23 - Dispersão de sementes por poneromorfos

Alexander V. Christianini

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

CHRISTIANINI, AV. Dispersão de sementes por poneromorfos. In: DELABIE, JHC., *et al.*, orgs. *As formigas poneromorfos do Brasil* [online]. Ilhéus, BA: Editus, 2015, pp. 345-360. ISBN 978-85-7455-441-9. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org>>.

All the contents of this work, except where otherwise noted, is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International license](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Todo o conteúdo deste trabalho, exceto quando houver ressalva, é publicado sob a licença [Creative Commons Atribuição 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Todo el contenido de esta obra, excepto donde se indique lo contrario, está bajo licencia de la licencia [Creative Commons Reconocimiento 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Dispersão de sementes por poneromorfos

Alexander V. Christianini

Resumo

Este capítulo foca o papel de poneromorfos na dispersão de sementes no Brasil. Poneromorfos são formigas carnívoras, mas que frequentemente interagem com diásporos de plantas (frutos e sementes) caídos ao solo e adaptados à dispersão por aves e mamíferos. Estas interações podem afetar positivamente a sobrevivência e germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas. *Pachycondyla*, *Odontomachus*, *Dinoponera* e *Ectatomma* se destacam nestas interações entre outros gêneros de poneromorfos. A importância relativa de diferentes gêneros para a dispersão de sementes provavelmente varia de acordo com o tipo de vegetação e a disponibilidade de recursos. Pode haver competição entre diferentes espécies pelos diásporos, mas a evidência é circunstancial, baseada em correlações negativas do número de interações entre os diferentes gêneros em uma dada localidade, carecendo de experimentação. Vegetações de solos pobres (como a restinga) ou xéricos (como a Caatinga) apresentam uma maior abundância de interações entre estas formigas e frutos caídos do que em vegetações mais úmidas ou crescendo sobre solos férteis (como na Floresta Pluvial Atlântica). Parte destas diferenças pode ser devida à baixa abundância de artrópodes, presas preferenciais destas formigas, em

vegetações sobre solos pobres. Frutos com polpa ou sementes recobertas por arilos ricos em lipídeo são mais atrativos para estas formigas, e estes lipídeos costumam ser quimicamente similares à hemolinfa de artrópodes, o que talvez explique o interesse de formigas carnívoras por estes diásporos. Em geral, os diásporos são removidos para os ninhos nas primeiras 24 horas após chegarem ao solo. As poneromorfos comumente removem as sementes a distâncias maiores do que outras formigas, com o recorde no Brasil cabendo à *Dinoponera* na Caatinga (25 m). Nos ninhos, a polpa ou arilo é removido como alimento, e a semente é descartada intacta na lixeira do ninho, onde pode germinar. Há evidência de que o consumo de arilos impacta positivamente colônias cativas de *Odontomachus*, reforçando o aspecto mutualista da interação. O solo dos ninhos de *Pachycondyla* e *Odontomachus* é mais poroso e rico em nutrientes do que os arredores dos ninhos em localidades com solos pobres (como a restinga e o cerrado), mas em regiões de solo fértil estas diferenças não foram observadas. O patrulhamento das formigas pode reduzir o impacto de insetos herbívoros sobre as plântulas crescendo nos arredores dos ninhos. Assim, poneromorfos reduzem a predação de sementes por granívoros e aumentam

CHRISTIANINI, Alexander V. Dispersão de sementes por poneromorfos. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. *As formigas poneromorfos do Brasil*. Ilhéus: Editus, 2015. p. 345-360.

a sobrevivência de plântulas crescendo nos ninhos. Curiosamente, formigas (incluindo poneromorfos) respondem por um número maior de sementes dispersas de certas espécies de árvores do que aves e mamíferos na restinga e no cerrado. Até que ponto esta importância é natural ou resultado da diminuição da abundância de vertebrados dispersores de sementes pelo homem está em aberto. Porém, há evidência de que as poneromorfos também são afetadas por perturbações provocadas pelo homem e consequentemente há uma redução no número, intensidade e importância de suas interações com diásporos caídos ao solo, o que pode afetar a regeneração das plantas com as quais interagem. Estas formigas possuem

pouca redundância ecológica com as formigas que toleram as perturbações, e consequentemente, sua perda não é compensada pelas espécies de formigas que permanecem nestes locais. Estudos que investiguem a dieta com o uso de isótopos estáveis, manipulação da abundância de recursos, de espécies potenciais competidoras, bem como mais dados de história natural de poneromorfos e em regiões como Amazônia, Pantanal e Campos Sulinos estão entre as sugestões para avançar o conhecimento na área no Brasil. Particularmente críticas são informações sobre respostas das poneromorfos frente a perturbações provocadas pelo homem e seus impactos na dispersão de sementes e regeneração de plantas.

Abstract

Seed dispersal by Poneromorph - This chapter focuses on seed dispersal by poneromorph ants in Brazil. Poneromorphs are carnivorous ants that frequently interact with fallen plant diaspores (i.e. fruits and seeds) that are adapted for dispersal by birds and mammals. These interactions may positively affect seed survival, germination and seedling establishment. *Pachycondyla*, *Odontomachus*, *Dinoponera* and *Ectatomma* are the most common poneromorph genera in these interactions. The relative importance of different ant genera for seed dispersal likely varies according to vegetation type and resource availability. There could be competition for fallen diaspores among different species of poneromorph ants, but the evidence is circumstantial and based on negative correlations between the number of interactions performed by different genera in a given locality, with no experimental evidence being available. Vegetation on poor soils (like the sandy plain “Restinga”) or in xeric habitats (like the semi-arid “Caatinga” of Northeastern Brazil) have more interactions between these ants and fallen diaspores than humid habitats or vegetation growing on more fertile soils (such as in the Atlantic Rainforest). These differences may be due, in part, to the low abundance of arthropods (preferred prey of these ants) in

vegetation growing on poor soils. Lipid-rich fleshy fruits are more attractive to these ants. The constituent lipids often bear a chemical similarity with the haemolymph of arthropods, which may explain the interest of carnivorous ants in these diaspores. In general, diaspores are removed to the ant nests in the first 24 hr after falling to the ground. Poneromorph ants commonly remove seeds to farther distances than other ants, the record in Brazil being 25 m for a seed removed by *Dinoponera* in the Caatinga. Inside ant nests, the fleshy pulp or seed aril is removed and used as food, while the seed is discarded unharmed in a midden where it can germinate. There is evidence that the consumption of seed arils improve the fitness of captive colonies of *Odontomachus*, reinforcing the idea of a mutualistic nature of these interactions. The soil of nests of *Pachycondyla* and *Odontomachus* is softer and more nutrient enriched than soils away from nests in localities with poor soils (such as the “Restinga” and the “Cerrado”), but in localities with more fertile soils these differences are not found. Ant patrolling can decrease the damage of insect herbivores to seedlings growing around ant nests. Thus, poneromorphs decrease seed losses to granivores and increase the survival of seedlings growing near ant nests. Curiously, there

is evidence that ants (including poneromorphs) may be more important in the quantitative sense as seed dispersers than birds or mammals in the “Restinga” and “Cerrado”. We do not know if this is a distinctive trait of these systems or the result of decreased abundance of vertebrate frugivores due to human disturbances. However, there is evidence that seed-dispersing poneromorphs are negatively affected by human activities and there can be a decrease in the number, intensity and importance of these ants in their interactions with fallen diaspores. The consequences of such lost interactions are not well known. Poneromorphs exhibit low ecological redundancy in dispersal services compared with the ants that persist

in disturbed sites. Consequently, their loss is unlikely to be compensated for by other species. Suggestions to increase the knowledge about the role of poneromorph ants in seed dispersal include studies that investigate the diet of these ants using stable isotope techniques, resource manipulation, experimental manipulation of abundance of potential competitor species, as well as more studies on the natural history of poneromorphs. There is virtually no data from whole regions of Brazil including the Amazon, “Pantanal” and “Campos Sulinos”. Critical questions include the response of poneromorphs to human disturbances and the resulting impacts on seed dispersal and plant regeneration.

