janeiro e em parte dos municípios de Itaguaí e Mangaratiba, na Baía de Sepetiba. A face norte da ilha está voltada para a Baía de Sepetiba, enquanto a porção sul é banhada pelo Oceano Atlântico (CONDE *et al*, 2005).

A Ilha da Marambaia possui diferentes formações vegetais, entre formações herbáceas, arbustivas e arbóreas. A diversidade de formações tem relação com os processos geológicos de formação da ilha, que originaram solos com diferentes níveis de saturação hídrica (MENEZES E ARAUJO, 2005). Entre as formações mais comuns encontram-se o manguezal, a restinga e a floresta atlântica de encosta (CONDE *et al*, 2005). Utilizada como fazenda durante os séculos XVII a XIX, a área teve a vegetação da floresta de encosta removida e encontra-se hoje em estágio secundário de sucessão (GOÉS *et al*, 2005). Atualmente, o local pertence à Marinha do Brasil e sedia o Centro de Avaliação da Ilha da Marambaia (CADIM).

O clima, segundo classificação de Köppen, é Aw - Clima Tropical Chuvoso, com temperaturas médias mensais superiores a 20 °C, com os meses mais frios entre junho e agosto (temperatura mínima média por volta de 18 °C) e os meses mais quentes entre dezembro a março (temperatura máxima média por volta de 30 °C) (MATTOS, 2005). A precipitação é elevada, com média anual superior a 1000 mm, sendo que as chuvas são abundantes, principalmente ao longo dos meses de novembro a março, quando os índices pluviométricos médios são superiores a 100 mm (MATTOS, 2005).

Utilizamos dois trechos de Floresta Atlântica secundária, próximas a área chamada “Gruta da Santa”. As duas trilhas possuem altitude entre 50 e 80 m (GARSKE, 2001) e seguem paralelas a uma distância de 15-30m e, para fins de análise, consideramo-las como única. As trilhas possuem cerca de 700 e 250 m de extensão. A vegetação da área varia entre 10 a 20 m de altura e o sub-bosque é composto, principalmente, por espécies de Melastomataceae e Rubiaceae (obs. pessoal) e com alguns trechos de alta densidade de bambus (obs. pessoal).

6.2.2. Espécies vegetais estudadas

Avaliamos a taxa de remoção, o destino e a distância dos diásporos para as seguintes espécies vegetais: *Miconia calvescens* DC. (Figura 14A), *Miconia prasina* (Sw.) DC. (Figura 14B), *Psychotria leiocarpa* Cham. & Schltdl. (Figura 14C) e *Inga edulis* Mart. (Figura 14D). As espécies de *Miconia* apresentam frutos carnosos, bacóides, com sementes envolvidas em polpa, rica em água e carboidratos (BARROSO *et al*, 1999; CORTEZ E CARMELLO-GUERREIRO, 2008). Estes frutos são dispersos primariamente por pássaros (ANTONINI, 2006). *Miconia calvescens* possui frutos menores ($0,42 \pm 0,05\text{cm} \times 0,37 \pm 0,04\text{cm}$), e *M. prasina* possui frutos um pouco maiores ($0,51 \pm 0,04\text{cm} \times 0,42 \pm 0,04\text{cm}$). O gênero *Psychotria* possui frutos carnosos, drupóides, do tipo nuculânio, ricos em carboidratos e compostos secundários (BARROSO *et al*, 1999; SANTANA *et al*, 2013). *Psychotria leiocarpa* possui frutos de tamanho médio $0,57 \pm 0,09\text{cm} \times 0,49 \pm 0,06\text{cm}$. Já as espécies do gênero *Inga* possuem frutos secos, deiscentes, do tipo legume, com sementes recobertas por sarcotesta branca (BARROSO *et al*, 1999). As sementes de *Inga edulis* são a sua unidade dispersora e possuem $1,20 \pm 0,17\text{cm} \times 0,77 \pm 0,13\text{cm}$.



Figura 14 - Espécies de diásporos utilizados nos experimentos de remoção por formigas. A. Frutos de *Miconia calvescens*; B. Frutos de *Miconia prasina*; C. Frutos de *Psychotria leiocarpa*; D. Sementes de *Inga edulis*, com formigas interagindo em sua superfície.

