

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS – CAMPUS SOROCABA
GUILHERME ANDRADE PEREIRA**

***PHEIDOLE & ODONTOMACHUS* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE):
PREDADORAS OU DISPERSORAS DE SEMENTES?**

**SOROCABA
2024**

GUILHERME ANDRADE PEREIRA

***PHEIDOLE & ODONTOMACHUS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE):
PREDADORAS OU DISPERSORAS DE SEMENTES?***

Trabalho de conclusão de curso apresentado à
Coordenação do curso de Graduação em Ciências
Biológicas da Universidade Federal do São Carlos,
Campus Sorocaba, como requisito à obtenção do
Título de Bacharel em Ciências Biológicas.
Orientador: Alexander Vicente Christianini.

**SOROCABA
2024**

Folha de aprovação

Guilherme Andrade Pereira

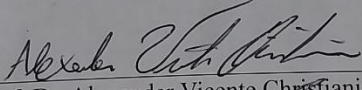
“*PHEIDOLE & ODONTOMACHUS* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE):
PREDADORAS OU DISPERSORAS DE SEMENTES?”

Trabalho de Conclusão de Curso

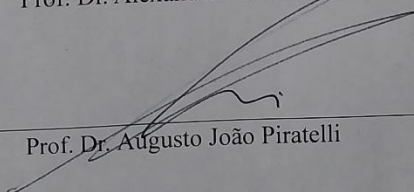
Universidade Federal de São Carlos – *campus* Sorocaba

Sorocaba, 8 de fevereiro de 2024.

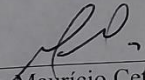
Orientador


Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini

Membro 1


Prof. Dr. Augusto João Piratelli

Membro 2


Prof. Dr. Mauricio Cetra

Guilherme Andrade, Pereira

Pheidole & Odontomachus (Hymenoptera: Formicidae):
predadoras ou dispersoras de sementes? / Pereira
Guilherme Andrade -- 2024.

49f.

TCC (Graduação) - Universidade Federal de São Carlos,
campus Sorocaba, Sorocaba

Orientador (a): Alexander Vicente Christianini

Banca Examinadora: Alexander Vicente Christianini,

Augusto João Piratelli, Maurício Cetra

Bibliografia

1. Dispersão de sementes. 2. Formigas. 3. Interações
planta-animal. I. Guilherme Andrade, Pereira. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano - CRB/8
6979

Agradecimentos

Agradeço aos meus pais, por sempre terem me apoiado na minha jornada, que me auxiliaram e me ensinaram a sempre seguir pelo caminho certo.

Ao meu irmão e a minha cunhada, que sempre estiveram dispostos a me ajudar quando eu precisava.

Aos meus tios e tias e demais familiares, que também me ajudaram a encontrar meu caminho e me motivaram a segui-lo.

Aos meus amigos e colegas de classe: Pedro, Pietro, Carol, Daniele e Joice, que estiveram presentes nos momentos de luta e de glória durante a graduação.

Aos meus companheiros de São Paulo, que me acompanharam durante os momentos de diversão e me ensinaram como formatar documentos com mais facilidade.

Às Prof^{as} Lívia Pinheiro e Maria Virgínia, que me mostraram o quão incrível é o mundo dos insetos.

Ao Prof^o Alexander V. Christianini, que me orientou e deu a oportunidade de eu me aprofundar no vasto tema da ecologia de interações.

Ao Prof^o Piratelli, Prof^o Cetra e Prof^o Mercival, que aceitaram fazer parte da banca examinadora para este TCC.

A todos os professores e profissionais que compõem a UFSCar, tornando-a um local de aprendizado, crescimento, reflexão e oportunidades.

E a todos os demais que me ajudaram a chegar até aqui.

Resumo

Apesar de serem conhecidas como predadoras de artrópodes, muitas espécies de formigas fazem uso de frutos e sementes como alimento, transportando-os para seus ninhos. Parte das sementes pode ser descartada em pilhas de lixo próximas à entrada ou no interior do formigueiro após o consumo da polpa do fruto ou do arilo que recobre a semente. Algumas dessas sementes podem ainda ser viáveis e, potencialmente, germinar. Por meio deste comportamento, as formigas podem dispersar sementes de espécies sem adaptação aparente à dispersão por formigas e contribuir na regeneração de plantas. Nós avaliamos a capacidade de remoção e a germinação de sementes que tiveram interação com formigas *Pheidole* e *Odontomachus*, as quais são abundantes em muitos ecossistemas Neotropicais e que comumente interagem com frutos/sementes. Investigamos como atributos das sementes, como tamanho, formato e presença de uma recompensa (polpa ou arilo), podem influenciar na chance de as sementes serem removidas. Para tal, foram organizados ninhos artificiais destas formigas, que tiveram ofertadas sementes de diversos tipos e formatos como alimento. Ao final do experimento, pôde-se confirmar a capacidade de remoção de ambas as formigas, contudo, *Odontomachus* apresentou um desempenho maior nesta tarefa, provavelmente devido a seu tamanho e método de forrageamento. Em geral, a germinação não foi alterada pelo contato com as formigas em nenhum dos casos, implicando que ambas formigas podem mesmo atuar na dispersão de sementes, com exceção da interação de *Pheidole* com *Solanum viarum*, para a qual a formiga se mostrou realmente mais granívora do que dispersora.

Palavras-chave: interações planta-animal, germinação, regeneração de plantas, Cerrado, floresta estacional semidecídua.

Abstract

Despite being known as predators of arthropods, many species of ants use fruits and seeds as food, transporting them to their nests. Part of the seeds can be discarded in a midden near the entrance or inside the nest after the fruit pulp or the aril that covers the seed is consumed. Some of these seeds may still be viable and potentially germinate. Through this behavior, ants can disperse seeds of species without apparent adaptation to dispersal by ants and contribute to plant regeneration. We evaluated the capacity of seed removal by ants and the germination of seeds that interacted with *Pheidole* and *Odontomachus*, which are abundant ants in many Neotropical ecosystems and commonly interact with fruits/seeds. We investigated how seed attributes, such as size, shape and presence of a reward (pulp or aril), can influence the chance of seeds being removed. Artificial nests of these ants were kept in the lab, where seeds of different types and shapes were offered as food. It was possible to confirm the seed removal and dispersal capacity of both ants. However, *Odontomachus* performed better in this task, probably due to its size and foraging method. In general, seed germination was not altered by contact with ants in any case, implying that both ants are indeed seed dispersers. The exception was the interaction between *Pheidole* and *Solanum viarum*, in which the ant clearly behaves as a granivore rather than a seed disperser.

Keywords: plant-animal interactions, germination, plant regeneration, Cerrado, semideciduous forest.

Lista de ilustrações:

- Figura 1.** *Pheidole jelski* carregando uma semente para o ninho de forma cooperativa, foto por Alex Wild; **Figura 2.** *Odontomachus chelifer* carregando uma semente arilada para o ninho de forma solitária, foto por Verônica Magalhães.20
- Figura 3.** a) bandejas com ninhos artificiais de *Pheidole* e *Odontomachus* no laboratório de Interações entre Animais e Plantas; b) tubos de ensaio envolvidos em celofane vermelho, simulando o interior do ninho das formigas; c) Formigas *Odontomachus* transportando sementes de *Urochloa* sp. para o ninho. d) Arena onde foi depositado o alimento e as sementes: dieta congelada e alguns insetos mortos. Fotos tiradas pelo autor22
- Figura 4.** Interior das bandejas plásticas com *Odontomachus* (esquerda) e *Pheidole* (direita). Em a), o disco plástico onde foram colocados alimento e sementes para as formigas interagirem; em b) os tubos de celofane que foram utilizados para representar o interior dos ninhos; e em c), a pilha de descarte. Sementes que foram encontradas, mas fora destes 3 locais após 3 dias, foram consideradas como DC (Descartadas ao caminho).24
- Figura 5.** Regressão linear relacionando a massa das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Pheidole*.....28
- Figura 6.** Regressão linear relacionando a massa das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Odontomachus*.....28
- Figura 7.** Regressão linear relacionando o formato das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Pheidole*. As sementes de *Panicum maximum* e *Pera glabrata* não puderam ser medidas devido à escassez, apenas 11 espécies de plantas foram usadas nessa análise.....29
- Figura 8.** Regressão linear relacionando o formato das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Odontomachus*. As sementes de *Panicum maximum* e *Pera glabrata* não puderam ser medidas devido à escassez, apenas 11 espécies de plantas foram usadas nessa análise.....29
- Figura 9.** Gráfico de boxplot comparando a massa das sementes carnosas e não carnosas que foram removidas por *Pheidole*.....30
- Figura 10.** Percentual de sementes direcionadas para cada destino por *Pheidole*, com base no número total de sementes oferecidas.....32
- Figura 11.** Percentual de sementes direcionadas para cada destino por *Odontomachus*, com base no número total de sementes oferecidas.....32
- Figura 12.** a) sementes de *Urochloa* sp. com marcas de escarificação, indicando que possivelmente foram predadas. Ao lado, sementes saudáveis como comparação; b) sementes de *Erythroxylum suberosum* com furos e buracos de

mordidas, marcas que indicam predação, ao lado um zoom de 4x em uma semente de *Erythroxylum suberosum* com marcas de predação.41

Lista de tabelas:

Tabela 1. Espécies das sementes oferecidas, em ninhos artificiais, às formigas dos gêneros *Pheidole* e *Odontomachus*. As medidas de Comprimento, Largura, Altura e Peso Fresco estão representadas pela média \pm erro padrão. A coluna de sementes oferecidas refere-se ao número bruto total de sementes oferecidas para cada um dos gêneros de formiga, independente do número de ninhos. Arilo/Elaiossomo/Polpa carnosa: S=Sim, N=Não.....26

Tabela 2. Número de sementes que foram direcionadas para cada destino por *Pheidole*, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem em relação ao número de sementes oferecidas. Nas últimas duas colunas, o número de sementes que foi encontrada danificada e o total de sementes que foram oferecidas de cada espécie. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.....33

Tabela 3. Número de sementes que foram direcionadas para cada destino por *Odontomachus*, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem em relação ao número de sementes oferecidas. Nas últimas duas colunas, o número de sementes que foi encontrada danificada e o total de sementes que foram oferecidas de cada espécie. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.....34

Tabela 4. Número de sementes as quais *Pheidole* interagiu e germinou, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem de sementes que germinou, em relação ao total de sementes colocadas para germinar. Na última coluna, o número total de sementes do tratamento controle. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte....36

Tabela 5. Número de sementes as quais *Odontomachus* interagiu e germinou, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem de sementes que germinou, em relação ao total de sementes colocadas para germinar. Na última coluna, o número total de sementes do tratamento controle. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.37

Lista de siglas e abreviações

CI - Controle Intacto: relacionado a sementes que não tiveram contato com as formigas e não foram modificadas de nenhuma forma após serem retiradas do fruto, mantendo a polpa e/ou cobertura carnosa.

CR - Controle Raspado: relacionado a sementes que não tiveram contato com as formigas, mas tiveram a polpa e/ou cobertura carnosa removidas após serem retiradas do fruto.

DC - Descartadas ao Caminho: relacionado a sementes que, após serem ofertadas para as formigas, foram removidas, mas foram deixadas no caminho entre o disco de plástico e o ninho pelas próprias formigas.

NN - Ninho: relacionado a sementes que, após serem ofertadas para as formigas, foram removidas e mantidas no interior dos ninhos pelas próprias formigas.

PD - Pilha de Descarte: relacionado a sementes que, após serem ofertadas para as formigas e descartadas na pilha de lixo ao lado do ninho.

RN - Arilo/Elaiossomo removido, mas não transportadas: relacionado a sementes que, após serem ofertadas para as formigas, não foram removidas, tendo apenas a porção carnosa externa retirada pelas formigas.