Poneromorfos frequentemente interagem com diásporos caídos ao solo. Nestas interações destacam-se *Pachycondyla* Smith, 1858, *Odontomachus* Latreille, 1804, *Dinoponera* Roger, 1861 e *Ectatomma* Smith, 1858. Estas formigas são mais atraídas por diásporos caídos que possuam polpa ou arilo ricos em lipídeos. Os diásporos são removidos rapidamente para os formigueiros a distâncias que normalmente não ultrapassam cinco metros, mas suficientes para remover as sementes de locais de alta mortalidade, como os arredores da planta-mãe. Nos ninhos, a polpa ou arilo que recobre a semente é removido como alimento e a semente é descartada intacta na lixeira do ninho, onde pode vir a germinar. Há estudos mostrando que o solo dos formigueiros é mais poroso e rico em nutrientes que os arredores, e já foram descritas algumas associações de plântulas de certas espécies com formigueiros. Há pelo menos quatro estudos que mostram que estas plântulas apresentam maior sobrevivência quando crescendo sobre os formigueiros de poneromorfos. Surpreendentemente estas formigas podem afetar o destino de um número maior de sementes do que as aves que atuam como dispersores primários, mesmo que as plantas não tenham adaptações à dispersão por formigas. Porém estas interações são suscetíveis a perturbações como perda e fragmentação de hábitat.

As poneromorfos têm se mostrado um bom modelo de estudo, e nosso conhecimento

sobre estas interações e sua relevância para a regeneração de plantas tem avançado bastante nos últimos anos, com o Brasil tornando-se um dos líderes globais na geração de conhecimento sobre o tema. Apesar disso, ainda há pouca informação disponível sobre o impacto destas interações para as formigas, a escassez de dados de história natural dificulta o aprofundamento da compreensão sobre as implicações destas interações para formigas e plantas, e ainda há regiões inteiras (como a Amazônia) onde estas interações são praticamente ignoradas. Eu espero que este capítulo contribua para sintetizar a informação disponível sobre o tema, estimular novos estudantes e pesquisas, e a entendermos melhor como se dá a regeneração de plantas em nossas vegetações antes que a complexidade destas interações seja perdida por perturbações como desmatamento ou por nossa ignorância acerca do funcionamento de nossos ecossistemas.

A dispersão de sementes e as formigas

Dispersão de sementes é o processo pelo qual as sementes das plantas são carregadas até alguma distância longe do local onde foram produzidas (a planta-mãe). A dispersão primária ocorre com a remoção das sementes da copa da planta-mãe e sua deposição a alguma distância; já a dispersão secundária pode ocorrer após a dispersão

primária, quando as sementes já estão sobre o solo. Agentes de dispersão primária incluem fatores abióticos, como vento, ou bióticos, como aves e mamíferos. Já a dispersão secundária é efetuada principalmente por animais como roedores, formigas e peixes (quando as sementes caem na água). Três hipóteses principais foram formuladas para explicar a importância da dispersão de sementes para plantas (HOWE; SMALLWOOD, 1982): 1) hipótese de escape da predação; 2) hipótese de dispersão direcionada; 3) hipótese de colonização.

A hipótese de escape da predação propõe que a dispersão das sementes aumenta as chances de recrutamento porque remove as sementes das imediações da planta-mãe, onde sementes caem em grande quantidade e atraem mais predadores especializados e patógenos que conferem alta mortalidade. Além disso, caso a semente sobreviva e venha a germinar, a plântula daí originada estaria sujeita a grande competição com outras plântulas da mesma espécie e com a planta adulta. Assim, sementes carregadas até alguma distância deste local de alta mortalidade e depositadas sobre o solo em menor densidade possuiriam maiores chances de sobrevivência. A hipótese de escape também é útil para explicar a vantagem das sementes serem removidas rapidamente da superfície do solo por animais, como formigas, em locais onde há ocorrência de fogo ou alta taxa de predação por roedores granívoros, já que o solo é excelente isolante térmico e os roedores têm dificuldade em encontrar sementes enterradas (veja revisões em GILADI, 2006; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). A hipótese de dispersão direcionada assume que a dispersão permite que os diásporos (frutos e sementes) cheguem a locais específicos onde a probabilidade de estabelecimento é desproporcionalmente maior do que em outros locais distribuídos ao acaso. Alguns animais não dispersam as sementes aleatoriamente, mas concentram-nas em porções particulares no espaço. Por exemplo, formigas sempre trazem os itens alimentares coletados a um local particular, o ninho onde a colônia está estabelecida. Nestes locais as características do solo, como porosidade e concentração de nutrientes, além da atividade da colônia de formigas, podem garantir uma maior sobrevivência das plântulas em relação a áreas fora dos ninhos (e.g. HANZAWA et al., 1988). Por sua vez, a hipótese de colonização propõe que a dispersão de sementes permite a colonização de ambientes adequados ao recrutamento, mas que são efêmeros ou imprevisíveis no

tempo e no espaço. Por exemplo, uma clareira que surge na floresta pela queda de árvores provê habitats novos passíveis de ocupação por espécies que enviem propágulos até essas áreas e que por vezes necessitam das condições de maior luminosidade aí encontradas para se desenvolver. Estas três hipóteses não se excluem mutuamente, sendo que mais de uma hipótese pode estar contemplada ao longo de um mesmo processo de dispersão. Formigas, em especial as poneromorfas, têm atuação mais importante na hipótese de escape e de dispersão direcionada (veja mais detalhes a seguir).

É fácil observar que as plantas possuem diversas adaptações para dispersão de suas sementes. Por exemplo, algumas sementes são envolvidas por plumas (como a paineira *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna) ou são de pequeno tamanho e possuem extensões que facilitam sua remoção e dispersão pelo vento (como o cedro, *Cedrela fissilis* Vell.). Outras produzem frutos explosivos que lançam as sementes a distância quando abrem, sendo dispersas por autocoria (como a pata-de-vaca, *Bauhinia speciosa* Vogel). Porém, o modo de dispersão mais comum entre árvores e arbustos na maioria das vegetações é aquele que depende de animais (zoocoria) (HERRERA, 2002). Estas plantas em geral produzem sementes envoltas em alguma recompensa, como a polpa de frutos ou arilos, que atraem animais que engolem estas recompensas junto com as sementes. Posteriormente estas sementes são defecadas ou regurgitadas e caem ao solo onde podem germinar se sobreviverem ao transporte no interior do aparelho digestivo do animal. Boa parte das árvores e arbustos têm suas sementes dispersas por aves e mamíferos, mas em algumas localidades do mundo, como em vegetações esclerófilas que crescem sobre solos pobres na Austrália e África do Sul, além de em plantas de subosque em florestas temperadas no hemisfério Norte, muitas plantas dependem exclusivamente de formigas para dispersar suas sementes. Neste caso, as formigas sobem nas plantas (em geral pequenos arbustos e ervas) e removem os diásporos diretamente dos ramos, atuando como dispersores primários, ou coletam os diásporos caídos ao solo sob a copa (veja revisões em GILADI, 2006; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

Plantas que possuem características que indicam a dispersão de suas sementes por formigas são chamadas de mirmecocóricas. A principal característica associada com a mirmecocoria é a presença de um elaiossomo ao redor das sementes.