6.2.3. Taxa de remoção dos diásporos

Para mensurar a taxa de remoção dos diásporos, estabelecemos dois transectos em um total de 0,5 km, ao longo do qual foram estabelecidas estações de amostragem a cada 10 m. Sorteamos 15 estações nas quais disponibilizamos diásporos protegidos por cercas de tela (20 x 20 x 12 cm), fixadas no solo por arames de 2 cm (gaiola), de forma a permitir o acesso das formigas e impedir perturbações por vertebrados. Em cada estação colocamos quatro diásporos de uma única espécie, totalizando 60 diásporos de cada espécie. Marcamos os diásporos com um pequeno ponto de caneta marcadora, para identificar os frutos disponibilizados no experimento.

Montamos o experimento às 07:00 h e, após 12 h e 24 h da montagem realizamos a contagem dos diásporos removidos. Consideramos o diásporo removido se não o encontramos em um raio de 30 cm da gaiola. Realizamos o experimento para cada uma das quatro espécies avaliadas, dentro do tempo de frutificação de cada uma e repetindo de acordo com as limitações da quantidade de frutos disponíveis. Utilizamos testes de qui-quadrado (ZAR, 1999) para verificar as diferenças das taxas de remoção entre as quatro espécies estudadas e testes de proporção para uma amostra, para avaliar diferenças entre o número de diásporos removidos às 12 h e às 24h, para cada espécie observada e no total geral. Testamos também se diásporos de maior tamanho (comprimento do diásporo) influenciam negativamente na taxa de remoção através da análise de correlação de Spearman (ZAR, 1999).

6.2.4. Destino e distância de remoção dos diásporos

Para avaliar o destino dos diásporos, selecionamos um indivíduo frutificando de cada espécie, embaixo do qual estabelecemos radialmente três estações, distantes cerca de um

metro entre si. As estações eram compostas por um papel filtro (10 x 12 cm) como substrato, onde depositamos dois diásporos, totalizando seis diásporos por espécie. Observamos as estações à espera da remoção pelas formigas, que foram acompanhadas até alcançarem o ninho ou desaparecerem na serapilheira e, então, medimos a distância de remoção. Cada diásporo era repostado quando ocorria remoção e as observações foram feitas ao longo de vários dias durante o período de frutificação da espécie.

Testamos se havia diferenças entre os destinos dos frutos (ninho x serapilheira), para cada espécie, utilizando testes de proporção para uma amostra (Zar, 1999). Utilizamos análise de correlação de Spearman para testar se o tamanho dos diásporos influencia a distância de remoção (Zar, 1999). Nossa previsão é que maiores diásporos são removidos a distâncias mais curtas. O comprimento do diásporo foi utilizado como medida do tamanho.

6.3. RESULTADOS

As espécies apresentaram taxas distintas de remoção ($\chi^2 = 85,87$; $p < 0,001$), com as espécies de *Miconia* possuindo as maiores taxas (*M. calvescens* = 65,8%; *M. prasina* = 58,3%; Figura 14), enquanto *Psychotria leiocarpa* apresentou uma remoção de apenas 2,1% dos frutos. A remoção foi maior nas primeiras 12 h ($\chi^2 = 79,56$; $p < 0,001$), aumentando, no máximo, 10,8% nas 24 h (Figura 14). Somente *Psychotria leiocarpa* não apresentou diferenças entre a remoção às 12 h e às 24 h. Maiores tamanhos dos diásporos não promovem menores taxas de remoção ($S = 18$; $p = 0,17$; Figura 15).

A distância média que os diásporos foram carregados por formigas variou de zero a 300,7 cm (Figura 16). A maior distância de remoção observada foi de 471 cm, na remoção de um diásporo de *Miconia prasina* até o ninho. As espécies que removeram os diásporos foram *Atta sexdens rubropilosa* e espécies de *Pachycondyla*. O tamanho dos diásporos não influenciou a distância de remoção pelas formigas ($S = 8$; $p = 0,63$; Figura 17).