Sumário

1. Introdução	11
2. Métodos	18
2.1. <i>Área de estudo</i>	18
2.2. <i>Coleta de frutos, sementes e sua caracterização</i>	19
2.3. <i>Espécies-alvo de formigas</i>	19
2.4. <i>Experimentos de oferta de fruto/sementes às colônias em laboratório</i>	23
2.5. <i>Experimento de Germinação</i>	24
2.6. <i>Análise dos dados</i>	25
3. Resultados	26
3.1. <i>Caracterização e destino das sementes</i>	26
3.2. <i>Experimento de Germinação</i>	35
4. Discussão	38
5. Conclusão	43
6. Referências Bibliográficas	44

1. Introdução

Nas últimas décadas o papel antagônico das formigas em relação às plantas vem sendo revisado. Conforme novas observações são obtidas a sua importância na dispersão secundária de sementes é denotada, indicando que muitas formigas tidas até então como granívoras ou carnívoras podem, na verdade, beneficiar a regeneração de plantas (Levey & Byrne, 1993; Pizo & Oliveira, 2001; Passos & Oliveira, 2002; Belchior *et al.*, 2012).

A dispersão de sementes realizada por formigas é chamada de mirmecocoria. A mirmecocoria é uma estratégia de dispersão bem comum. Está presente em mais de 3000 espécies de plantas, distribuídas entre 80 famílias vegetais diferentes, e presente em uma vasta gama de ecossistemas, o que demonstra que a mirmecocoria surgiu de forma independente na história evolutiva de diferentes linhagens de plantas (Lengyel *et al.*, 2009). A mirmecocoria é comumente observada em ervas de florestas temperadas decíduas e arbustos de vegetações esclerófilas crescendo em solos pobres em nutrientes da Austrália e África do Sul (Giladi, 2006). Nestes locais, as formigas atuam como dispersoras primárias, removendo as sementes diretamente da planta-mãe e as transportando para seus ninhos. Porém, a dispersão mais comum de árvores e arbustos na região Neotropical é promovida por aves e mamíferos. No Neotrópico é mais comum observar as formigas atuando como dispersoras secundárias, interagindo e transportando sementes que são defecadas ou regurgitadas por aves e mamíferos (Passos & Oliveira, 2002). As formigas ainda podem interagir com frutos e sementes caídos sob a copa da planta mãe, derrubados por animais ou caídos naturalmente, se alimentando da polpa dos frutos ou das sementes (Pizo & Oliveira, 2001; Christianini & Oliveira, 2009).

Apesar da ampla distribuição filogenética e ecológica da mirmecocoria, há poucos casos de plantas mirmecocóricas verdadeiras no Neotrópico, como por exemplo, plantas da família Marantaceae (e.g. Horvitz & Beattie, 1980). São comuns nesta região formigas granívoras, principalmente dos gêneros *Pheidole* e *Atta* que atuam primariamente como predadoras de sementes e cortadoras de folhas, respectivamente (e.g. Ferreira *et al.*, 2011; Holldobler & Wilson 1990). Todavia,

estudos mais detalhados têm mostrado que é comum encontrar formigas interagindo de forma aparentemente mutualista com frutos e sementes em florestas tropicais, possivelmente devido à alta abundância de formigas e alta disponibilidade de frutos nesses ambientes (Pizo & Oliveira, 2001). Desta forma, formigas podem influenciar o arranjo espacial de sementes e a regeneração de populações de plantas não-mirmecocóricas (Christianini & Oliveira, 2010; Camargo *et al.*, 2016).

Sementes mirmecocóricas apresentam características que as tornam suscetíveis para a dispersão por formigas: são pequenas e leves (e.g. <50mg), e contêm uma camada carnosa externa rica em lipídios, o elaiossomo, que as tornam atrativas para seus dispersores (Giladi, 2006). O conteúdo lipídico destas estruturas é muito nutritivo, sendo composto de ácidos graxos essenciais para as formigas e seu consumo contribui para a manutenção do metabolismo, reprodução e desenvolvimento das larvas (Pizo & Oliveira, 2001; Giladi, 2006; Botcher & Oliveira, 2014). Impactos positivos do consumo de elaiossomos podem ser observados em colônias de formigas da subfamília Myrmicinae que apresentam um aumento no tamanho de fêmeas reprodutivas aladas e das larvas, o que aumenta o *fitness* da colônia (Gammans *et al.*, 2005). Há também evidências positivas do consumo de arilos de sementes não mirmecocóricas de *Cabralea canjerana* para formigas do gênero *Odontomachus*, que apresentam aumento do tamanho e no valor adaptativo do fenótipo das larvas (Botcher & Oliveira, 2014).

De fato, os lipídeos representam um fator nutricional essencial para as formigas, sendo parte da alimentação, fisiologia e constituindo componentes comportamentais (Pizo & Oliveira, 2001). Sementes com alto conteúdo lipídico são muito atrativas para formigas e a qualidade deste conteúdo (representada pela concentração de ácidos oleicos, linoleicos, palmíticos e esteróis, principalmente, Gammans *et al.*, 2005) pode estar relacionada ao comportamento de recrutamento também. A composição química dos arilos de plantas não-mirmecocóricas é semelhante ao elaiossomo de plantas mirmecocóricas verdadeiras, apesar de não tão ricas em ácidos graxos e nutrientes como nitrogênio e potássio (Pizo & Oliveira, 2001). Já a composição lipídica, tanto de arilos em plantas não mirmecocóricas, como de elaiossomos em plantas mirmecocóricas, apresenta semelhanças com a composição da hemolinfa de artrópodes, presas naturais de formigas carnívoras e onívoras, o que

pode explicar o interesse das formigas por sementes com estas estruturas (Giladi, 2006; Pizo & Oliveira, 2001).

O tamanho e composição/qualidade das estruturas lipídicas atreladas às sementes tem relação com a dispersão já que estruturas maiores e de melhor qualidade apresentam taxas de dispersão maiores e um maior número de visitantes (Pizo, Passos & Oliveira, 2005; Giladi, 2006). Porém, a presença ou o tamanho destas estruturas não têm relação com a capacidade das formigas as descobrirem durante o forrageamento (Pizo & Oliveira, 2001). Já as sementes associadas à polpa do fruto têm maior chance de serem transportadas por formigas do que sementes limpas, sem a polpa, sugerindo que estão interessados especialmente na polpa, mas não na semente (Christianini & Oliveira, 2013).

As sementes não mirmecocóricas transportadas pelas formigas costumam compartilhar características semelhantes às mirmecocóricas, sendo diminutas em seu tamanho (<50mg) e apresentando uma estrutura carnosa de alto conteúdo lipídico associada a semente, embora formigas possam remover sementes de até 1g (Pizo & Oliveira 2001). Diásporos (i.e. a unidade de dispersão das plantas, frutos e/ou sementes) de pequeno porte são movidos por maiores distâncias e por um maior número de espécies de formigas, implicando em benefícios para as plantas capazes de produzi-los (Pizo & Oliveira, 2001; Bas, Oliveras, & Gomez, 2007). Espécies de formigas de grande porte (>5 mm, e.g. Ness *et al.*, 2004) estão ligadas a distâncias de dispersão maiores, e também à capacidade de carregar diásporos maiores (Giladi, 2006; Carvalho *et al.*, 2023). Formigas grandes da subfamília Ponerinae, por exemplo, podem carregar a semente por até 10 m a partir do ponto inicial de queda (Pizo, Passos & Oliveira, 2005). Já espécies de formigas de pequeno porte têm mais dificuldade de transportar sementes maiores, e raramente removem sementes de 20 mg ou mais (Rey *et al.*, 2002) e na maioria das vezes, consomem o conteúdo da semente no local em que foi encontrada. Contudo, ainda podem ser capazes de transportar sementes de 50 mg ou mais, por distâncias curtas (até 2 m), até seus ninhos, através do recrutamento de indivíduos (de 1 a 110 indivíduos) (Levey & Byrne, 1993; Pizo, Passos & Oliveira, 2005; Christianini & Oliveira, 2010).

Formigas que carregam os diásporos removem as estruturas carnosas que recobrem a semente (polpa, arilo) quando chegam ao ninho e usam-nas como

alimento (Passos & Oliveira 2002). Sementes maiores podem ter seu conteúdo nutritivo (polpa/arilo) removido no próprio local, se o custo de as carregar até o ninho for muito alto (Camargo, 2016). A presença do arilo ou polpa e o tamanho da semente podem ajudar a evitar a predação, com as formigas removendo apenas a porção carnosa e a semente recebendo os benefícios relacionados à germinação após a limpeza.

Não somente o tamanho das formigas está ligado à capacidade de dispersão das formigas. Seu comportamento, identidade, hábitat e modo de dispersão têm fortes influências sobre sua capacidade de dispersar um diásporo (Giladi, 2006; Penn & Crist, 2018). A disponibilidade de recursos alimentares, como a abundância de artrópodes, presas de formigas carnívoras, está relacionada com a diminuição da predação de sementes por parte das mesmas (Rey *et al.*, 2002). Este padrão pode ser observado em formigas da subfamília Ponerinae, como *Odontomachus*. Tais formigas são predominantemente carnívoras, se alimentando de outros artrópodes, porém, podem ser observadas interagindo com diásporos em ambientes com climas xéricos e/ou com solos pobres em nutrientes, como a restinga e o cerrado (Passos & Oliveira, 2004; Christianini & Oliveira, 2010). A baixa biomassa de artrópodes nesses ambientes diminui o suprimento de presas disponíveis para as formigas, as quais optam por se alimentar de frutos caídos, restos de polpa e sementes com alto conteúdo lipídico nas fezes de vertebrados para suprir as necessidades de suas dietas (Pizo, Passos & Oliveira, 2005). Sendo assim, a abundância de outros recursos alimentares dilui o risco de predação de sementes e a proporção de sementes predadas tem uma correlação maior com a abundância de recursos, do que com a presença de possíveis predadores no ambiente (Rey *et al.*, 2002).

Interações mutualistas, como as observadas durante a dispersão são complexas e podem variar para o antagonismo dependendo das condições ambientais e ofertas de recursos, sendo assim, as interações entre plantas e formigas variam entre um gradiente de mutualismo e antagonismo (Penn & Crist, 2018). O transporte de sementes por formigas reflete este amplo nuance. Até formigas granívoras podem ajudar na dispersão, mesmo quando há intenção de devorar as sementes (Levey & Byrne, 1993). Todavia, a remoção de sementes gerada pelas formigas nem sempre traz vantagens para a semente. Por exemplo, tais sementes podem não apenas serem consumidas, como também podem ser levadas para regiões profundas dos ninhos de

formigas, nos quais as plântulas têm maior dificuldade para emergir (Bas, Oliveras, & Gomez, 2007; Christianini & Oliveira, 2009; Renard, Schatz, & McKey, 2010).

Partindo deste ponto, pode-se dividir as formigas dispersoras de sementes em dois grupos (e.g. Giladi, 2006): dispersoras de baixa qualidade e dispersoras de alta qualidade. O primeiro grupo é identificado por formigas granívoras que forrageiam em grupo e recrutam de dezenas a centenas de indivíduos para recolher e armazenar sementes em seus ninhos. O segundo grupo é formado por formigas carnívoras e onívoras que forrageiam sozinhas e levam as sementes para seus ninhos para remover a polpa ou o elaiossomo e 15romáti-las em seguida, dispersando as sementes mais rapidamente. Formigas da subfamília Myrmicinae, tal como o gênero *Pheidole*, podem ser encaixadas como dispersoras do primeiro grupo, formigas da subfamília Ponerinae, tal como *Odontomachus*, podem ser encaixadas no segundo grupo (Christianini & Oliveira, 2010). As formigas da subfamília Myrmicinae são pequenas, abundantes e removem a polpa e os líquidos dos frutos no próprio local, e poucas vezes transportam a semente. Enquanto isso, as formigas da subfamília Ponerinae, em geral maiores, transportam ativamente as sementes para seus ninhos (Pizo & Oliveira, 2001).