Esta estrutura carnosa, que pode se originar de diversos tecidos da semente, do embrião ou do próprio fruto, é rica em lipídeos que estimulam a coleta e transporte da semente por formigas até o ninho (SKIDMORE; HEITHAUS, 1988; BREW et al., 1989). Uma vez no ninho, as formigas removem o elaiossomo para consumo e a semente é descartada intacta na lixeira do ninho, onde pode vir a germinar. Muitas espécies de formigas de diferentes subfamílias (como Myrmicinae e Formicinae) dispersam sementes de plantas mirmecocóricas no Velho Mundo (GILADI, 2006; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Ao redor do mundo, a mirmecocoria está presente em mais de 3.000 espécies distribuídas em mais de 80 famílias de plantas (LENGYEL et al., 2009). No Neotrópico, porém, há poucas espécies de plantas com características associadas à mirmecocoria. Um exemplo são ervas Marantaceae do sub-bosque de florestas úmidas (e.g. HORVITZ; BEATTIE, 1980). No Neotrópico muitas espécies de formigas são granívoras e atuam como predadoras de sementes em vez de dispersoras (e.g. FERREIRA et al., 2011). Porém, há evidências crescentes de que certas formigas podem influenciar positivamente a regeneração de plantas dispersas primariamente por vertebrados, como aves e mamíferos. Neste caso, as formigas podem tanto atuar como dispersores secundários das sementes nas fezes de aves (e.g. PASSOS; OLIVEIRA, 2002) ou resgatar os diásporos não dispersos caídos sob a copa da planta-mãe até seus ninhos (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009), permitindo uma nova chance de dispersão para as sementes. Dentre as formigas dispersoras de sementes, é comum que as poneromorfos tenham um papel destacado. Por que isso acontece?

A dieta das poneromorfos inclui frutos e sementes (diásporos de plantas)?

A morfologia das poneromorfos, com mandíbulas e aparelhos sensoriais desenvolvidos, sugere que estas formigas tenham adaptações para a predação de outros artrópodes (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). De fato este parece ser o caso para a maioria das espécies. As poneromorfos apresentam grande variedade de comportamento na captura de presas, desde captura por emboscada (*ambush predation*), caça solitária, em grupo, com recrutamento, cleptobiose ou coleta de carcaças de artrópodes mortos (SCHATZ; WCISLO, 1999 e referências aí indicadas) ou até

mesmo comportamento especializado na captura de um rol reduzido de presas, como cupins (LEAL; OLIVEIRA, 1995) (para maiores detalhes veja demais capítulos deste livro). Espécies mais generalistas (em especial certas *Ectatomma*) costumam também explorar recursos produzidos por plantas, como as secreções açucaradas de nectários extraflorais e de hemípteros sugadores (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Porém, observações esporádicas em campo por vezes mostram as poneromorfos carregando diásporos de plantas para seus ninhos.

Uma das maneiras de se estudar a dieta de formigas é via a identificação e quantificação dos itens trazidos de volta aos ninhos pelas operárias. Observações sistematizadas como essas em diferentes espécies de poneromorfos mostram poucas evidências de frutos ou sementes sendo trazidos aos ninhos, por exemplo, em *Gnamptogenys moelleri* (Forel, 1912) na restinga (COGNI; OLIVEIRA, 2004), *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802) na Floresta Semidecídua na Mata Atlântica (RAIMUNDO et al., 2009) e *Ectatomma opaciventre* (Roger, 1861) no Cerrado (PIE, 2004). Uma exceção é *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833) na Amazônia, onde cerca de 22% dos itens observados da dieta são compostos por frutos/sementes (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002). A escassez de dados detalhados de dieta e história natural da maioria das espécies de poneromorfos do Brasil restringe as possibilidades de generalização, mas é bastante plausível que em outras espécies ou contextos ambientais a importância relativa de frutos/sementes para a dieta seja maior (por exemplo, em locais com menor abundância de artrópodes, veja Pizo et al. 2005). Também deve haver variações importantes de acordo com a estação do ano. Por exemplo, no Cerrado em Itirapina-SP, cerca de 9% dos indivíduos de *O. chelifer* retornam aos ninhos com frutos de *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. (Melastomataceae) nas mandíbulas durante o pico de frutificação desta espécie e neste mesmo período indivíduos de *E. opaciventre* são observados removendo estes frutos para seus ninhos (CHRISTIANINI et al., 2012; A.V. Christianini, dados não publicados). Observações sistemáticas em campo de frutos colocados sobre o solo frequentemente revelam uma alta frequência de remoção destes diásporos por poneromorfos (PIZO; OLIVEIRA, 1998, 2001; PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2003, 2004; LEAL et al., 2007, 2014b; CHRISTIANINI et al., 2007; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; SANTA-NA et al., 2013), indicando que talvez os métodos

de observação da dieta mais comuns subestimem a importância de frutos para estas formigas. Uma maneira de se esclarecer de vez a importância relativa de itens vegetais para a dieta das poneromorfas e que posição da cadeia trófica afinal elas ocupam seria aplicar uma análise de isótopos estáveis (como $\delta^{15}\text{N}$) para diferentes espécies em diferentes contextos (BLÜTHGEN et al., 2003; DAVIDSON et al., 2003). A informação disponível para algumas poneromorfas indica que de fato elas se comportam como predadoras ou *scavengers* (TILLBERG et al., 2014), mas há variação importante entre espécies, habitat predominante (arborícola *versus* terrestre) e locais, indicando novamente que em alguns cenários/espécies o consumo de itens vegetais possa ser importante. Claramente a abordagem de isótopos estáveis aplicada a mais estudos com poneromorfas seria bastante bem-vinda para elucidar questões relacionadas com a posição trófica e importância de itens vegetais para estas espécies.

Implicações do consumo de diásporos para as formigas

Para as formigas a polpa carnosa de frutos e o arilo de sementes, especialmente os ricos em lipídeos, parecem servir como um alimento análogo ao representado por artrópodes. A fração de lipídeos essenciais encontrados na hemolinfa de insetos é bastante similar àquela presente no elaiossomo de sementes mirmecocóricas (HUGHES et al., 1994). Arilos de espécies não mirmecocóricas dispersas por vertebrados, mas que frequentemente atraem formigas poneromorfas, guardam semelhança com a composição de lipídeos de espécies mirmecocóricas verdadeiras (PIZO; OLIVEIRA, 2001). Assim, é possível que estas formigas estejam fazendo nada mais do que coletando estes frutos e sementes da mesma maneira que fariam com insetos mortos dos quais se alimentam (CARROL; JANZEN, 1973). De fato, em locais onde há escassez de artrópodes é comum observar estas formigas removendo frutos não mirmecocóricos ricos em lipídeos, provavelmente utilizando estes frutos como substitutos dos artrópodes na dieta (PIZO et al., 2005).