Os diásporos das espécies *Miconia calvescens* e *Inga edulis* foram removidos majoritariamente para o ninho de formigas ($\chi^2 = 61,78$; $p < 0,001$ e $\chi^2 = 11,52$; $p < 0,001$, respectivamente; Figura 18). Na maioria das remoções de *Miconia prasina*, as formigas não alcançaram os ninhos e os diásporos foram abandonados na serapilheira ($\chi^2 = 9,60$; $p = 0,001$; Figura 18). Não foram observadas remoções em *Psychotria leiocarpa* durante os experimentos de observação do destino da remoção.

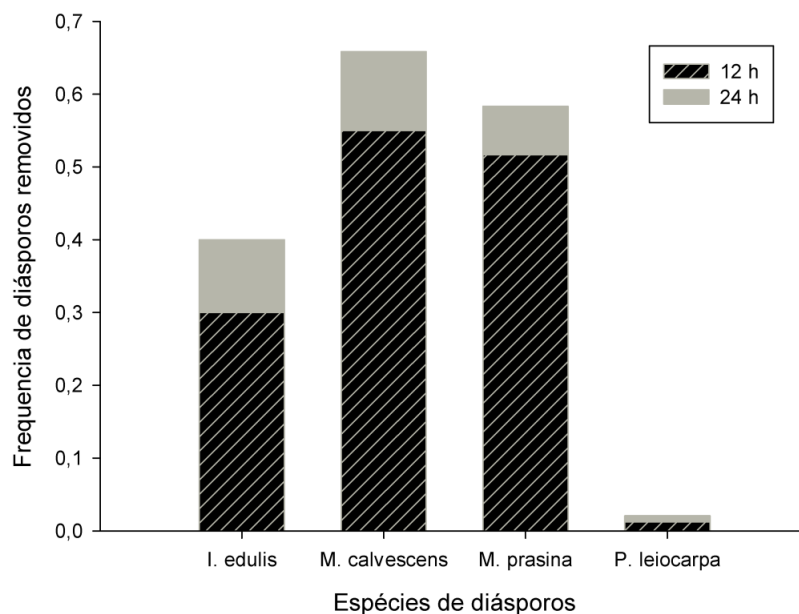


Figura 15- Frequência de diásporos das quatro espécies vegetais estudadas (*Miconia prasina*, *Miconia calvescens*, *Psychotria leiocarpa* e *Inga edulis*) removidos em trecho de floresta secundária, na Ilha da Marambaia, RJ. Em preto hachurado estão as frequências de remoções nas primeiras 12 h e, em cinza, as frequências das demais 12 h, até completar 24 h.

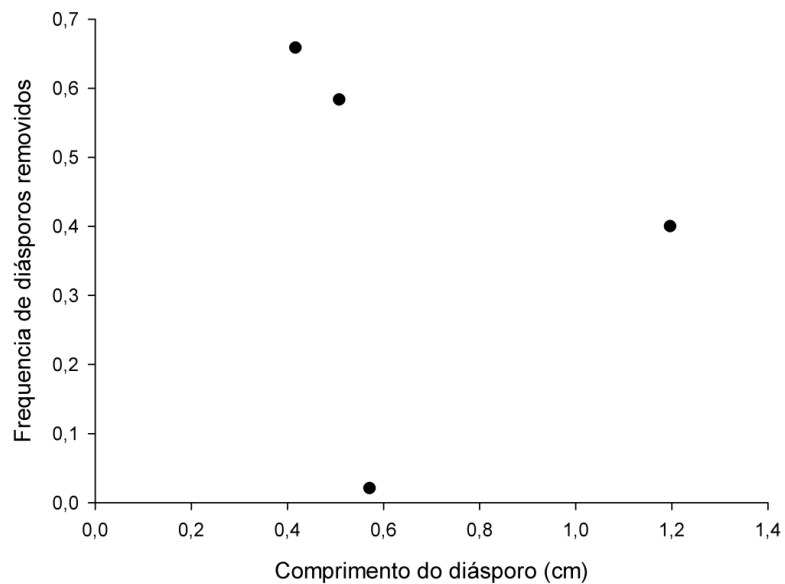


Figura 16- Relação entre comprimento do diásporo (cm) e frequência de diásporos removidos. O aumento do tamanho do diásporo não leva a redução do número de remoções pelas formigas ($p = 0,17$).