Apesar de serem consideradas dispersoras de baixa qualidade, as formigas granívoras ainda são capazes de influenciar a regeneração de populações de espécies vegetais através da formação de bancos de sementes mais duradouros que os bancos naturais, além de conceder benefícios como o afastamento da zona de predação e a proteção contra possíveis patógenos para as sementes transportadas (Levey & Byrne, 1993). Formigas do gênero *Pheidole* são formigas predadoras de sementes abundantes na serrapilheira (Wilson, 2003), costumam encontrar rapidamente sementes que caem ao solo, dominando grande parte das interações entre formigas e sementes (Pizo & Oliveira, 2001; Christianini & Oliveira, 2010). Por exemplo, 66% das sementes de *Xylopia 15romática* caídas ao solo sofrem algum tipo de interação com *Pheidole* no Cerrado (Christianini & Oliveira, 2009). Apesar das *Pheidole* se alimentarem ativamente de sementes, e não apenas da porção carnosa, ainda atuam como dispersoras de baixa qualidade ao descartarem uma parcela (cerca de 30% das sementes transportadas) de sementes viáveis, e devido à sua abundância e capacidade de interagir ativamente com a maioria das sementes caídas ao solo,

podem ser consideradas como um dos gêneros de formigas mais importantes para a dispersão secundária de sementes (Levey & Byrne, 1993).

Após o transporte e o armazenamento, tanto as formigas carnívoras quanto as granívoras podem acabar não predando uma porção das sementes transportadas, descartando-as na pilha de lixo ao lado do ninho onde podem vir a germinar (Pizo & Oliveira, 2001; Bieber *et al.*, 2013). As sementes que são descartadas ou limpas por formigas podem apresentar um aumento em sua taxa de germinação e sobrevivência (Pizo & Oliveira, 2001; Passos & Oliveira, 2002). As formigas são capazes de causar estes efeitos através de três formas principais: 1 – afastamento da semente de locais sujeitos a maior predação, 2 – proteção contra patógenos e 3 – dispersão direcionada (Levey & Byrne, 1993; Giladi, 2006):

No primeiro caso, as formigas afastam as sementes da zona de maior predação nas proximidades da planta-mãe, transportando-as do seu local inicial de queda (e.g. embaixo da copa). Além de proteger a semente contra predadores, ao serem levadas para o interior do ninho, as sementes também ficam protegidas contra queimadas e enchentes (Renard, Schatz, & McKey, 2010). Outro benefício associado é o rearranjo da distribuição do banco de sementes na região (Levey & Byrne, 1993; Pizo & Oliveira, 2001; Passos & Oliveira, 2002; Christianini, 2015), diminuindo a competição intraespecífica entre a planta-mãe e as próprias plântulas (Christianini & Oliveira, 2010). No caso da hipótese que se refere a proteção contra patógenos, observa-se que algumas espécies de formigas, como do gênero *Pheidole*, são capazes de liberar substâncias antipatogênicas através da glândula metapleural, que ao entrarem em contato com a semente eliminam possíveis patógenos, como por exemplo, fungos que diminuem a viabilidade da semente (Pizo & Oliveira, 2001).

Apesar das formigas raramente transportarem as sementes mais do que cinco metros do local da queda, a rápida remoção das sementes permite que estas sejam beneficiadas com a dispersão direcionada e com a proteção contra predação por outros predadores, como outros insetos e vertebrados (Giladi 2006; Christianini *et al.*, 2007). Geralmente, demora menos de 10 minutos para que as sementes sejam encontradas e no caso de formigas poneromorfas, pode-se afirmar que os diásporos são transportados e limpos dentro do ninho em menos de 24 horas (Pizo & Oliveira, 2001). As plântulas que crescem próximas aos ninhos das formigas também são

beneficiadas com a proteção contra predadores. Em formigas *Odontomachus chelifer*, a carnivoría contra herbívoros que se aproximam de seus ninhos têm efeitos benéficos na proteção de plântulas de *Guapira opposita*, aumentando a taxa de sobrevivência destas plântulas (Passos & Oliveira, 2004).

Já a hipótese da dispersão direcionada, sugere que a ação das formigas na formação de seu ninho gera alterações físico-químicas na composição do solo (Giladi, 2006), devido à deposição de matéria orgânica morta, composta das presas mortas descartadas no local (Pizo, Passos & Oliveira, 2005), enriquecendo e melhorando a aeração do solo, o que favorece o crescimento e sobrevivência de plântulas em relação a outros locais ao acaso onde as sementes podem cair (Passos & Oliveira, 2004). Apesar desta última hipótese ter sido rejeitada em alguns estudos, há evidências de que o conteúdo de nutrientes, como C, N, P e K, e o conteúdo de cátions, como Ca, Al, Mg e Na, presente no solo é aumentado na presença de pilhas de descartes formadas por formigas de diversas espécies (Farij-Brener & Werenkraut 2017). Em microssítios povoados por ninhos de algumas espécies de formigas das subfamílias Ponerinae e Myrmicinae, é possível observar maiores teores de fósforo e nitrogênio, o que, de fato, pode influenciar no crescimento e na sobrevivência das plântulas provenientes das sementes descartadas (Levey & Byrne, 1993; Passos & Oliveira, 2002). Por haver uma vasta gama de espécies vivendo em diferentes microhabitats, as formigas conseguem dispersar as sementes em uma diversidade de diferentes microambientes, intensificando os efeitos da dispersão direcionada. Dado este detalhe, o impacto das formigas na dispersão de sementes não pode ser considerado trivial, havendo influência na regeneração de populações de plantas (Pizo & Oliveira, 2001; Camargo *et al.*, 2016).

Estes 3 fatores atuam em conjunto sobre as sementes transportadas e descartadas, mantendo sua viabilidade, alterando seu crescimento e melhorando as chances de sobrevivência das plântulas (Giladi, 2006). Até 90% das sementes caídas ao solo são removidas por formigas (Pizo, Passos & Oliveira, 2005), implicando a importância destes benefícios na sobrevivência de sementes. Mesmo quando as sementes já foram dispersadas anteriormente por outros agentes, o transporte realizado pelas formigas ainda oferece os benefícios citados anteriormente (Giladi, 2006), principalmente o benefício relacionado ao afastamento das zonas de maior predação, através da redistribuição espacial das sementes pela ação das formigas.

Com a finalidade de conservar espécies de plantas em diferentes vegetações, vale ressaltar a importância de compreender quais espécies de formigas são importantes para dispersão, quais espécies tendem mais a granivoria e quais espécies de plantas se beneficiam mais deste fenômeno. Neste estudo, foram ofertados frutos e sementes para colônias de formigas dos gêneros *Pheidole* e *Odontomachus*, com o objetivo de:

- 1) Avaliar os efeitos que estas formigas podem exercer sobre diásporos que foram transportados, descartados e/ou limpos pelas mesmas;
- 2) entender quais fatores estão ligados à escolha e transporte destas sementes por parte das formigas, e através disto,
- 3) estimar os impactos que estas formigas podem ter na dispersão de sementes de diferentes espécies de plantas do Cerrado e da Mata Atlântica.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

As amostragens de ninhos e frutos ocorreram em uma área de transição entre Cerrado e Mata Atlântica, nos fragmentos de vegetação nativa localizados no campus Sorocaba da Universidade Federal de São Carlos (47° 31' 28" O e 23° 34' 53" S; 580m), Município de Sorocaba, estado de São Paulo, no Sudeste do Brasil. Segundo a classificação climática Köppen, a região possui clima Cwa, localizada entre o Planalto Atlântico e a Depressão Periférica de São Paulo. A flora e a fauna predominante dos fragmentos amostrados pertencem ao Cerrado e à Floresta Estacional Semidecídua (Ansaloni *et al.*, 2018).

2.2. Coleta de frutos, sementes e sua caracterização

Os frutos selecionados para oferta para as colônias de formigas foram coletados na área de amostragem, priorizando aqueles com sementes mais leves que 1 g, dada a capacidade de carga das formigas. Para avaliar como as características

das sementes estão relacionadas ao transporte e predação pelas formigas, sementes de cada espécie ofertada foram identificadas, medidas (comprimento, largura e altura em mm, e massa em g) e caracterizados quanto à presença ou ausência de uma recompensa carnosa recobrando a semente (como um arilo ou polpa do fruto). As sementes foram medidas com auxílio de paquímetro e pesadas em balança de precisão. Para caracterizar o formato da semente empregamos a estratégia descrita por Bekker *et al.* (1998), onde o comprimento, largura e altura do diásporo é dividido pela média do comprimento e a variância dessas três medidas é utilizada como descritor do formato. Quanto mais próximo de zero o valor obtido, mais arredondada é a semente.

2.3. Espécies-alvo de formigas

Foram empregadas formigas dos gêneros *Pheidole* e *Odontomachus* para os experimentos, tanto pela sua disponibilidade e abundância na área de amostragem, como também por serem gêneros de formigas de características distintas um do outro.

Pheidole é um gênero hiperdiversificado, sendo o mais diverso gênero de formigas, contando com cerca de 1151 espécies e uma distribuição cosmopolita (Wilson, 2003). As colônias são formadas por indivíduos dimórficos com castas de indivíduos menores (*minor*) e maiores (*major*) (Wilson, 2003). São abundantes e habitam diversos habitats diferentes, mas são encontradas predominantemente no solo e na serrapilheira, onde se alimentam principalmente de artrópodes, restos de frutas e sementes. (Levey & Byrne, 1993; Wilson, 2003; Gomes *et al.*, 2021). *Odontomachus* é um gênero de formigas poneromorfas (da subfamília Ponerinae), composto por 67 espécies distribuídas ao redor do mundo, mas concentradas na zona Pantropical (Hölldobler & Wilson 1990). São formigas de médio e grande porte que não apresentam castas bem definidas e nidificam no solo, troncos apodrecidos ou bromélias, mas também apresentam espécies de hábito arborícola (Hölldobler & Wilson 1990). São conhecidas por suas mandíbulas bem desenvolvidas e fortes, que usam para predarem outros artrópodes, mas podem se alimentar também de exsudatos extra-florais, frutas e sementes a depender das circunstâncias (Camargo & Oliveira, 2012; Christianini, 2015; Hoenle *et al.*, 2020).



Figura 1 e 2. *Pheidole jelski* carregando uma semente para o ninho de forma cooperativa (foto Alex Wild). *Odontomachus chelifer* carregando uma semente arilada para o ninho de forma solitária (foto por Verônica Magalhães; Rocha *et al.* 2022).

Para atração das formigas de interesse e localização dos seus ninhos, foram utilizadas iscas de sardinha colocadas por cima de pedaços de papel higiênico para facilitar a visualização. As iscas foram posicionadas com cerca de 1 a 2 metros de distância entre si, seguindo uma pequena trilha dentro do fragmento amostrado. Foram colocadas entre 10 a 20 iscas por amostragem. Os indivíduos atraídos para as iscas foram seguidos para encontrar a localização do ninho e os ninhos foram então marcados. Os ninhos foram amostrados manualmente, e as formigas obtidas levadas para laboratório.

Para a oferta de sementes e observação do transporte e destino das mesmas, foram montados ninhos artificiais (conforme Hölldobler & Wilson, 1990) onde os indivíduos dos ninhos amostrados em campo foram colocados. Foram utilizadas bandejas plásticas de 35 x 15 cm para contenção e tubos de ensaio para a simulação dos ninhos (Fig. 3a). Os tubos de ensaio foram parcialmente preenchidos com água e um chumaço de algodão em uma das extremidades para manter a umidade no interior do tubo. O tubo foi envolvido em papel celofane vermelho para evitar a entrada de luz e ao mesmo tempo permitir a visualização do interior do ninho (Figs. 3b) e 3c).