O uso de diásporos mirmecocóricos como alimento por formigas, em geral, afeta a produção de indivíduos reprodutivos, incrementando a produção de fêmeas aladas e consequentemente o *fitness* das colônias, como em *Aphaenogaster rudis* Enzmann, 1947 (Myrmicinae) (MORALES;

HEITHAUS, 1998; BONO; HEITHAUS, 2002). Além disso, colônias que recebem dieta suplementada com o elaiossomo de sementes mirmecocóricas apresentam larvas maiores, como em *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 (Myrmicinae) (GAMMANS et al., 2005). Larvas maiores apresentam maior sobrevivência, o que também pode afetar o *fitness* das colônias (ELMES; WARDLAW, 1981). Contudo, o benefício do consumo de elaiossomos para formigas não parece ser universal. Rainhas de *Pogonomyrmex californicus* (Buckley, 1866) mantidas exclusivamente com dieta composta por elaiossomos de duas espécies de *Datura* L. (Solanaceae) com as quais interagem no deserto de Sonora apresentam decréscimo significativo na sobrevivência e reprodução em comparação com rainhas mantidas com dieta padrão (MARUSSICH, 2006). Uma dieta padrão suplementada por elaiossomos de *Datura* não promove diferenças no desempenho e status reprodutivo de rainhas nesta mesma espécie quando comparadas a rainhas mantidas com dieta sem acesso a elaiossomos (MARUSSICH, 2006). Um estudo recente de Bottcher; Oliveira (2014) demonstrou que colônias da poneromorfa *Odontomachus chelifer* alimentadas com dieta que incluía arilos de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. produziram larvas maiores do que colônias que receberam dieta não suplementada por arilos. Larvas maiores tendem a apresentar maior sobrevivência (veja detalhes em BOTTCHER; OLIVEIRA, 2014). Esta é a primeira evidência de benefícios para formigas da interação com diásporos de plantas não mirmecocóricas, pois *C. canjerana* é dispersa primariamente por aves (PIZO; OLIVEIRA, 1998). Permanece em aberto o efeito em longo prazo do consumo de diásporos não mirmecocóricos para a demografia de colônias de poneromorfas e outras formigas na natureza.

Quão frequentes são as interações de poneromorfas com diásporos de plantas em diferentes vegetações do Brasil?

Poneromorfas são observadas com frequência variável interagindo com frutos/sementes (diásporos) caídos ao solo em diferentes formações vegetais do Brasil (Tabela 23.1). Em algumas localidades da Caatinga (LEAL et al., 2007) e na restinga (PASSOS; OLIVEIRA, 2003), as poneromorfas são o principal grupo de formigas interagindo com estes diásporos caídos ao solo. Em outros locais, contudo, poneromorfas podem ser pouco comuns

em registros em interação com diásporos caídos, como na Floresta Pluvial (PIZO; OLIVEIRA, 2000) e em Campo rupestre/Cerrado (LIMA et al., 2013), onde outros grupos de formigas (como as Myrmicinae) são responsáveis pela maior parte das interações com diásporos caídos. Parte desta variação dentro e entre diferentes vegetações pode ser decorrente, por exemplo, da variação na abundância local de artrópodes (PIZO et al., 2005) e das espécies de diásporos observadas, cuja composição química tem grande influência no grupo de formiga que pode atrair (HUGHES et al., 1994; PIZO; OLIVEIRA, 2001; CHRISTIANINI et al., 2012; LEAL et al., 2014b).

O método de registro das observações, que é variável entre estudos, também pode estar por detrás de parte destas diferenças. Observações foram efetuadas, por exemplo, em frutos caídos naturalmente ao solo ao longo de transectos, em experimentos de remoção ou em frutos dispostos sobre o solo pelo pesquisador (Tabela 23.1). Todos os estudos incluíram também observações oportunísticas. Alguns estudos priorizaram observações em certos grupos de plantas como Euphorbiaceae (LEAL et al., 2014a,b) e Melastomataceae (LIMA et al., 2013) que possuem atração diferente para as poneromorfas, já que a composição química da porção carnosa do diásporo (polpa ou arilo)

Tabela 23-1 – Frequência de interações de poneromorfas em relação ao total de interações de formigas (considerando todas as subfamílias) com frutos e sementes caídos ao solo em diferentes vegetações do Brasil. Foram incluídos apenas estudos que realizaram observações ou experimentos de remoção com ao menos cinco espécies diferentes de plantas sem restrição em relação às espécies de formigas em interação e que quantificaram as interações discriminadas por espécie. Na Tabela estão indicados os gêneros de poneromorfas registrados nas interações ordenados em ordem decrescente do número de interações na localidade.

Bioma	Total de interações registradas	Total de interações por poneromorfas (%)	Gêneros registrados em interação	Método de amostragem	Referência
Mata Atlântica (Floresta Pluvial)	886	24 (2,7%)	<i>Ectatomma</i> <i>Pachycondyla</i> <i>Gnamptogenys</i> <i>Odontomachus</i> <i>Hypoponera</i>	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo	Pizo; Oliveira (2000)
Mata Atlântica (Restinga)	562	217 (38,6%)	<i>Pachycondyla</i> <i>Odontomachus</i> <i>Gnamptogenys</i> <i>Hypoponera</i>	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo; observações em experimentos de remoção	Passos; Oliveira (2003)
Mata Atlântica (Floresta Pluvial)	471	55 (11,7%)	<i>Pachycondyla</i> <i>Gnamptogenys</i> <i>Odontomachus</i> <i>Hypoponera</i> <i>Ectatomma</i> <i>Heteroponera</i>	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo; observações em experimentos de remoção	Bieber et al. (2014)
Caatinga	577	99 (17,2%)	<i>Ectatomma</i> <i>Dinoponera</i> <i>Odontomachus</i>	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo;	Leal et al. (2007)
Caatinga	461	334 (72,5%)	<i>Dinoponera</i> <i>Ectatomma</i>	Oferta de frutos em estações no solo	Leal et al. (2014a)
Cerrado	521	66 (12,7%)	<i>Pachycondyla</i> <i>Odontomachus</i> <i>Ectatomma</i> <i>Dinoponera</i>	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo; observações em experimentos de remoção	Christianini et al. (2012)
Campo rupestre e Cerrado*	126	7 (5,6%)	<i>Ectatomma</i>	Oferta de frutos em estações no solo	Lima et al. (2013)

*Baseado apenas nas espécies que removeram frutos de Melastomataceae e para as quais foram registradas distâncias de remoção.

tem um papel importante na atração destas formigas. Por exemplo, a grande contribuição de poneromorfos na remoção de diásporos observada no estudo de Leal et al. (2014b) talvez possa ser creditada, em parte, ao uso de sementes ariladas de Euphorbiaceae que normalmente possuem ariolos ricos em lipídeos muito atraentes para estas formigas. Por sua vez, frutos com polpa rica em carboidratos (açúcares), como os produzidos por Melastomataceae, não são tão atrativos para estas formigas e podem explicar em parte o relativamente baixo número de registros de poneromorfos interagindo com estes frutos em campo rupestre/Cerrado (LIMA et al., 2013; CHRISTIANINI et al., 2012). Além disso, muitas vezes os estudos, em razão de questões de logística e segurança, podem concentrar suas observações apenas durante o período diurno. Estas amostragens tendem a excluir justamente o período noturno quando várias poneromorfos são mais ativas como, por exemplo, *Dinoponera* (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002) e *Odontomachus* (RAIMUNDO et al., 2009), o que também pode explicar parte das diferenças observadas entre os estudos. Não foram encontrados estudos em nível comunitário para vegetações na Amazônia, Pantanal e Campos sulinos.

Mesmo considerando as ressalvas anteriores é possível tecer algumas considerações. Vegetações em climas mais quentes e úmidos tendem a apresentar maior diversidade de poneromorfos em interação com diásporos caídos, o que está de acordo com o que se sabe sobre a distribuição global da riqueza de formigas (WEISER et al., 2010). Dentre as poneromorfos, *Ectatomma* são registradas em interações com diásporos caídos em um número maior de localidades (6), seguido por *Odontomachus* (5), *Pachycondyla* (4), *Gnamptogenys* Roger, 1863, *Dinoponera* e *Hypoponera* (3 localidades cada) e *Heteroponera* Santschi, 1938 (1) (mas veja comentários sobre a importância quantitativa, a seguir). Poneromorfos tendem a ser numericamente mais importantes em interações com frutos caídos em vegetações xéricas (em climas secos, caso da Caatinga) e/ou crescendo sobre solos pobres em nutrientes, como a restinga (Tabela 23.1).