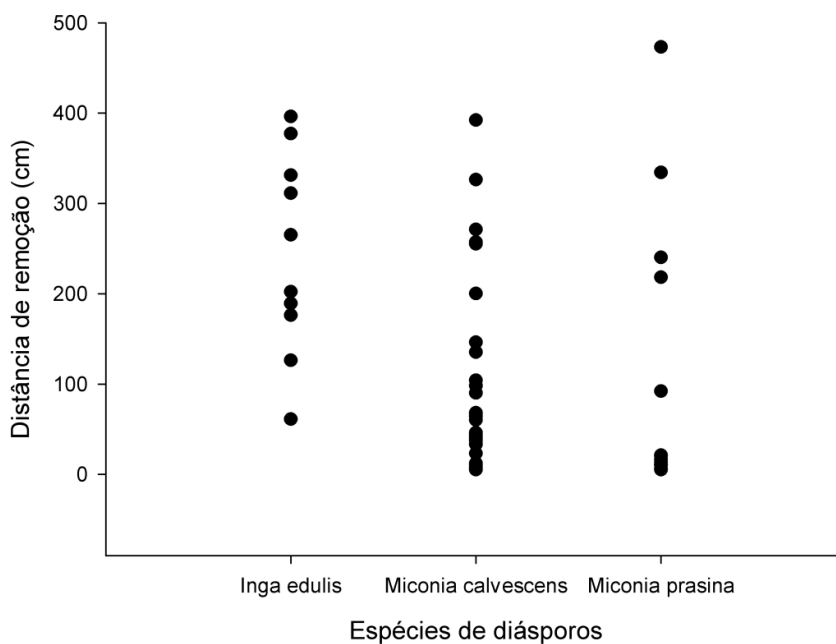


Figura 17- Distância média de remoção (em cm) pelas formigas dos diásporos de três espécies vegetais (*Miconia prasina*, *Miconia calvescens* e *Inga edulis*), na Ilha da Marambaia, RJ. Não foram observadas remoções dos diásporos da espécie *Psychotria leiocarpa*.

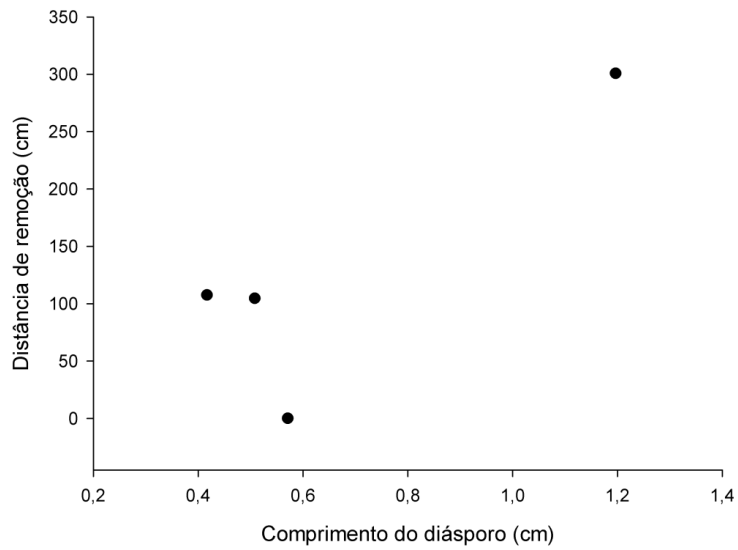


Figura 18 - Relação entre comprimento do diásporo (cm) e distância média de remoção (cm) pelas formigas. Não há relação entre o tamanho do diásporo e a distância a qual as formigas podem levá-lo ($p = 0,63$).