Ao total, foram formados dois ninhos (N=2) para cada gênero de formiga. Devido ao prazo e as dificuldades de se manter os ninhos em laboratório, apenas 2 ninhos de cada gênero puderam ser mantidos durante grande parte do experimento, o que pode haver diminuído a acurácia dos resultados obtidos dado o baixo número

amostral dos ninhos. Todos os ninhos foram montados e mantidos no Laboratório de Interações Planta-Animal da Universidade Federal de São Carlos.

Foi colocada uma pequena placa circular de plástico em cada uma das bandejas, que funcionou como uma arena onde o alimento foi oferecido a cada 2-4 dias (Fig. 3d). A dieta das formigas consistiu, inicialmente, de cupins e outros insetos variados encontrados nos arredores, suplementados com dieta artificial (Bhatkar & Whitcomb, 1970). Também foram oferecidos diferentes tipos de frutas e sementes (Tabela 1), encontradas no local de estudo. A dieta planejada não foi interrompida durante a oferta das sementes para as formigas.



Figura 3. a) bandejas com ninhos artificiais de *Pheidole* e *Odontomachus* no laboratório de Interações entre Animais e Plantas; b) tubos de ensaio envolvidos em celofane vermelho, simulando o interior do ninho das formigas; c) Formigas *Odontomachus* transportando sementes de *Urochloa* sp. para o ninho. d) Arena onde foi depositado o alimento e as sementes: dieta congelada e alguns insetos mortos. Fotos tiradas pelo autor.

2.4. Experimentos de oferta de fruto/sementes às colônias em laboratório

Para testar a influência de características dos frutos e sementes na chance de serem transportados por formigas e a influência de formigas na germinação, foram ofertadas entre 3 a 30 sementes de cada espécie de planta para cada ninho, de acordo com a disponibilidade. As sementes coletadas foram oferecidas às formigas em pequenas placas de plástico, colocadas dentro dos ninhos artificiais, e deixadas lá por um intervalo de 3 dias. Apenas ao final do intervalo o observador examinou o destino das sementes. A oferta de sementes não foi contínua, devido a disponibilidade dos frutos na área de amostragem, sendo realizada a cada 2 semanas ou 1 mês. Em nenhum momento, a dieta com cupins e insetos foi interrompida. O experimento iniciou-se em novembro de 2022, e foi encerrado em janeiro de 2024. Um total de 1548 sementes de 13 espécies diferentes (Tabela 1) foi oferecido para os ninhos artificiais (797 sementes para os ninhos de *Pheidole* e 751 sementes para os ninhos de *Odontomachus*). Apenas 2 das espécies não são nativas do Cerrado, sendo espécies introduzidas: *Urochloa* sp. e *Panicum maximum*, ambos capins introduzidos para fins comerciais.

Após 3 dias, os ninhos foram observados, e foram recuperadas as sementes previamente oferecidas. Procedeu-se, então, com a classificação das sementes, separando-as em 5 destinos de acordo com o tratamento que as formigas dispensaram às sementes: “Pilha de descarte” (PD) = sementes que foram descartadas em um amontoado de terra próximo ao ninho, onde geralmente as formigas descartam o lixo da colônia; “Descartadas ao meio do caminho” (DC) = referente ao caminho entre área em que a semente foi oferecida e o ninho/pilha de descarte; “Ninho” (NN) = sementes encontradas no interior do ninho artificial; e “Ariolo removido, mas não transportadas” (RN) = sementes que tiveram a polpa ou ariolo removidos no local de oferta, mas não foram transportadas do local da placa. As sementes que foram encaixadas em um dos 4 tratamentos (PD, DC, NN ou RN) através da interação com as formigas foram observadas na lupa em busca de traços de escarificação, com o objetivo de identificar se houve predação nestas sementes.

Além dos quatro tratamentos mencionados, uma porção das sementes foi categorizada como “Ignoradas”, se referindo às sementes que não foram transportadas e não apresentaram nenhum sinal de movimento, escarificação ou

mantiveram a polpa ou elaiossomo ilesos. Estas sementes não apenas foram consideradas como não removidas, como também não tiveram interação com as formigas, desta forma, não foram direcionadas ao experimento de germinação.



Figura 4. Interior das bandejas plásticas com *Odontomachus* (esquerda) e *Pheidole* (direita). Em a), o disco plástico onde foram colocados alimento e sementes para as formigas interagirem; em b) os tubos de celofane que foram utilizados para representar o interior dos ninhos; e em c), a pilha de descarte. Sementes que foram encontradas, mas fora destes 3 locais após 3 dias, foram consideradas como DC (Descartadas ao caminho).

2.5. Experimento de Germinação

As sementes que foram direcionadas para algum dos tratamentos (PD, DC, NN e RN) pelas formigas dentro de um período de 3 dias foram retiradas dos ninhos e colocadas para germinar. As sementes foram levadas para a casa de vegetação do Campus Sorocaba da Universidade Federal de São Carlos e plantadas em vermiculita usada como substrato, sendo mantidas em casa de vegetação com rega automática e sombrite (30% interceptação de luz), com variação ambiente de temperatura e luz. A germinação das sementes foi observada em intervalos semanais, por 2 a 3 meses até o fim do experimento a depender da espécie.

Para comparar a germinação das sementes que interagiram com as formigas, foi preparado o controle (CI) com sementes retiradas diretamente dos frutos, com polpa e arilo, quando presentes. Em alguns casos, o controle foi suplementado com um tratamento acessório, “Controle raspado” (CR) = onde houve remoção da polpa e/ou do arilo manualmente. Este último tratamento foi limitado a apenas 2 das espécies de frutos coletados (*Bixa orellana* e *Erythroxylum suberosum*), devido às suas características e disponibilidade na área amostrada.

2.6. Análise dos dados

Para testar a influência de diferentes características dos frutos e sementes (formato, massa da semente) na remoção pelas formigas, fizemos uma análise de regressão múltipla, empregando-se estas variáveis independentes como efeitos fixos e a porcentagem de sementes removidas (soma das categorias de PD, DC e NN) como variável resposta no software R (R Development Core Team; www.r-project.org). Para testar se a presença ou ausência de uma recompensa (estrutura carnosa) afetava a chance de remoção da semente empregamos teste de qui-quadrado a uma tabela de contingência (remoção ou não versus presença ou ausência de estrutura carnosa) no software Bioestat 5.0. Os testes foram feitos separadamente para *Pheidole* e *Odontomachus*.

Para avaliar se a interação com as formigas influenciou na probabilidade de germinação das sementes, os dados de germinação foram separados com base na espécie da semente e em qual gênero de formiga interagiram durante o estudo. Para avaliar a capacidade de germinação das sementes que apresentaram interação com as formigas, foi realizado um Teste Exato de Fisher, utilizando o número de sementes germinadas de todos os tratamentos nos quais houve interação (PD, DC, NN e RN), em paralelo ao número de sementes que não germinaram destes tratamentos. Estes dados foram comparados com o controle.

3. Resultados

3.1. Caracterização e destino das sementes

Os dados de peso, comprimento, largura, altura e formato das sementes de cada espécie usada no experimento pode ser encontrada na Tabela 1. No total, 246 (30,8%) e 602 (80%) das sementes ofertadas tiveram algum tipo de interação com *Pheidole* e *Odontomachus*, respectivamente, sendo direcionadas para um dos destinos mencionados (PD, DC, NN e RN).

Tabela 1. Espécies das sementes oferecidas, em ninhos artificiais, às formigas dos gêneros *Pheidole* e *Odontomachus*. As medidas de Comprimento, Largura, Altura e Peso Fresco estão representadas pela média±erro padrão. A coluna de sementes oferecidas refere-se ao número bruto total de sementes oferecidas para cada um dos gêneros de formiga, independentemente do número de ninhos. Arilo/Elaiossomo/Polpa carnosa: S=Sim, N=Não.

Espécie	Comprimento (cm)	Largura (cm)	Altura (cm)	Peso Fresco (g)	Índice de forma (Bekker et. Al 1998)	Arilo/Elaiossomo/Polpa carnosa	Sementes oferecidas/ <i>Pheidole</i>	Sementes oferecidas/ <i>Odontomachus</i>
Anacardiaceae								
<i>Aroeira schinus</i>	0,39 ±0,011	0,3 ±0,003	0,2 ±0	0,19 ±0,002	0,0396	S	102	102
Asteraceae								
<i>Moquiniastrium polymorphum</i>	0,1cm>	0,1cm >	0,1cm >	0,0005±0,0002	0	N	90	90
Bixaceae								
<i>Bixa orellana</i>	0,53 ±0,006	0,37 ±0,005	0,3 ±0,002	0,031 ±0,0009	0,1547	S	74	72
Erythroxylaceae								
<i>Erythroxylum suberosum</i>	0,9cm ±0,014	0,39 ±0,006	0,39 ±0,006	0,066 ±0,0036	0,0714	S	31	20

Fabaceae								
<i>Chamaecrista sp.</i>	0,49 ±0,006	0,39 ±0,05	0,2 ±0	0,024 ±0,0007	0,0603	N	70	70
<i>Desmodium adscendens</i>	0,26 ±0,01	0,19 ±0,009	0,008 4±0	0,004 ±0,001	0,1663	N	41	30
Lacistemataceae								
<i>Lacistema hasslerianum</i>	0,7 ±0,011	0,52 ±0,012	0,48 ±0,012	0,106 ±0,0051	0,0187	S	21	22
Myrtaceae								
<i>Campomanesia adamantium</i>	0,49 ±0,011	0,37 ±0,018	0,1 ±0	0,036 ±0,0038	0,1108	S	9	3
Peraceae								
<i>Pera glabrata</i>	-	-	-	0,06	na	S	42	14
Poaceae								
<i>Urochloa sp.</i>	0,48 ±0,01	0,2 ±0	0,12 ±0,005	0,002 ±0,0001	0,1034	N	80	80
<i>Panicum maximum</i>	-	-	-	0,0028	na	N	60	60
<i>Paspalum sp.</i>	0,34 ±0,016	0,22 ±0,013	0,1 ±0	0,002 ±0,0003	0,083	N	40	40
Solanaceae								
<i>Solanum viarum</i>	0,46 ±0,008	0,4 ±0,006	0,11 ±0,005	0,074 ±0,0002	0,1104	S	38	38

A massa ($t = -0,216$; $p = 0,834$) e o formato da semente ($t = -0,750$; $p = 0,475$) não influenciaram na chance de a semente ser carregada por *Pheidole* (Figs. 5 e 7), resultado similar ao encontrado para a influência da massa ($t = -0,331$; $p = 0,764$) e formato da semente ($t = 0,694$; $p = 0,508$) na remoção de sementes por *Odontomachus* (Figs. 6 e 8).