No caso da Caatinga, é possível que *Dinoponera* e *Ectatomma* se beneficiem da ausência ou relativa escassez de outras formigas potenciais competidoras, caso de *Pachycondyla* e *Odontomachus*, com número muito menor de registros (LEAL et al., 2007) ou ausentes (LEAL et al., 2014a) nas interações com diásporos na Caatinga.

Assim, *Dinoponera* e *Ectatomma* estariam sujeitas a uma menor competição com aquelas outras formigas e poderiam monopolizar um número maior de diásporos caídos. *Pachycondyla* e *Odontomachus* parecem se beneficiar ou requerer ambientes mais mésicos e sombreados, com menor oscilação extrema de temperatura e umidade, e maior cobertura do dossel (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013; A.V. Christianini obs. pess.). Em locais onde estes quatro gêneros estão presentes, como no Cerrado, *Pachycondyla* e *Odontomachus* foram registradas com uma frequência três e uma vez e meia maior, respectivamente, em interação com diásporos caídos do que *Dinoponera* e *Ectatomma* (CHRISTIANINI et al., 2012, A.V. Christianini dados não publicados). Como as formigas destes quatro gêneros normalmente removem rapidamente os diásporos para seus ninhos (PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2004; CHRISTIANINI et al., 2007; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; LEAL et al., 2007, 2014b; LIMA et al., 2013), é possível que ocorra competição por exploração dos diásporos entre elas, com as plantas se beneficiando da rápida remoção das sementes na superfície, onde estão mais sujeitas à ação de vertebrados predadores de sementes ou formigas granívoras (veja a seguir). Ao agrupar a porcentagem de interações de uma localidade efetuadas por *Pachycondyla* + *Odontomachus* em um grupo, e compará-la com aquela de *Dinoponera* + *Ectatomma* em outro grupo, é possível observar uma correlação negativa para todas as localidades ($r = -0,94$; $N = 6$; $p = 0,005$). Isso sugere que pode haver competição pelos diásporos caídos entre estas poneromorfos ou, alternativamente, que um grupo estende suas interações quando da baixa abundância de membros do outro grupo, sem, no entanto, haver competição. Um número maior de estudos em mais localidades ou abordagens experimentais de remoção seletiva destas formigas pode esclarecer se de fato estas interações são influenciadas pela competição entre estas formigas, ou se este resultado é apenas efeito de variações no espaço que acompanham a biogeografia (presença e abundância) destes grupos.

Já para a restinga as causas prováveis para uma maior importância das poneromorfos em interações com diásporos podem estar relacionadas à menor oferta de artrópodes (PIZO et al., 2005). Na restinga a escassez de nutrientes no solo é relacionada com uma baixa produtividade primária e a ocorrência de plantas que produzem folhas muito bem defendidas contra herbivoria, o que por

sua vez reduz a abundância de insetos herbívoros (JANZEN, 1974). A menor disponibilidade destes artrópodes, presas preferenciais das formigas, seria compensada por um consumo maior de produtos de origem vegetal, como polpa de frutos e arilos de sementes caídos (PIZO et al., 2005), alguns dos quais possuem características químicas similares as de insetos (HUGHES et al., 1994; PIZO; OLIVEIRA, 2001).

O registro de interações em um maior número de sítios não deve ser confundido com a importância relativa de cada gênero nas interações em uma localidade. Por exemplo, se consideramos a importância de cada gênero para o total de interações realizadas entre poneromorfos e diásporos em cada localidade, é possível observar que *Pachycondyla* se destaca numericamente na porcentagem de interações em cada sítio, seguida de *Dinoponera*, *Ectatomma*, *Odontomachus* e os demais gêneros (Figura 23.1). Pode-se observar que há muita variação entre sítios, sugerindo que o contexto local de cada estudo seja importante. Por exemplo, embora *Ectatomma* seja a poneromorfa com registros em um maior número de sítios (Tabela 23.1), ela responde por uma proporção pequena das interações em cada localidade, com exceção da Caatinga (e.g. LEAL et al., 2007, 2014a, b). Como as consequências da interação com os diásporos podem ser variáveis de acordo com a

espécie de formiga, tais diferenças trazem desdobramentos ecológicos e evolutivos para as plantas com as quais estas formigas interagem, e para as próprias formigas (GILADI, 2006; CHRISTIANINI et al., 2012).

Implicações da dispersão de sementes por poneromorfos para as plantas

Embora as formigas sejam organismos de pequeno tamanho, com área de vida restrita e que podem passar despercebidos, elas podem ter vários efeitos, positivos e negativos, sobre a regeneração de plantas (veja revisão em RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Embora a maioria das espécies de plantas na região Neotropical não tenha adaptações aparentes à dispersão por formigas há evidências crescentes de que formigas podem impactar positivamente a regeneração de plantas dispersas primariamente por vertebrados, como aves e mamíferos, atuando como dispersores complementares a estes (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010 e referências aí indicadas). Formigas poneromorfas em particular podem afetar profundamente a regeneração de plantas via dispersão de sementes.

Experimentos de remoção de diásporos caídos com o uso de exclusões seletivas, que permitem controlar o acesso de animais aos diásporos de acordo com o tamanho, mostram que diferentes grupos

FIGURA 23.1 – Importância relativa de diferentes gêneros de poneromorfos no número de interações registradas com diásporos caídos ao solo para diferentes sítios de estudo no Brasil. Os valores referem-se à média e desvio padrão do número de interações. Os sítios de estudo são aqueles indicados na Tabela 1, com exceção do estudo de Lima et al. 2013, não utilizado aqui em razão de peculiaridades da amostragem. Para fins de cálculo considerou-se apenas as localidades onde o gênero foi registrado (n).

de formigas são os principais agentes de remoção de frutos e sementes pequenos (até 1 g) caídos ao solo em diferentes vegetações no Brasil (LEAL; OLIVEIRA, 1998; PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2003, 2004; CHRISTIANINI et al., 2007; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010, 2013; LIMA et al., 2013; ZWIENER et al., 2012; SANTANA et al., 2013; BIEBER et al., 2014). Observações em colônias cativas de poneromorfas indicam que estas formigas comportam-se como dispersoras de sementes, descartando intacta a maioria das sementes nas lixeiras dos ninhos após a remoção da polpa (PIZO; OLIVEIRA, 2001). No caso de diásporos muito grandes (>1 g), que as formigas não conseguem carregar aos ninhos, é comum que a polpa seja removida no local pelas formigas, sem remoção das sementes, o que pode afetar a germinação (veja abaixo).