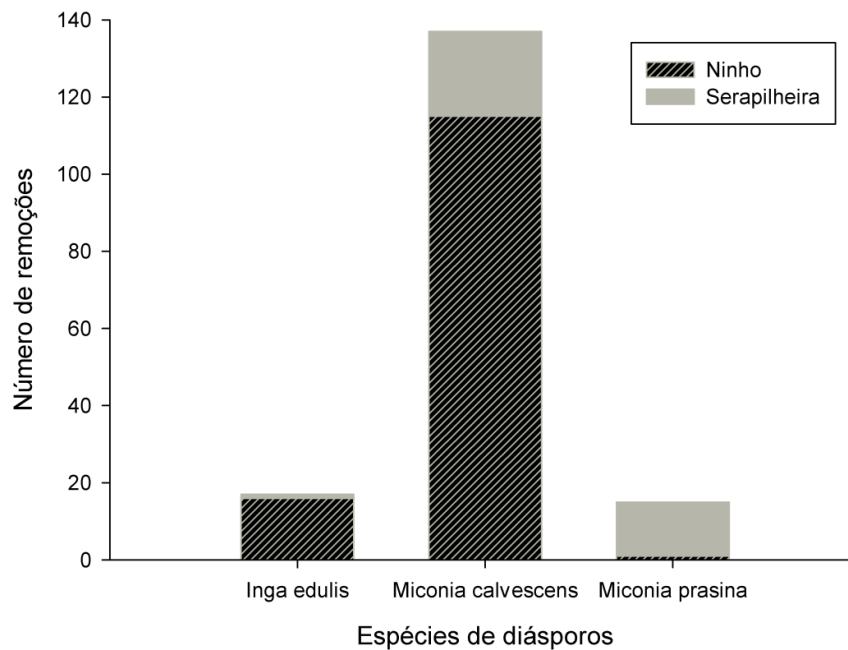


Figura 19- Número de remoções de diásporos observadas em três espécies vegetais (*Miconia prasina*, *Miconia calvescens* e *Inga edulis*) e o destino para o qual os diásporos foram levados (ninho = barra preta hachurada; serapilheira = barra cinza).

6.4. DISCUSSÃO

A remoção dos diásporos ocorreu logo nas primeiras doze horas de disponibilidade. A rápida remoção dos diásporos favorece a planta, visto que diminui o tempo de exposição a predadores e patógenos (SANTANA *et al.* 2013). Diásporos que permanecem no solo podem sofrer predação durante a noite, quando roedores estão ativos (PASSOS E OLIVEIRA, 2002; MENDONZA E DIRZO, 2007). Além disso, o maior tempo de permanência no solo pode levar ao ataque de fungos aos diásporos, levando à perda de sementes (AUGSPURGER E KELLY, 1984; GUIMARÃES E COGNI, 2002; PASSOS E OLIVEIRA, 2002) e a consequente diminuição do recrutamento. Assim, a atuação das formigas permite que a concentração de diásporos sob as plantas-mãe diminua, dificultando assim a competição intra-específica de plântulas (HOWE E SMALLWOOD, 1982) e fazendo com que a planta-mãe perca menos diásporos, seja por predadores ou por patógenos.

As taxas de remoção foram diferenciadas entre as espécies. As espécies de *Miconia* apresentaram taxas de remoção superiores a 50% nas 24 h. *Miconia* possui frutos com alto teor de carboidratos, recurso necessário e bastante procurado pelas formigas (BERNSTEIN, 1975; FARJI-BRENER E MEDINA, 2000), o que explica as altas taxas de remoção apresentadas pelas espécies do gênero. Já *Inga edulis* teve remoção de 40% dos diásporos. As sementes desta espécie são recobertas por sarcotesta, um apêndice semelhante ao arilo (VAN DER PIJL, 1982). Assim como o arilo, a sarcotesta parece ser um recurso nutritivo para as formigas, atraindo-as e promovendo a remoção dos diásporos.

Quanto à *Psychotria leiocarpa*, apenas 2% dos diásporos foram removidos. A baixa remoção desses diásporos pode se dever à presença de compostos secundários nos frutos de *Psychotria* (CAZETTA *et al.*, 2008), que são importantes como defesa química, evitando a predação e impedindo o ataque por patógenos (CAZETTA *et al.*, 2008). Entretanto, estes compostos secundários podem levar também a reduções na dispersão, já que os dispersores também tenderiam a evitar frutos com esses tipos de compostos (SANTANA *et al.*, 2013). Assim, os frutos com compostos secundários possuem chances de sobreviver mais tempo abaixo das plantas-mãe, mas tem menor chance de serem dispersos, mantendo-se apenas localmente (SANTANA *et al.*, 2013), sem uma ampliação de sua distribuição geográfica promovida por dispersores.