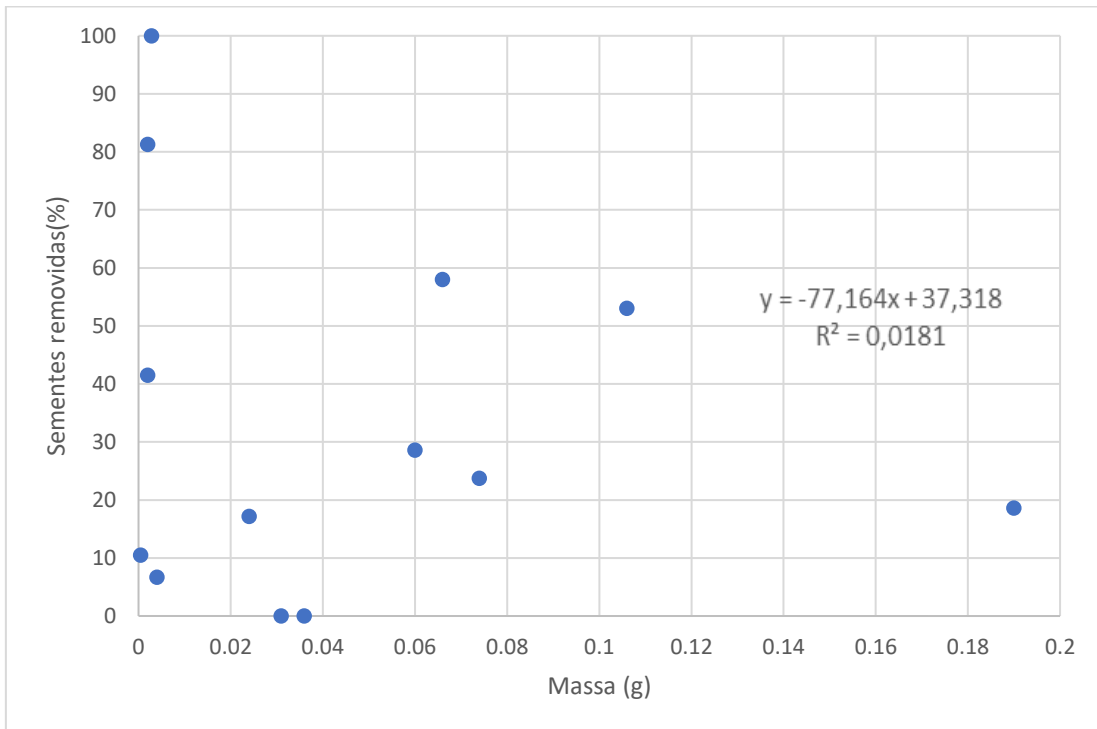


Figura 5. Regressão linear relacionando a massa das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Pheidole*.

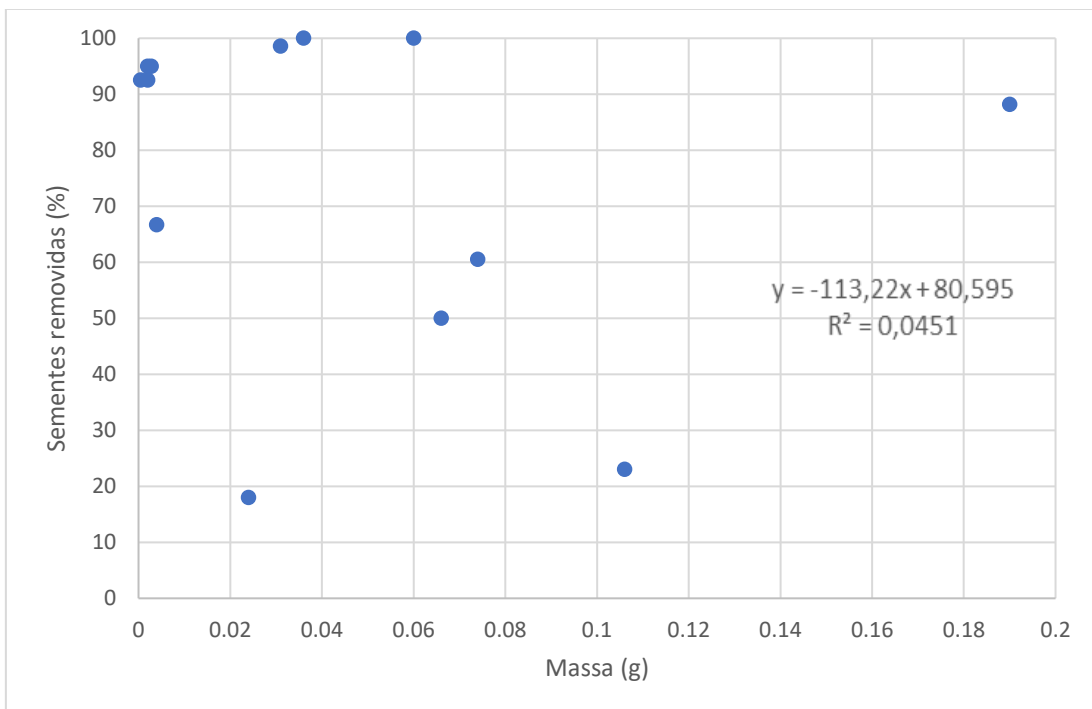


Figura 6. Regressão linear relacionando a massa das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Odontomachus*.

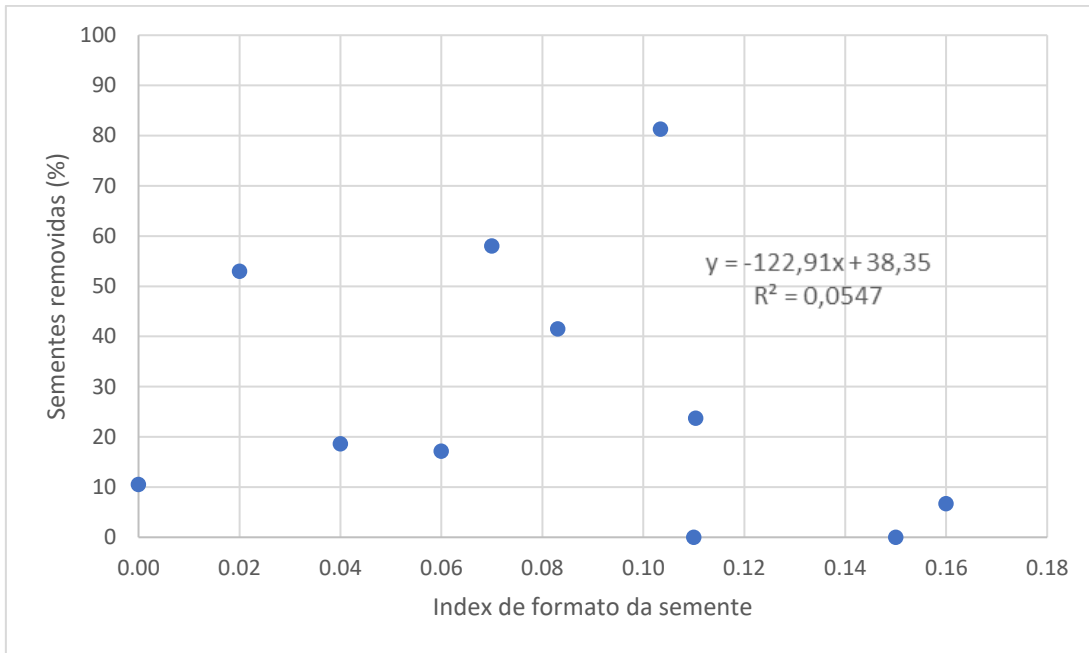


Figura 7. Regressão linear relacionando o formato das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Pheidole*. As sementes de *Panicum maximum* e *Pera glabrata* não puderam ser medidas devido à escassez, apenas 11 espécies de plantas foram usadas nessa análise.

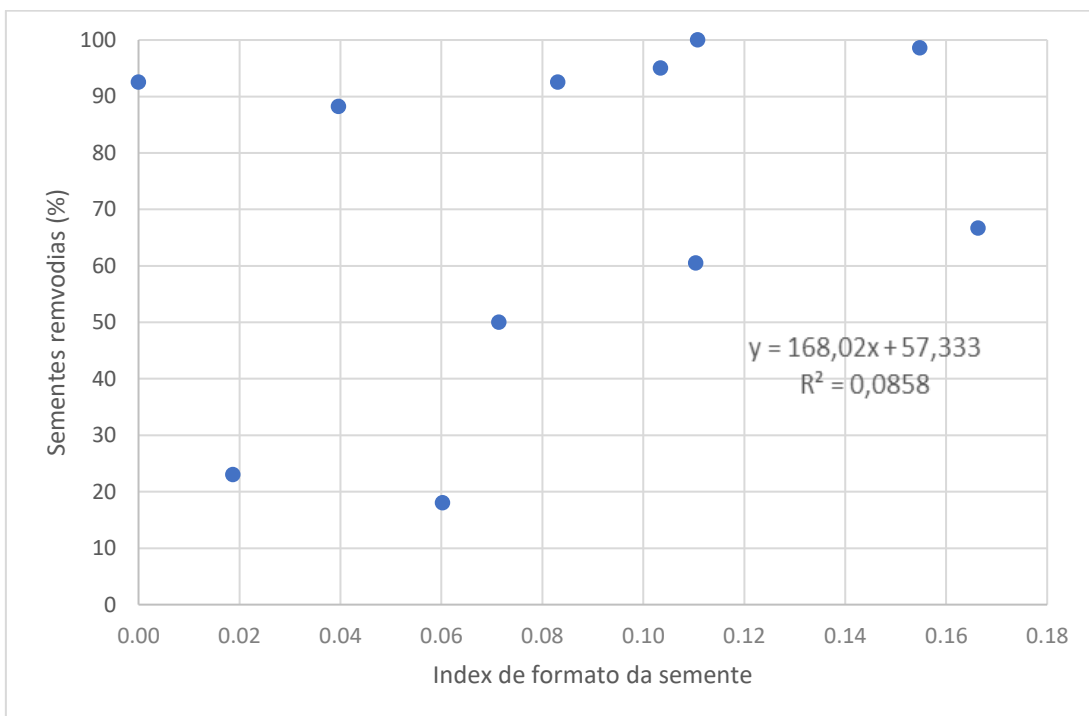


Figura 8. Regressão linear relacionando o formato das sementes com o percentual de sementes removidas por formigas do gênero *Odontomachus*. As sementes de *Panicum maximum* e *Pera glabrata* não puderam ser medidas devido à escassez, apenas 11 espécies de plantas foram usadas nessa análise.

Em termos gerais, o total de sementes carnosas (com polpa/arilo) removidas por *Pheidole* foi menor que o total de sementes não carnosas removidas ($X^2 = 28,3$; $p < 0,0001$). Em comparação, não houve diferença entre o total de sementes carnosas e não carnosas removidas por *Odontomachus* ($X^2 = 0,14$; $p = 0,78$). Em termos de percentual de remoção, não houve diferença entre as duas categorias removidas para *Pheidole* ($t = -0,961$, $p = 0,35$) e *Odontomachus* ($t = -0,134$, $p = 0,89$). Em um segundo teste, comparando a massa entre estas categorias ($t = 2,51$; $p = 0,02$), confirmou-se que as sementes não carnosas são mais leves que as sementes carnosas.

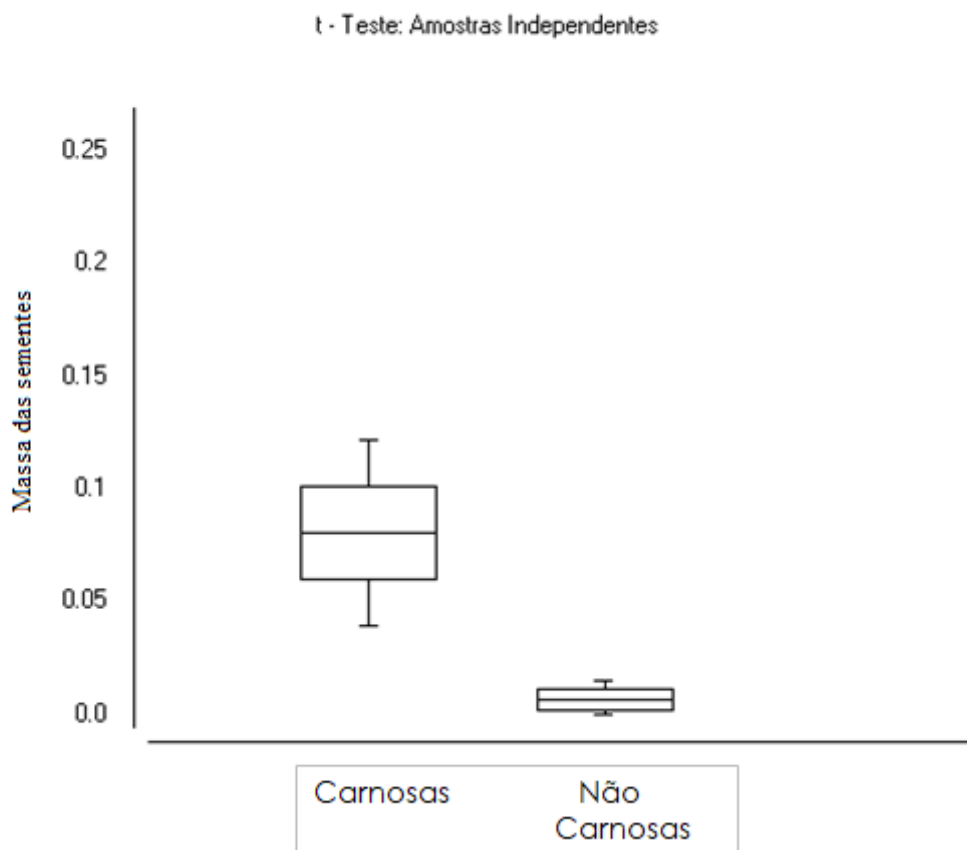


Figura 9. Gráfico de boxplot com média e erro padrão comparando a massa das sementes carnosas (N=7) e não carnosas (N=6) que foram removidas por *Pheidole*.