Distâncias de transporte das sementes por formigas até seus ninhos são tipicamente curtas, em média de 2 m ao redor do mundo (GÓMEZ; ESPADALER, 2013). A distância de remoção guarda relação com o tamanho corporal da formiga

que remove o diásporo. Quanto maior a formiga, maior a área de uso da colônia e consequentemente maior a distância média de remoção (NESS et al., 2004). Como as poneromorfas estão entre as formigas de maior tamanho em uma localidade elas são responsáveis por distâncias maiores de remoção de diásporos do que a maioria das outras espécies. Uma exceção são as formigas cortadeiras do gênero *Atta*, as saúvas, que podem coletar material para cultivo de fungo a distâncias comparativamente mais longas (Figura 23.2). No Cerrado, por exemplo, as distâncias de remoção de diásporos por poneromorfas são cerca do dobro das demais formigas, mas menores que a distância atingida por formigas cortadeiras (Figura 23.2). Há certa variação também de acordo com a localidade. Na restinga, *Pachycondyla* e *Odontomachus* carregam diásporos caídos a distâncias maiores (em média cerca de 1,5 m e 2,3 m respectivamente; PASSOS; OLIVEIRA 2002) do que na Floresta Pluvial Atlântica (0,15 m e 0,57 m respectivamente; PIZO; OLIVEIRA, 1998) mas relativamente similares ao Cerrado (1,2 m e 2,9 m; CHRISTIANINI et al.,

FIGURA 23.2 – As distâncias atingidas por diásporos removidos por formigas dependem da identidade da formiga que efetua a remoção. Acima estão indicadas as distâncias de remoção por diferentes grupos de formigas, onde é possível observar que poneromorfas podem proporcionar distâncias de remoção comparativamente maiores que algumas outras formigas. Os traços horizontais referem-se à mediana da distância de remoção; o contorno das caixas indica o primeiro e terceiro quartil, enquanto que a altura das barras indica a distância máxima e mínima de remoção. Os dados referem-se a remoções registradas no Cerrado (CHRISTIANINI et al., 2007, A.V. Christianini dados não publicados).

2007, A.V. Christianini dados não publicados). A maior parte dos eventos de dispersão por poneromorfos não chega aos cinco metros, com o recorde cabendo às *Dinoponera* com distâncias máximas de remoção de pouco mais de 25 m na Caatinga (LEAL et al., 2014b). Estas diferenças devem estar relacionadas com a densidade de ninhos nestas localidades, com a distância de forrageio atingida pelas formigas, além de características dos diásporos, como forma e massa que podem afetar o transporte pelas formigas (CHRISTIANINI et al., 2007 e referências aí indicadas).

Embora curtas, estas distâncias são normalmente suficientes para remover as sementes caídas sob a copa das plantas-mãe, onde a predação de sementes tende a ser maior (e.g. CHRISTIANINI et al., 2007), ou rearranjar a distribuição das sementes no solo em fezes e regurgitos de vertebrados (PASSOS; OLIVEIRA 2002). Como a remoção é rápida - em geral nas primeiras 24 hs da semente chegar ao solo (PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002; CHRISTIANINI et al., 2007; SANTANA et al. 2013), as formigas dispersoras diminuem a exposição das sementes a animais granívoros, como roedores (GILADI, 2006). Além disso, ao redistribuir as sementes caídas, estas formigas as transportam para seus ninhos. No interior dos formigueiros, a polpa dos diásporos é removida e utilizada como alimento e a semente é descartada na lixeira dos ninhos, onde pode vir a germinar. Sabe-se que a remoção da polpa por formigas em geral aumenta a porcentagem final e velocidade de germinação das sementes, reduzindo o ataque por fungos patogênicos (e.g. OHKAWARA; AKINO, 2005; CHRISTIANINI et al., 2007; LEAL et al., 2007).

Além de um potencial benefício na germinação de sementes, as plântulas crescendo junto aos formigueiros de poneromorfos se beneficiam da atividade de patrulha das operárias em busca de presas e consequentemente sofrem menos danos por insetos herbívoros do que plântulas crescendo fora dos formigueiros (PASSOS; OLIVEIRA, 2004). O solo dos formigueiros das poneromorfos frequentemente é mais poroso e rico em macro e micronutrientes do que o solo dos arredores, fora dos ninhos (por exemplo, para *Pachycondyla* na restinga (PASSOS; OLIVEIRA, 2002) e *Odontomachus* no cerrado (A.V. Christianini dados não publicados)). Tal enriquecimento do solo deve-se à própria atividade da colônia de formigas, que deposita os restos de presas e indivíduos mortos nas lixeiras, o que

funciona como uma fertilização natural do solo em pequena escala. Porém este efeito é mais pronunciado em vegetações crescendo sobre solos pobres, e pode variar de acordo com a localidade. O solo de ninhos na floresta pluvial Atlântica e na caatinga não mostra diferenças tão marcantes na quantidade de nutrientes comparados a controles (LEAL et al., 2007; PHSA Camargo; AV Christianini dados não publicados). O tempo de duração do ninho parece ser um dos fatores que explicam esta maior quantidade de nutrientes no solo dos formigueiros de poneromorfos em relação a outras espécies de formigas, que possuem ninhos mais efêmeros com duração de poucos meses ou semanas (HUGHES, 1991). No cerrado, ninhos de *Odontomachus chelifer* apresentaram lixeiras exatamente no mesmo local por mais de cinco anos consecutivos, o que deve auxiliar a incrementar a deposição de nutrientes no solo nestes locais em relação a sítios sem ninhos destas formigas ou com ninhos de outras espécies (A.V. Christianini obs. pess.).

Há exemplos de que as poneromorfos afetam a distribuição espacial dos estágios iniciais de regeneração (plântulas) de espécies dispersas primariamente por aves ou por autocoria, incluindo várias espécies de plantas na restinga, (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2003, 2004); no Cerrado (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010) e na Caatinga (LEAL et al., 2007). Em consequência encontram-se mais plântulas associadas aos ninhos destas formigas do que em locais distantes dos formigueiros. Até que ponto esta distribuição de plântulas concentrada nos arredores dos ninhos permanece ao longo do tempo afetando a demografia destas plantas ainda está em aberto, porque várias destas plantas possuem ciclo de vida longo e as plântulas são sujeitas a alta mortalidade até atingir a vida adulta. Porém, estudos que acompanharam a sobrevivência de plântulas ao longo de um ano mostram maior sobrevivência para aquelas crescendo sobre os formigueiros do que fora dos ninhos (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2004; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010, 2013), indicando que o benefício da associação das plântulas com os formigueiros permanece neste intervalo de tempo. O efeito combinado de maior proteção contra herbívoros, maior fertilidade e aeração do solo parece estar por detrás desta maior sobrevivência. Abordagens envolvendo demografia de plântulas destas espécies e dos formigueiros ao longo de vários anos podem ajudar a esclarecer melhor se as formigas são capazes de fato de determinar a distribuição

das plantas adultas no campo. Independente disso, fica evidente que as poneromorfos promovem dispersão direcionada de sementes destas espécies de plantas, embora elas não apresentem adaptações aparentes à dispersão por formigas. Mas há fatores que podem modificar o comportamento de dispersão destas formigas. Pode haver situações onde a escassez de recursos aumente o consumo dos embriões das sementes pelas formigas, aumentando a mortalidade e reduzindo a dispersão destas sementes (BOULAY et al., 2005). Não há estudos desta natureza no Brasil.

Curiosamente, estudos que se concentraram na quantificação da contribuição de diferentes processos ao longo do ciclo de regeneração destas espécies de plantas na restinga e no Cerrado mostram que as poneromorfos por vezes podem ser quantitativamente similares ou até superiores às aves em relação ao número de sementes removidas dos arredores das plantas (PASSOS; OLIVEIRA 2002, 2004, CHRISTIANINI; OLIVEIRA 2010). Ou seja, a dispersão secundária das sementes presentes nas fezes e regurgitos de dispersores primários (como aves) por formigas, somada à remoção de diásporos caídos sob a planta-mãe por estes insetos, pode afetar mais sementes do que os dispersores primários (veja também CHRISTIANINI; OLIVEIRA 2009). Este resultado é surpreendente visto que estes diásporos não possuem adaptações aparentes à dispersão por formigas e ilustra o quanto ainda ignoramos sobre o papel de diferentes agentes na regeneração de plantas em nossos ecossistemas, com implicações, por exemplo, para nossa compreensão da evolução destas interações e de sua conservação (CHRISTIANINI et al., 2014).