O tamanho do diásporo não influenciou a taxa de remoção. Contudo, percebe-se que, com exceção de *P. leiocarpa*, os frutos menores parecem ser mais removidos que os maiores, como *M. calvescens*, que apresenta os menores frutos usados no experimento e que apresentou a maior taxa de remoção. Além de não possuírem compostos secundários, os frutos dessa espécie são ricos em compostos primários nutritivos para as formigas, que evitam frutos com compostos secundários (SANTANA *et al.*, 2013). Ao mesmo tempo, para que ocorra a remoção dos frutos com compostos primários, é preciso que a formiga seja capaz de carregar o diásporo. Portanto, o tamanho dos diásporos é um fator limitante, sendo que frutos maiores são menos removidos (PIZO E OLIVEIRA, 2001). Assim, parece haver um balanço entre a quantidade e a qualidade de recursos oferecidos *versus* energia despendida para remoção do diásporo.

Formigas removeram diásporos, no geral, a distâncias pequenas. Os diásporos de *I. edulis* foram removidos a maiores distâncias, com média de 300 cm \pm 109 cm. Já os diásporos de *M. calvescens* e *M. prasina* foram removidos a uma distância média de pouco mais de 100 cm (107,5 \pm 100,2 e 104,6 \pm 151,2, respectivamente). Apesar de não alcançarem grandes distâncias quando removidas por formigas e, consequentemente, parecendo não ter um papel importante na ampliação da área geográfica da espécie, parece que a principal vantagem

estaria ligada ao escape da área de maior concentração de diásporos e zona de alta competição, onde a mortalidade é maior (JANZEN, 1970; CONNELL, 1971). Assim, mesmo com distâncias curtas, a remoção diminui a agregação dos diásporos e pode servir para manter a população local (GORB E GORB, 1999), já que facilitaria o recrutamento pela redução da competição entre as sementes.

As espécies visualizadas removendo frutos foram espécies poneriformes e *Atta sexdens rubropilosa*. Essas formigas possuem tamanhos grandes e comumente removem diásporos (PASSOS E OLIVEIRA, 2002; CHRISTIANINI E OLIVEIRA, 2009; CHRISTIANINI E OLIVEIRA, 2010, LIMA *et al*, 2013). Formigas maiores conseguem carregar maior massa que formigas pequenas, favorecendo a remoção dos diásporos por espécies com tamanho corpóreo maior (PIZO E OLIVEIRA, 2001). O tamanho do diásporo, no entanto, não influenciou a distância máxima que as formigas o carregavam. Maiores tamanhos dos diásporos podem restringir a quantidade destes que as formigas conseguem carregar (PIZO E OLIVEIRA, 2001), entretanto, quando as formigas mostram-se capazes de carregá-los, elas percorrem a distância até o destino, que em geral é o ninho.

O destino dos diásporos foi, em geral, o ninho. Ao levar para o ninho as formigas podem atuar como dispersoras se eliminam as sementes intactas na lixeira dos ninhos, ou como predadoras ao danificar e consumir a semente (PIZO, 2000; RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007). Espécies de *Miconia* são ricas em carboidratos e são removidas por formigas cultivadoras de fungos (CHRISTIANINI *et al.* 2010), podendo servir como substrato. Contudo, mesmo que os diásporos estejam sofrendo predação por *Atta sexdens rubropilosa*, pedaços do fruto contendo sementes podem cair no solo ao longo do trajeto das formigas (RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007), já que as espécies desse gênero possuem inúmeras pequenas sementes.