O principal destino individual observado entre as sementes transportadas por *Pheidole* e *Odontomachus* foi a pilha de descarte, totalizando 27% e 54% das sementes oferecidas, respectivamente (Figs. 10 e 11). A porcentagem de sementes ignoradas foi a maior nos ninhos de *Pheidole*, sendo mais alta que o transporte para qualquer outro destino e equivalendo a 69% do total das sementes oferecidas (Fig. 10). Entre os ninhos de *Odontomachus*, a porcentagem de sementes ignoradas ficou em 20%. Entre diferentes espécies de plantas, o destino dominante ainda foi o transporte para a pilha de descarte (Tabelas 2 e 3), com mais de 70% das sementes sendo transportadas para tal em alguns casos, como o de *Schinus terebinthifolius* e *Urochloa* sp. As sementes que foram descartadas ao caminho entre a placa de plástico e o ninho/pilha de descarte, ou foram encontradas no interior dos ninhos representaram uma fração bem pequena das sementes transportadas (13% descartadas em *Solanum viarum* e *Paspalum* sp., e 0% nas demais) entre as formigas *Pheidole* (Tabela 2). Em *Odontomachus*, houve um número maior de sementes encontradas nos ninhos, chegando até 70% no caso de *Panicum maximum* (Tabela 3).

Em nenhum dos ninhos (N =2) *Pheidole* transportou as sementes e as manteve no interior dos ninhos artificiais, e em nenhum dos ninhos de *Odontomachus* (N =2), houve remoção do arilo ou a polpa das sementes no local. Em todos os ninhos, foi observado o transporte de sementes para a pilha de descarte.

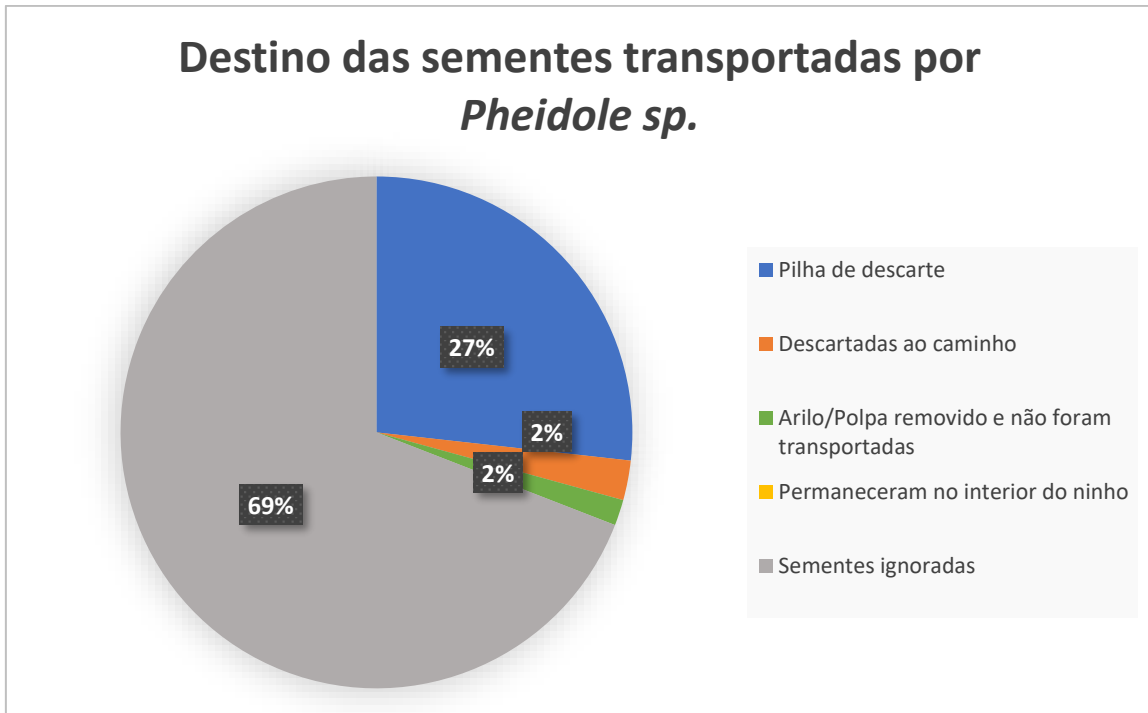


Figura 10. Percentual de sementes direcionadas para cada destino por *Pheidole*, com base no número total de sementes oferecidas.

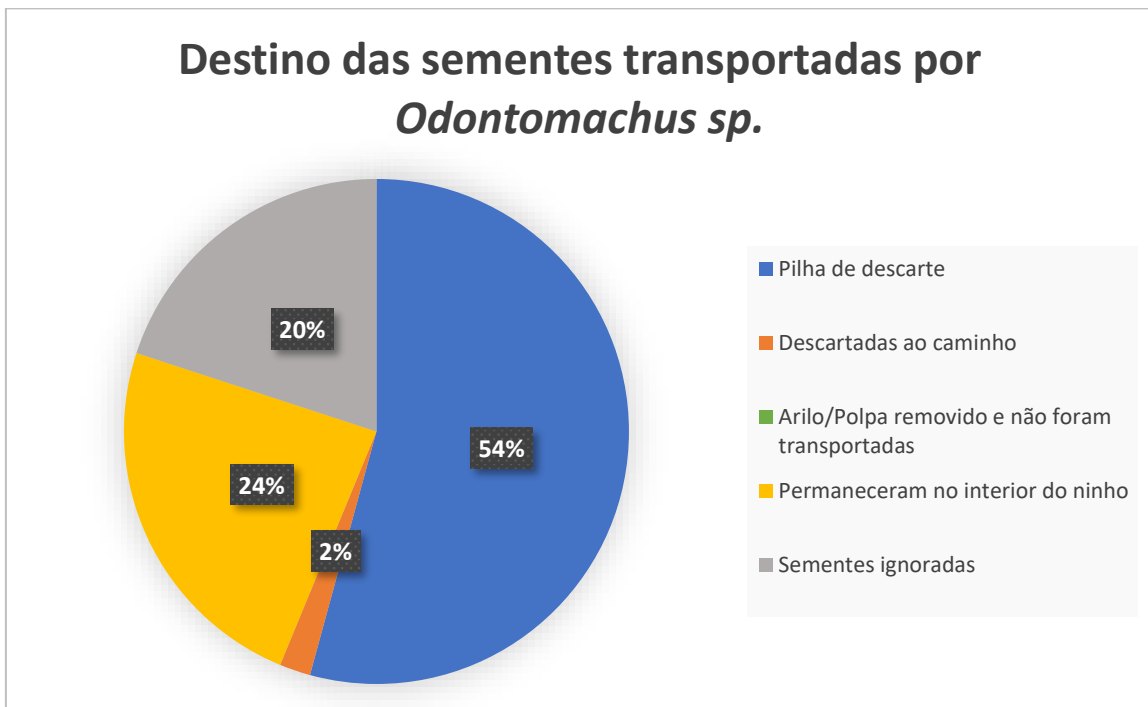


Figura 11. Percentual de sementes direcionadas para cada destino por *Odontomachus*, com base no número total de sementes oferecidas.

Tabela 2. Número de sementes que foram direcionadas para cada destino por *Pheidole*, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem em relação ao número de sementes oferecidas. Nas últimas duas colunas, o número de sementes que foi encontrada danificada e o total de sementes que foram oferecidas de cada espécie. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.

Espécie (Planta)	PD	DC	NN	RN	Sementes ignoradas	Sementes danificadas	Total de sementes oferecidas para <i>Pheidole</i>
<i>Schinus terebinthifolius</i>	18(17,6%)	-	-	-	83(81,4%)	1(1%)	102
<i>Bixa orellana</i>	-	-	-	-	74(100%)	-	74
<i>Campomanesia adamantium</i>	-	0(0%)	-	3(33,3%)	6(66,7%)	-	9
<i>Chamaecrista sp.</i>	11(15,7%)	1(1,4%)	-	-	58(82,9%)	-	70
<i>Desmodium adscendens</i>	2(6,7%)	-	-	-	28(93,3%)	-	30
<i>Erythroxylum suberosum</i>	18(58%)	-	-	-	13(42%)	5(16%)	31
<i>Lacistema hasslerianum</i>	10(48%)	1(5%)	-	10(47%)	-	-	21
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	17(9%)	4(2%)	-	-	124(89%)	-	200
<i>Panicum maximum</i>	46(76,7%)	8(13,3%)	-	-	-	6(10%)	60
<i>Paspalum sp.</i>	16(39%)	1(2,5%)	-	-	23(58,5%)	-	40
<i>Pera glabrata</i>	12(28,6%)	-	-	-	30(71,4%)	-	42
<i>Solanum viarum</i>	4(10,5%)	5(13,2%)	-	-	29(76,3%)	-	38
<i>Urochloa sp.</i>	59(73,8%)	-	-	-	15(18,7%)	6(7,5%)	80

Tabela 3. Número de sementes que foram direcionadas para cada destino por *Odontomachus*, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem em relação ao número de sementes oferecidas. Nas últimas duas colunas, o número de sementes que foi encontrada danificada e o total de sementes que foram oferecidas de cada espécie. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.

Espécie (Planta)	PD	DC	NN	RN	Sementes ignoradas	Sementes danificadas	Total de sementes oferecidas para <i>Odontomachus</i>
<i>Schinus terebinthifolius</i>	76(74,5%)	-	14(13,7%)	-	12(11,8%)	-	102
<i>Bixa orellana</i>	43(59,7%)	2(2,8%)	26(36,1%)	-	1(1,4%)	-	72
<i>Campomanesia adamantium</i>	-	3(100%)	-	-	-	-	3
<i>Chamaecrista sp.</i>	12(17,2%)	-	1(1,4%)	-	57(81,4%)	-	70
<i>Desmodium adscendens</i>	12(40%)	2(6,7%)	6(20%)	-	10(33,3%)	-	30
<i>Erythroxylum suberosum</i>	7(35%)	1(5%)	2(10%)	-	10(50%)	-	20
<i>Lacistema hasslerianum</i>	-	3(14%)	2(9%)	-	17(77%)	-	22
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	134(67%)	1(0,5%)	50(25%)	-	15(7,5%)	-	200
<i>Panicum maximum</i>	11(18,3%)	-	46(76,7%)	-	3(5%)	-	60
<i>Paspalum sp.</i>	22(55%)	-	13(32,5%)	-	3(7,5%)	2	40
<i>Pera glabrata</i>	12(85,7%)	-	2(14,3%)	-	-	-	14
<i>Solanum viarum</i>	20(52,6%)	3(7,9%)	-	-	15(39,5%)	-	38
<i>Urochloa sp.</i>	59(73,8%)	-	17(21,2%)	-	4(5%)	-	80

3.2. Experimento de Germinação

Houve uma grande discrepância entre a proporção de sementes germinadas. No geral, levando em conta todas as espécies, apenas 3,4% do total de sementes que interagiram com *Pheidole* germinaram, em comparação aos 21,6% que germinou entre as sementes que interagiram com *Odontomachus*. Em comparação com o controle, a taxa de germinação total ficou em 18%, se assemelhando bastante a taxa de germinação de sementes transportadas por *Odontomachus*, porém, muito distante do que foi observado entre sementes transportadas por ninhos de *Pheidole*.