Os efeitos positivos da dispersão de sementes por poneromorfos parecem ser o resultado final de coevolução destas formigas com as plantas com as quais interagem, reforçando as interações entre ambos os grupos. Poneromorfos tipicamente são formigas que proporcionam uma dispersão de alta qualidade para as plantas, e como tal sua atração por diásporos ricos em lipídeos pode favorecer plantas que produzam diásporos pequenos (até 1 g) com estas características (CHRISTIANINI et al., 2012; SANTANA et al., 2013, LEAL et al., 2014b). Até que ponto as plantas ao longo da evolução foram selecionadas para atrair formigas que provêm uma dispersão de alta qualidade entre as muitas espécies na comunidade ainda é motivo de debate (*partner choice*, GILADI, 2006). Mas, é evidente

que diásporos ricos em lipídeos atraem uma fração não aleatória das espécies de formigas numa comunidade, destacando-se aí as poneromorfos, abrindo a possibilidade de coevolução destas formigas com as plantas (PIZO; OLIVEIRA, 2001; CHRISTIANINI et al., 2012; LEAL et al., 2014b).

Conservação da dispersão de sementes por poneromorfos

Embora formigas sejam comuns até em ambientes urbanos e modificados isso não significa que elas sejam imunes às alterações ambientais. É bem sabido que perturbações como desmatamento, urbanização e fogo alteram a presença e abundância de certas espécies (CRIST, 2009). Por exemplo, o fogo costuma ser mais danoso para espécies que possuem ninhos arborícolas (MORAIS; BENSON, 1988) do que para espécies com ninhos no solo (VASCONCELOS et al., 2009). A fragmentação e perda de habitat florestal afetam mais fortemente espécies com requerimentos particulares de dieta e microhabitats que são alterados com a fragmentação, com certas poneromorfos (como algumas *Ectatomma*) aparentemente se beneficiando, enquanto outras (como *Pachycondyla* e *Odontomachus*) mostram menor ocorrência nestes locais alterados (VASCONCELOS, 1999). Como estas alterações repercutem nas interações das poneromorfos com diásporos?

As evidências indicam que poneromorfos dispersoras de sementes são afetadas por estas perturbações de habitat e consequentemente há uma redução no número, intensidade e importância de suas interações com frutos e sementes caídos ao solo, o que pode afetar a regeneração das plantas com as quais interagem. Estas formigas possuem pouca redundância ecológica funcional com as formigas que toleram mais as perturbações provocadas pelo homem e, consequentemente, sua perda não é compensada pelas espécies de formigas que permanecem nestes locais (LEAL et al., 2014a). Por exemplo, na Mata Atlântica, perturbações como fragmentação reduzem a ocorrência de poneromorfos como *Pachycondyla* e *Odontomachus*, reduzindo a taxa de remoção e as distâncias atingidas na dispersão de diásporos caídos (ALMEIDA et al., 2013; BIEBER et al., 2014). Na Caatinga, perturbações provocadas pelo homem como pastoreio, caça e coleta de madeira reduzem o número de sementes removidas e as distâncias alcançadas por sementes de Euphorbiaceae dispersas por poneromorfos.

Plantas que produzem sementes maiores (como *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill.) e que dependem de formigas grandes como *Dinoponera* para dispersar suas sementes, sofrem mais com estas perturbações (LEAL et al., 2014a).

Bordas de fragmentos de Cerrado também apresentam menor remoção e distâncias de dispersão de sementes por poneromorfos, em especial dado o acentuado declínio na permanência dos ninhos de *Odontomachus* nestes locais em comparação com áreas de Cerrado distantes de bordas (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013). Em consequência, plântulas associadas aos ninhos de *Odontomachus* nas bordas já não apresentam os mesmos benefícios observados para plântulas crescendo sobre ninhos no interior do Cerrado. Enquanto no interior do Cerrado a sobrevivência de plântulas crescendo sobre os formigueiros é maior do que fora dos ninhos, nas bordas este efeito desaparece e há mortalidade generalizada de plântulas, o que pode afetar a regeneração de plantas que interagem com poneromorfos nestes locais (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013).

Embora os estudos citados anteriormente sejam desanimadores, há evidências de que certas interações de formigas com diásporos podem ser recuperadas com o avanço da regeneração em áreas que sofreram perturbações severas no passado. As taxas de remoção de diásporos e a distância de remoção por formigas aumentam com a idade e estágio sucessional na Mata Atlântica (ZWIENER et al., 2012; ALMEIDA et al., 2013). Há evidências de que as poneromorfos podem ser empregadas como aliadas na restauração passiva de áreas degradadas nos arredores de fragmentos, com as formigas gradativamente incrementando a deposição de sementes e acelerando a regeneração natural destas áreas (GALLEGOS et al., 2014). Há inclusive sugestões do emprego de técnicas de implantação de arilos artificiais em sementes, simples e de baixo custo, antes do emprego da semeadura em áreas de restauração. Graças a esta técnica, as formigas removem rapidamente as sementes para seus ninhos onde a maior sobrevivência das sementes e plântulas pode incrementar o sucesso da restauração (HENAO-GALLEGO et al. 2012).

A degradação acentuada de alguns de nossos ecossistemas, como a Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado, tem deixado amplas áreas onde a vegetação natural é representada apenas por fragmentos pequenos e isolados que já não suportam populações de grandes aves e mamíferos impor-

tantes dispersores de sementes (TABARELLI et al., 2010). Nestes locais é comum encontrar uma grande quantidade de frutos e sementes não dispersos caídos sob a planta-mãe, já que não há mais quem disperse as sementes das plantas ou os vertebrados dispersores são pouco abundantes. Dado o papel numericamente importante das formigas na remoção de diásporos caídos, é possível que estas formigas possam compensar ao menos em parte a dispersão de sementes pequenas (até 1 g) que seria normalmente efetuada por agentes de dispersão primária (como aves) em fragmentos (CHRISTIANINI et al., 2014), mas ao custo de distâncias curtas de dispersão ao redor da planta-mãe e, de acordo com o grupo de formigas envolvido, certa perda das sementes por granivoria (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009 e referências aí citadas).

Tais evidências mostram que com criatividade, persistência e interesse genuíno é possível aprendermos mais sobre o papel das poneromorfos na regeneração de plantas em nossas vegetações e da importância da conservação destas interações. Além disso, é possível empregar estas formigas com sucesso em benefício direto do próprio homem. Os próximos anos devem trazer novidades excitantes para este campo de conhecimento e que está ao alcance de estudantes interessados no tema.

Agradecimentos

Agradeço aos organizadores do livro o convite para redação deste capítulo e a Jonathan Majer, Rodrigo M. Feitosa e Jacques H. C. Delabie, por sugestões ao texto. Durante a redação, AVC recebeu suporte do CNPq (Proc. # 486113/2013-2).

Referências

- ALMEIDA, F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; QUEIROZ, J. M. The importance of Poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. **Sociobiology**, 60: 229-235, 2013.
- BIEBER, A. G. D.; SILVA, P. S. D.; SENDOYA, S. F.; OLIVEIRA, P. S. Assessing the Impact of Deforestation of the Atlantic Rainforest on Ant-Fruit Interactions: A Field Experiment Using Synthetic Fruits. **Plos One**, 9: e90369.
- BLÜTHGEN, N.; GEBAUER, G.; FIEDLER, K. Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. **Oecologia**, 137: 426-435, 2003.