Ao chegarem aos ninhos, os diásporos encontram solos diferenciados, com maior disponibilidade de nutrientes e penetrabilidade (FARJI-BRENER E MEDINA, 2000; PASSOS E OLIVEIRA, 2002; 2004). Essas características favorecem a germinação e desenvolvimento de espécies de diásporos (FARJI-BRENER E MEDINA, 2000). Áreas próximas aos ninhos possuem maiores frequências de plântulas do que áreas adjacentes e as plântulas sobrevivem mais tempo nos ninhos (PASSOS E OLIVEIRA, 2002; 2004). Formigas poneriformes, que dispersaram espécies de *Miconia* neste estudo, têm importante papel na biologia de sementes e plântulas nas florestas tropicais (ALMEIDA *et al*, 2013; PASSOS E OLIVEIRA, 2004).

Frutos de *M. prasina* foram mais frequentemente largados pela serapilheira e foram usualmente removidos por formigas poneriformes. No entanto, enquanto os frutos de *M. calvescens* são um pouco menores (ANTONINI, 2006) e as formigas conseguiam agarrar o fruto com as mandíbulas facilmente, os frutos de *M. prasina* são um pouco maiores e as formigas poneriformes deixavam cair muitas vezes antes de prendê-lo as mandíbulas. É possível que, apesar da pequena diferença de tamanho entre os frutos das duas espécies de *Miconia*, as formigas tenderam a deixar os frutos de *M. prasina* caídos ao longo do trajeto para os ninhos, confirmando que o tamanho é uma barreira para a remoção (PIZO E OLIVEIRA, 2001). Como os diásporos não alcançam os ninhos, estes não obtêm as vantagens que os solos dos ninhos oferecem. Contudo, o benefício obtido é que esses diásporos não sofrem riscos de predação pelas formigas nos ninhos, já que a relação formiga x diásporo representa um contínuo entre predação e dispersão nas florestas (BYRNE E LEVEY, 1993).

6.5. CONCLUSÕES

As altas taxas de remoção encontradas para as espécies de *Miconia* e para *Inga edulis* apontam que diásporos não removidos por dispersores primários possuem uma alta probabilidade de serem removidos após chegarem ao solo, por formigas, ampliando as chances de alcançar futuras etapas na reprodução da espécie. Os frutos são removidos rapidamente pelas formigas quando chegam ao solo, impedindo que haja ataque de predadores e patógenos.

Formigas removem diásporos que oferecem recursos nutritivos, como frutos com polpa ou sementes recobertas por arilo. Além disso, a presença de compostos secundários é importante para estabelecer se ocorrerão remoções. Frutos com compostos secundários são evitados pelas formigas. O tamanho também é um fator que pode influenciar secundariamente a remoção. Portanto, algumas características morfológicas, quando presentes nos diásporos, favorecem a remoção destes por formigas. Mostrando uma preferência destas que pode ter influência na evolução das espécies vegetais, favorecendo a permanência de tais características nas populações.

As principais espécies de formigas responsáveis pela remoção de diásporos são *Atta sexdens rubropilosa* e espécies poneriformes. Essas espécies possuem uma ampla distribuição e são bastante comuns dentro da floresta, indicando que esse serviço de remoção esteja presente em diversos biomas e seja executado com certa regularidade. Mesmo removendo a curtas distâncias, a atuação destas espécies é importante para manutenção local da população da planta, retirando os diásporos de zonas de alta competição e predação.

O principal destino dos diásporos removidos por formigas é o ninho. As formigas atuam em um contínuo entre predação e dispersão. No ninho, esses diásporos podem ser predados e danificados ou simplesmente limpos e depositados na lixeira, onde a quantidade de nutrientes diferenciada pode favorecer a germinação e crescimento das plântulas. É provável que cada espécie de diásporo responda de maneira diferenciada, de acordo também com a espécie de formiga. Estudos nesse sentido podem elucidar as reais vantagens obtidas pela deposição de sementes nos ninhos.