A partir do Teste Exato de Fisher, observamos que 12 das 13 espécies de plantas usadas no experimento de germinação não apresentaram diferença entre a germinação das sementes que tiveram interação com *Pheidole* e das sementes do tratamento Controle Intacto. *Solanum viarum* foi a única espécie de planta que interagiu com *Pheidole* e germinou menos que o controle ($p=0,0038$). Em relação a *Odontomachus*, em nenhuma das espécies foi observada diferença significativa entre o tratamento que apresentou interação e o Controle Intacto. O tratamento Controle Raspado da espécie *Bixa Orellana* apresentou valores de p menores que 0,05 quando comparado ao tratamento que houve interação com *Odontomachus* (0,0001) e com o Controle Intacto (0,021). A germinação do CR de *Bixa orellana* chegou apenas em 13,3%, em comparação ao CI, que ultrapassou 48%. O tratamento que passou por *Odontomachus* chegou a 79%.

Tabela 4. Número de sementes as quais *Pheidole* interagiu e germinou, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem de sementes que germinou, em relação ao total de sementes colocadas para germinar. Na última coluna, o número total de sementes do tratamento controle. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.

Espécie (Planta)	PD	DC	RN	CI	CR	N° total de sementes controle
<i>Schinus terebinthifolius</i>	2(11,1%)	-	-	24(19,7%)	-	122
<i>Bixa orellana</i>	-	-	-	30(42,9%)	12(21,8%)	70/55
<i>Campomanesia adamantium</i>	-	-	1(33%)	4(57%)	-	7
<i>Chamaecrista sp.</i>	2(18,1%)	0(0%)	-	7(11,1%)	-	63
<i>Desmodium adscendens</i>	-	-	-	14(28%)	-	50
<i>Erythroxyllum suberosum</i>	1(5,5%)	-	-	0(0%)	1(3,2%)	31/31
<i>Lacistema hasslerianum</i>	4(19%)	0(0%)	0(0%)	11(36%)	-	30
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	4(23,5%)	0(0%)	-	47(23,5%)	-	200
<i>Panicum maximum</i>	-	-	-	-	-	102
<i>Paspalum sp.</i>	-	-	-	-	-	51
<i>Pera glabrata</i>	1(8,3%)	-	0(%)	1(5%)	-	20
<i>Solanum viarum</i>	-	-	-	11(36,6%)	-	30
<i>Urochloa sp.</i>	1(1,7%)	-	-	2(2,7%)	-	72

Tabela 5. Número de sementes as quais *Odontomachus* interagiu e germinou, separadas por espécie de planta; em parênteses, a porcentagem de sementes que germinou, em relação ao total de sementes colocadas para germinar. Na última coluna, o número total de sementes do tratamento controle. PD - Pilha de Descarte, DC - Descartadas ao caminho, NN - Ninho, RN - Arilo/polpa removido sem haver transporte.

Espécie (Planta)	PD	DC	NN	CI	CR	N° total de sementes controle
<i>Schinus terebinthifolius</i>	14(18%)	-	0(0%)	24(19,7%)	-	122
<i>Bixa orellana</i>	34(79%)	1(50%)	5(19,2%)	30(42,9%)	12(21,8%)	70/55
<i>Campomanesia adamantium</i>	-	2(66,6%)	-	4(57,1%)	-	7
<i>Chamaecrista sp.</i>	3(25%)	-	0(0%)	7(11,1%)	-	63
<i>Desmodium adscendens</i>	1(10%)	0(0%)	0(0%)	14(28%)	-	50
<i>Erythroxylum suberosum</i>	-	0(0%)	-	0(0%)	1(3,2%)	31/31
<i>Lacistema hasslerianum</i>	-	0(0%)	0(0%)	11(36%)	-	30
<i>Moniquiastrum polymorphum</i>	31(23,1%)	-	8(16%)	47(23,5%)	-	200
<i>Panicum maximum</i>	-	-	0(0%)	-	-	102
<i>Paspalum sp.</i>	1(2,9%)	-	0(0%)	-	-	51
<i>Pera glabrata</i>	1(8,3%)	-	-	1(5%)	-	20
<i>Solanum viarum</i>	10(47,8%)	0(0%)	-	11(36,6%)	-	30
<i>Urochloa sp.</i>	2(2,6%)	-	0(0%)	2(2,7%)	-	72

4. Discussão

Apesar de conhecidas por serem predadoras de sementes (Wilson, 2003; Gomes *et al.*, 2021), *Pheidole* ignorou a maioria das sementes oferecidas (Fig. 10). Mesmo com uma porção carnosa presente, grande parte das sementes ainda foi ignorada (como em *Schinus terebinthifolius*: 81%; *Bixa orellana*: 100%; *Pera glabrata*: 71%). Uma hipótese para explicar o alto percentual de sementes não removidas por *Pheidole* está relacionada à constante oferta de cupins e dieta para as formigas. A dieta pode ter influenciado a tendência de *Pheidole* de buscar sementes para se alimentar, já que a abundância de outros tipos de presa, como cupins e insetos, pode diluir a tendência de formigas predarem sementes (Rey *et al.*, 2002 e Penn & Crist, 2018). Já as sementes de *Lacistema hasslerianum* foram bastante encontradas na pilha de descarte, totalizando 48% das sementes dessa espécie que foram oferecidas. Isto pode estar relacionado à composição química do arilo que recobre as sementes, composto por 27,6% de lipídeos (Camargo, 2014). *Erythroxylum suberosum*, a qual também apresentou alto percentual de remoção por *Pheidole* (58%), é recoberta por uma polpa carnosa também rica em lipídeos (35,1%; Camargo, 2014). Talvez as formigas tenham visto a oportunidade de obter uma grande recompensa nutricional por um baixo custo, já que a distância entre o disco plástico e os ninhos era muito baixa (Fig. 4). No entanto, outras sementes recobertas por arilos ricos em lipídeos (como *Pera glabrata*; 64% de lipídeos, Camargo, 2014) foram pouco removidas. Assim, não apenas a quantidade total de lipídeos, mas também sua composição, pode ser importante (Pizo & Oliveira 2021). Estudos futuros podem avaliar essa questão em maior detalhe.

A baixa remoção de algumas sementes por *Pheidole*, mesmo as associadas com recompensas carnosas, poderia ser atribuída ao tamanho e peso das sementes (Bas, Oliveras, & Gomez, 2007; Christianini *et al.*, 2007), como observado em muitas formigas da subfamília Myrmicinae, as quais, pelo seu tamanho, têm dificuldade de carregar sementes maiores e muitas vezes se limitam a remover no local a polpa que envolve a semente (Pizo & Oliveira, 2001). Porém, pôde-se observar que a massa das sementes utilizadas no experimento não teve influência sobre a capacidade de remoção por *Pheidole* ou *Odontomachus* (Figs. 5-8).

As formigas do gênero *Odontomachus* removeram uma quantia maior, cerca do dobro, de sementes em relação a *Pheidole* (Tabela 3), e não discriminam entre as sementes carnosas e não carnosas. Este cenário vai de acordo com a hipótese de que *Odontomachus* são de médio-grande porte e atuam como dispersoras de alta qualidade (Passos & Oliveira, 2004; Camargo & Oliveira, 2012; Christianini & Oliveira, 2013; Christianini, 2015; Camargo *et al.* 2016; Hoenle *et al.*, 2020). Por causa de seu tamanho e método de forrageamento, conseguem transportar uma variedade maior de sementes, por distâncias maiores que outras formigas, e raramente consomem o conteúdo das sementes no local, transportando-as ativamente quando demonstram interesse (Giladi, 2006; Christianini & Oliveira, 2013). Foram observados alguns raros casos, durante o experimento de interações, em que *Odontomachus* tentou danificar as sementes que eram ofertadas com as presas, mas nenhuma marca de escarificação pôde ser observada entre estas sementes.

Quatro espécies de sementes dentre as mais transportadas (*Urochloa* sp., *Paspalum* sp., *Panicum maximum* e *Moquiniastrum polymorphum*) foram caracterizadas por serem muito leves (<0,009g) e apresentarem um formato fino e alongado. Sementes mais leves e finas, ou com formatos alongados, costumam ter taxas de dispersão maiores, pois este formato é mais facilmente manipulado pelas mandíbulas das formigas, e o pequeno tamanho também facilita o transporte destas sementes (Penn & Crist, 2018). As sementes mencionadas, com exceção de *Moquiniastrum polymorphum*, são herbáceas, forma de crescimento comumente associada à dispersão por formigas (Penn & Crist, 2018). Espécies que dependem de mirmecocoria como dispersão primária são, em sua maioria, ervas e arbustos (Giladi, 2006), o que levanta a hipótese de que isso se repete entre espécies que usufruem de formigas para a dispersão secundária (Leal *et al.*, 2015). Em nosso experimento, a forma das sementes não teve influência sobre a remoção por *Pheidole* ou *Odontomachus*, indicando que este não é um fator a ser considerado dentre as espécies de plantas investigadas. Contudo, entre as sementes que interagiram com os ninhos de *Pheidole*, ficaram visíveis traços de escarificação nas sementes de herbáceas, sementes de *Erythroxylum suberosum* e de *Schinus terebinthifolius* (Fig. 12).

Mais da metade das espécies de sementes utilizadas no experimento eram secas e sem arilo (*Schinus terebinthifolius*, *Urochloa* sp., *Chamaecrista* sp., *Desmodium adscendens*, *Moquiniastrum polymorphum*, *Panicum maximum* e *Paspalum* sp.), características que podem tê-las tornado pouco atrativas para *Pheidole* (Giladi, 2006; Christianini *et al.*, 2007). Sendo assim, a ausência de porções carnosas ou lipídicas nas sementes poderia ser a responsável pelo desinteresse das formigas nas sementes (Giladi, 2006; Christianini *et al.*, 2007 Christianini & Oliveira, 2010). No entanto, isto não foi observado, já que a remoção de sementes carnosas e não carnosas não apresentou diferença, tanto para *Pheidole*, quanto para *Odontomachus*. Analisando o percentual de sementes removidas em cada espécie de planta (Tabela 2) é notável que mesmo sementes carnosas apresentaram uma alta proporção de sementes ignoradas por *Pheidole*, enquanto sementes mais secas como *Urochloa* sp. e *P. maximum* chegaram a 83,1% e 100% de sementes removidas, por exemplo. Comparando o número total de sementes, é possível visualizar que formigas *Pheidole* removeram um número maior de sementes não carnosas, talvez em razão das sementes não carnosas serem mais leves que as sementes carnosas, tornando-as suscetíveis a serem removidas com maior facilidade.