- BONO, J. M.; HEITHAUS E. R. Sex ratios and the distribution of elaiosomes in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. **Insectes Sociaux**, 49: 320-325, 2002.
- BOTTCHER, C. **O Consumo de Sementes e Frutos Carnosos por Formigas em Mata Atlântica: História Natural, Ecologia e Variação Espacial de uma Interação Proeminente**. PhD Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Brasil, 2010.
- BOULAY, R.; FEDRIANI, J. M.; MANZANEDA, A. J.; CERDÁ, X. Indirect effects of alternative food resources in an ant-plant interaction. **Oecologia**, 144: 72-79, 2005.
- BREW, C. R.; O'DOWD, D. J.; RAE, I. D. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. **Oecologia**, 80: 490-497, 1989.
- CARROL, C. R.; JANZEN, D. Ecology of foraging by ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 4: 231-257, 1973.
- CRIST, T. O. Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. **Myrmecological News**, 12: 3-13, 2009.
- 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**, 160: 735-745, 2009.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, 98: 573-582, 2010.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions**, 7: 191-199, 2013.
- 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**, 23:343-351, 2007.
- CHRISTIANINI, A. V.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; OLIVEIRA, P. S. Exploitation of fallen diaspores by ants: are there ant-plant partner choices? **Biotropica**, 44: 360-367, 2012.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Fauna in decline: meek shall inherit. **Science**, 345: 1129, 2014.
- COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, 51: 123-130, 2004.
- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, 300:969-972, 2003.
- ELMES, G. W.; WARDLAW, J. C. The quantity and quality of overwintered larvae in five species of *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Zoology**, 193: 429-446, 1981.
- FERREIRA, A. V.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. **Oikos**, 120: 1013-1022, 2011.
- FOURCASSIÉ, V.; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet, and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, 36: 2211-2227, 2002.
- GALLEGOS, S. C.; HENSEN, I.; SCHLEUNING, M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **Journal of Ecology**, 102: 659-666, 2014.
- GAMMANS, N.; BULLOCK, J.; SCHÖNROGGE, K. Ant benefits in a seed dispersal mutualism. **Oecologia**, 146: 43-49, 2005.
- GILADI, I. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, 112: 481-492, 2006.
- GÓMEZ, C.; ESPADALER, X. An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. **Ecography**, 36: 1193-1201, 2013.
- HANZAWA, F. M.; BEATTIE, A. J.; CULVER, D. C. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. **American Naturalist**, 131: 1-13, 1988.
- HERRERA, C. M. Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C.M.; Pellmyr, O. (Eds.). **Plant-animal Interactions: an Evolutionary Approach**. Oxford: Blackwell, 2002. p.185-208, 2002.
- HENAO-GALLEGO, N.; ESCOBAR-RAMÍREZ, S.; CALLE, Z.; MONTOYA-LERMA, J.; ARMBRECHT, I. An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. **Restoration Ecology**, 20: 555-560, 2012.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts. 1990.

- HORVITZ, C. C.; BEATTIE, A. J. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) by carnivorous Ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. **American Journal of Botany**, 67: 321-326, 1980.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13: 201-228, 1982.
- HUGHES, L. The relocation of ant nest entrances - potential consequences for ant-dispersed seeds. **Australian Journal of Ecology**, 16: 207-214, 1991.
- HUGHES, L.; WESTOBY, M.; JURADO, E. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. **Functional Ecology**, 8: 358-365, 1994.
- JANZEN, D. H. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. **Biotropica**, 6: 69-103, 1974.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite hunting-ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 37: 373-383, 1995.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in Cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica**, 30: 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**, 99: 885-894, 2007.
- LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, 174: 173-181, 2014a.
- LEAL, L. C.; LIMA NETO, M. C.; OLIVEIRA, A. F. M.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Myrmecochores can target high-quality disperser ants: variation in elaiosome traits and ant preferences for myrmecochorous Euphorbiaceae in Brazilian Caatinga. **Oecologia**, 174: 493-500, 2014b.
- LENGYEL, S.; GOVE, A. D.; LATIMER, A. M.; MAJER, J. D.; DUNN, R. R. Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. **PLoS One**, 4: e5480, 2009.
- 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**, 45: 217-223, 2013.
- MARUSSICH, W. A. Testing myrmecochory from the ant's perspective: The effects of *Datura wrightii* and *D. discolor* on queen survival and brood production in *Pogonomyrmex californicus*. **Insectes Sociaux**, 53: 403-411, 2006.
- MORAIS, H. C.; BENSON, W. W. Recolonização da vegetação de Cerrado após queimada por formigas arborícolas. **Revista Brasileira de Biologia**, 48: 459-466, 1988.
- MORALES, M. A.; HEITHAUS, E. R. Food gained from seed dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. **Ecology**, 79: 734-739, 1998.
- NESS, J. H.; BRONSTEIN, J. L.; ANDERSEN, A. N.; HOLLAND, J. N. Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small ant invasions. **Ecology**, 85: 1244-1250, 2004.
- OHKAWARA, K.; AKINO, T. Seed cleaning behavior by tropical ants and its anti-fungal effect. **Journal of Ethology**, 23: 93-98, 2005.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, 90: 517-528, 2002.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits, and seeds in a sandy plain rainforest in Southeast Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 19: 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**, 139: 376-382, 2004.
- PIE, M. R. Foraging ecology and behavior of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, 38: 717-729, 2004.
- PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, 85: 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**, 32: 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**, 157: 37-52, 2001.

- PIZO, M. A.; PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forests. In: Forget P-M, Lambert JE, Hulme PE, Vander Wall SB (eds). **Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal**, 1st edn. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK, 2005. p. 315-329.
- 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**, 102: 1151-1157, 2009.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions**. 331 pp. The University of Chicago Press, Chicago, 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**, 29: 71-80, 2013.
- SCHATZ, B.; WCISLO, W. T. Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae) on a sweat bee *Lasioglossum umbripenne* (Halictidae), in Panama. **Journal of Insect Behavior**, 12: 641-663, 1999.
- SKIDMORE, B. A.; HEITHAUS, E. R. Lipid cues for seed carrying by ants in *Hepatica americana*. **Journal of Chemical Ecology**, 14: 2185-2196, 1988.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human modified landscapes. **Biological Conservation**, 143: 2328-2340, 2010.
- TILLBERG, C. V.; EDMONDS, B.; FREAUFE, A.; HANISCH, P. E.; PARIS, C.; SMITH, C. R.; TSUTSUI, N. D.; WILLS, B. D.; WITTMAN, S. E.; SUAREZ, A. V. Foraging ecology of the Tropical giant hunting and *Dinoponera australis* (Hymenoptera: Formicidae)-Evauating mechanisms for high abundance. **Biotropica**, 46: 229-237, 2014.
- VASCONCELOS, H. L. Effects of disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, 8: 409-420, 1999.
- VASCONCELOS, H. L.; PACHECO, R.; SILVA, R. C.; VASCONCELOS, P. B.; LOPES, C. T.; COSTA, A. N.; BRUNA, E. M. Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a neotropical woodland savanna. **Plos One**, 4: e7762, 2009.
- WEISER, M. D.; SANDERS, N. J.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ELLISON, A. M.; FISHER, B. L.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GROSS, K.; GUÉNARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; MCGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; YANOVIK, S. P.; DUNN, R. P. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, 6: 769-772, 2010.
- ZWIENER, V. P.; BIHN, J. H.; MARQUES, M. C. M. Ant-diaspore interactions during secondary succession in the Atlantic forest of Brazil. **Revista de Biología Tropical**, 60: 931-942, 2012.