6.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; QUEIROZ, J. M. The Importance of Poneromorph Ants for Seed Dispersal in Altered Environments. **Sociobiology**, v. 60, n. 3, p. 229-235, 2013.
- ANTONINI, R. D. **Frugivoria e dispersão de sementes por aves em duas espécies de *Miconia* (Melastomataceae) em uma área de Mata Atlântica na Ilha da Marambaia, RJ** [Dissertação] Seropédica, RJ: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 2006.
- AUGSPURGER, C. K.; KELLY, C. K. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. **Oecologia**, v. 61, p. 211–217, 1984.
- BARROSO, G.M.; MORIM, M.P.; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F. **Frutos e sementes: morfologia aplicada a sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- BERNSTEIN, R. A. Foraging strategies of ants in response to variable food density. **Ecology**, v. 56, p. 213-219, 1975.
- BYRNE, M.M.; LEVEY, D.J. Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a Costa Rican rain forest. **Vegetatio**, v. 107, p.363–374, 1993.
- CAZETTA, E., SCHAEFER, H.M. & GALETTI, M. Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition? **Oecologia**, v. 155, p. 277 -286, 2008.
- CHRISTIANINI, A. V. MAYHÉ-NUNES, A. J. OLIVEIRA, P. S. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, p. 343–351, 2007.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P.S. The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. **Oecologia**, v. 160, n. 4, p.735–745, 2009.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P.S. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 3, p.573-582, 2010.
- CONDE, M. M. S.; LIMA, H. R. P.; PEIXOTO, A. L. Aspectos florísticos e vegetacionais da Marambaia, Rio de Janeiro, Brasil. In: MENEZES, L. F. T.; PEIXOTO, A. L.; ARAÚJO, D. S. D. (Eds). **História Natural da Marambaia**. Seropédica: EDUR, 2005, p. 133 – 168.
- CONNELL, J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in the rain forest trees. In: DEN BOER, P.J.; GRADWELL, G.R., (Eds). **Dynamics of populations**. Holanda: Centre for Agriculture Publications and Documentation, 1971, p. 298 – 310.

- CORTEZ, P. A.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Ontogeny and structure of the pericarp and seed coat of *Miconia albicans* (SW) Triana (Melastomataceae) from Cerrado, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, p. 71–79, 2008.
- FARJI-BRENER, A. G.; MEDINA, C. A. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. **Biotropica**, v. 32, p. 120–126, 2000.
- GARSKE, C. E. S. **Estudo populacional da família Muscipidae (Aves – Passeriformes) no Centro de Adestramento da Ilha da Marambaia (CADIM), Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro** [Monografia]. Seropédica, RJ: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 2001.
- GORB, E.; GORB, S. Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odourata* seeds carried by *Formica polyctena* ants. **Ecological Research**, v. 15, n. 2, p.187-192, 2000.
- GUIMARÃES-JR, P. R; COGNI, R. Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: edge effect in a highland forest in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 303–307, 2002.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p.221-228, 1982.
- JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**, v. 104, p.501 – 528, 1970.
- LIMA, H.C.; OLIVEIRA, E.G.; SILVEIRA, F.A.O. Interactions between Ants and Non-myrmecochorous Fruits in *Miconia* (Melastomataceae) in a Neotropical Savanna. **Biotropica**, v. 45, n. 2, p.217–223. 2012.
- MATTOS, C. L. V. Caracterização climática da Restinga da Marambaia. In: MENEZES, L. F. T.; PEIXOTO, A. L.; ARAÚJO, D. S. D. (Eds). **História Natural da Marambaia**. Seropédica: EDUR, 2005, p 55 – 66.
- MENDOZA, E.; DIRZO, R. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. **Oikos**, v. 116, p. 1841-1852. 2007.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, v. 90, p.517-528, 2002.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v.19, p.261-270, 2003.

- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P.S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oecologia**, v. 139, p.376–382, 2004.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Biotropica**, v.32, p.851-861, 2000.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. **Plant Ecology**, v.157, p.37-52, 2001.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- SANTANA, F.D.; CAZETTA, E.; DELABIE, J.H.C. Interactions between ants and non myrmecochorous diaspores in a tropical wet forest in southern Bahia , Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 29, p.71–80, 2013.
- VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 2^aed. Berlin: Springer-Verlag, 1982.
- WENNY, D. G. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. **Evolutionary Ecology Research**, v. 3, p. 51-74, 2001.
- WILBY, A.; SHACHAK, M. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. **Oecologia**, v. 125, p. 495-503. 2000.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 1999.