Não houve diferença na germinação de 12 das 13 espécies que tiveram interação com *Pheidole* comparado aos respectivos controles (Tabela 4). Apenas as sementes de *Solanum viarum* apresentaram germinação consideravelmente menor em relação ao controle, indicando um efeito negativo da interação com *Pheidole* nessas sementes. Apesar dos dados de germinação levarem à hipótese de que as *Pheidole* não causaram nenhuma influência na germinação das sementes, 3 das espécies utilizadas (*Erythroxylum suberosum*, *Paspalum* sp. e *Urochloa* sp.) apresentaram algumas sementes com traços de escarificação/predação (Fig. 12). Esta evidência, e o conhecimento de que estas formigas apresentam uma dieta granívora (Levey & Byrne, 1993; Wilson, 2003; Gomes *et al.*, 2021), sugerem que as sementes de *Solanum viarum* apresentaram uma germinação bem inferior em relação ao controle devido à predação destas sementes. Para as demais espécies de plantas, é possível que, apesar das sementes terem sido limpas, não tenham sofrido nenhum efeito que diminuísse as chances de perderem a viabilidade, como o contato com substâncias antipatogênicas provindas das formigas (Levey & Byrne, 1993; Pizo & Oliveira, 2001).

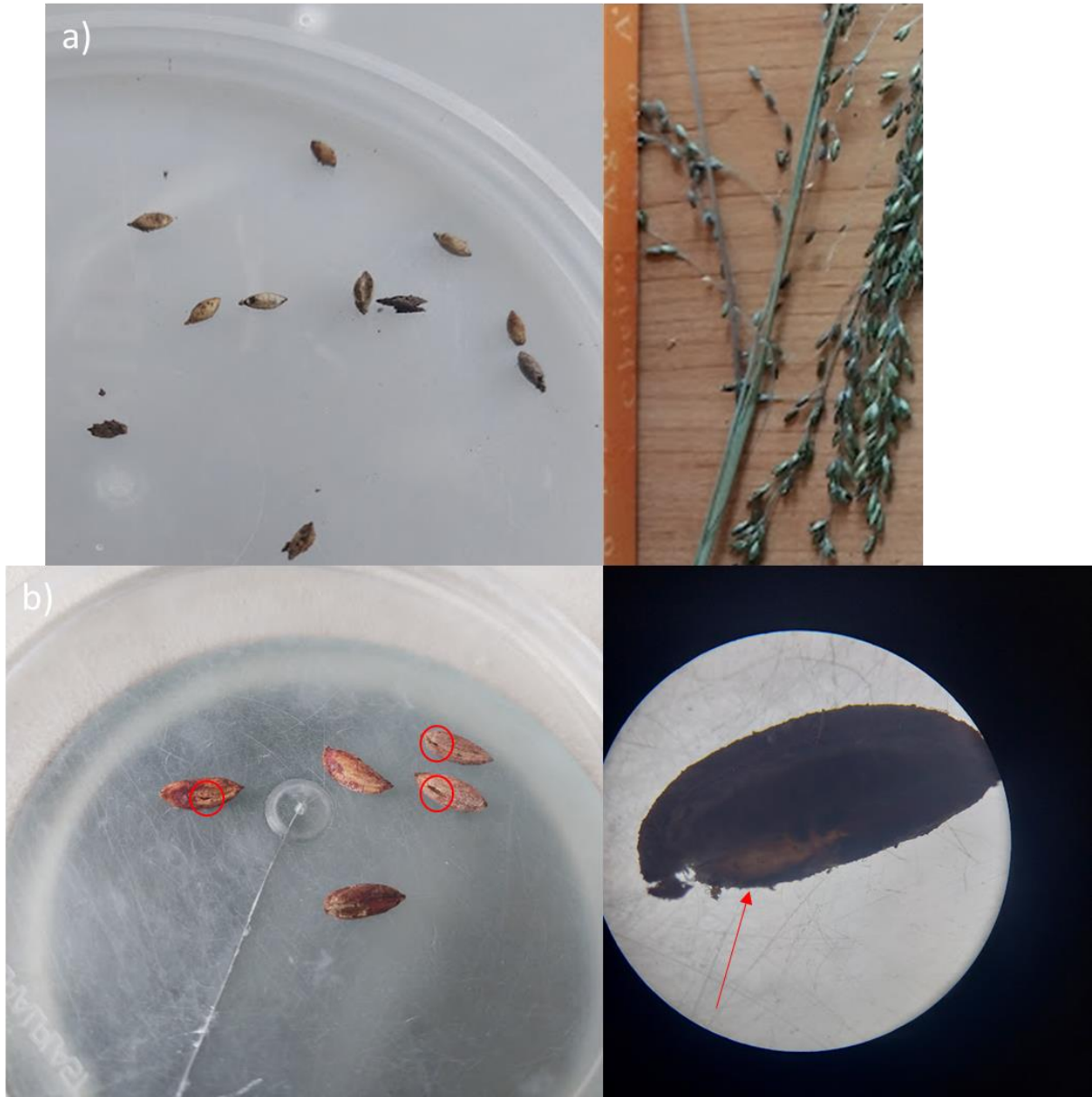


Figura 12. a) sementes de *Urochloa* sp. com marcas de escarificação, indicando que possivelmente foram predadas. Ao lado, sementes saudáveis como comparação; b) sementes de *Erythroxylum suberosum* com furos e buracos de mordidas, marcas que indicam predação, ao lado um zoom de 4x em uma semente de *Erythroxylum suberosum* com marcas de predação.

Em relação a germinação das sementes que sofreram interação com *Odontomachus*, nenhuma das 13 espécies utilizadas no experimento apresentou diferença na germinação entre as sementes que interagiram com estas formigas e o controle, implicando que, de fato, elas não influenciaram na germinação destas sementes. Mesmo nos casos em que houve remoção do arilo, não foi observado um aumento significativo na taxa de germinação e, assim, nenhum dos benefícios relacionados à germinação pôde ser observado. Apenas em uma espécie (*Bixa*

orellana) pôde-se observar a diminuição da germinação dentro do Controle Raspado, sendo inferior ao Controle Intacto e ao tratamento que interagiu com *Odontomachus*. Neste caso, é possível que o esforço mecânico utilizado para remover parte do arilo tenha danificado as sementes o suficiente para afetar sua germinação de forma negativa.

Com base nos dados de germinação, não puderam ser observados os benefícios relacionados à limpeza e ação antipatogênica destas formigas no experimento. Uma hipótese para explicar este evento se sustenta no fato de que as formigas não se comportaram como observado na natureza, não havendo armazenamento de sementes no interior dos ninhos. *Pheidole* armazena as sementes transportadas no interior de seus ninhos, e depois selecionam quais serão consumidas ou descartadas. Todavia, algumas sementes viáveis acabam permanecendo, e quando estes ninhos são abandonados pelas formigas, estas sementes que foram deixadas para trás podem vir a germinar (Levey & Byrne, 1993). Esta dinâmica torna os ninhos abandonados de *Pheidole* como parte do banco de sementes da região. Durante o experimento de interação com as sementes, não foi observado a permanência de sementes no interior dos ninhos, mesmo durante o prazo de 3 dias estabelecido para o experimento.

Apesar dos resultados, a relevância de *Pheidole* como dispersoras não deve ser descartada. Tais formigas são muito abundantes tanto em florestas úmidas como em climas mais secos também, e representam grande parte das interações com fruto e sementes no solo (Levey & Byrne, 1993; Wilson, 2003; Christianini & Oliveira, 2009; Christianini & Oliveira, 2010; Gomes *et al.*, 2021). Mesmo que os benefícios associados ao afastamento da planta-mãe e proteção contra predadores sejam reduzidos por causa de sua capacidade de dispersão limitada e tendência a granivoria, a abundância de formigas junto do grande número de interações tornaria significativa a ação das *Pheidole* como dispersoras.

Muitos dos benefícios associados à dispersão por formigas são severamente afetados ou desaparecem em habitats muito reduzidos ou perturbados. Formigas menos generalistas, como *Odontomachus*, por exemplo, tem suas populações reduzidas conforme as condições ambientais de umidade e temperatura (extremamente relevantes para o metabolismo de formigas) são modificadas. A

diminuição da abundância destas formigas leva à diminuição de interações com as sementes, e os benefícios ligados a dispersão direcionada começam a reduzir significativamente, sendo inexistentes nas bordas de fragmentos de hábitat devido ao baixo tempo de estadia dos ninhos nestes locais (Christianini & Oliveira, 2013). A manutenção das espécies de formigas ligadas a dispersão, junto de aves e mamíferos, é essencial para o ciclo de regeneração das populações vegetais de áreas de Cerrado e Restinga (Passos & Oliveira, 2004; Christianini & Oliveira, 2013; Camargo, 2016; Carvalho *et al.* 2023). As formigas têm um papel notável através da dispersão de sementes caídas ao solo, e podem ser ainda mais importantes em ecossistemas em que a fauna de vertebrados dispersores está depauperada, mantendo a dispersão de sementes ativa mesmo na ausência desses animais, mas com uma eficiência provavelmente menor em razão das distâncias mais curtas de dispersão comparados aos vertebrados (Christianini & Oliveira, 2009; Camargo, 2016). Mesmo em regiões com a fauna de vertebrados dispersores preservada, as formigas ainda se destacam por auxiliar na dispersão de sementes menos atrativas para os vertebrados e sementes com dispersores de menor qualidade (Christianini & Oliveira, 2009). O ideal é que ambas as populações de invertebrados e vertebrados dispersores estejam saudáveis, pois certas espécies se beneficiam principalmente de sistemas de dispersão diplocóricos, onde, por exemplo, aves e formigas atuam conjuntamente para a dispersão de sementes (Passos & Oliveira, 2004; Christianini & Oliveira, 2009; Christianini & Oliveira, 2010). Neste sistema, os vertebrados atuam através da dispersão primária, e as formigas, através da dispersão secundária, interagindo com sementes que tiveram contato prévio com vertebrados, e redistribuindo as sementes pela região após a queda (Christianini & Oliveira, 2009).

5. Conclusão

Ambas, *Pheidole* e *Odontomachus*, são capazes de agir como dispersoras de sementes. Porém, não se pôde observar os benefícios da interação no incremento da germinação das sementes. Tais benefícios podem estar ligados a outros fatores, como a dispersão direcionada, que não puderam ser avaliados nesse experimento. Mesmo com indícios de granivoria, não houve diminuição na

germinação das sementes, com *Pheidole* se aproveitando principalmente de sementes que já apresentam baixa viabilidade e plantas que produzem um grande número de sementes, o que provavelmente geraria poucas consequências para a regeneração dessas plantas. Características como formato, massa e presença de uma recompensa carnosa na semente não explicam a escolha das sementes para transporte, mas observamos uma tendência de *Pheidole* transportar mais sementes não carnosas. As características das sementes podem ter sua relevância elevada quando imposto o custo x benefício de transportá-las ou comê-las no local. Nesse caso, pesquisas futuras podem ser úteis para compreender como outros fatores ambientais, como a distância e a presença de predadores, podem influenciar as formigas a avaliar este custo-benefício.

6. Referências Bibliográficas

ANJOS, D. V., LEAL, L. C. & DEL CLARO, Kleber. **Ants as diaspore removers of non-myrmecochorous plants: a meta-analysis.** *Oikos*, Vol. 129, pgs. 775-786, 2020. DOI: 10.1111/oik.06940.

BAS, J.M, OLIVERAS, J. & GÓMEZ, C. **Final Seed Fate and Seedling Emergence in Myrmecochorous Plants: Effects of Ants and Plant Species.** *Sociobiology*, Vol. 50, nº 1. Jan. 2007.

BATES, D. *et al.* **Fitting linear mixed-effects models using lme4.** – J. Stat. Softw. 67: 1–48. 2015.

BEKKER R. M. *et al.* **Seed Size, Shape and Vertical Distribution in the Soil: Indicators of Seed Longevity.** *Functional Ecology*, Vol. 12, nº. 5, pgs. 834-842. British Ecological Society, 1998.

BELCHIOR, Ceres *et al.* **Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range.** *Arthropod-Plant Interactions*, Vol. 6, nº4, pgs. 571–582. Jun. 2012. DOI: 10.1007/s11829-012-9208-1.

BIEBER, SILVA & OLIVEIRA: **Attractiveness of fallen fleshy fruits to ants depends on previous handling by frugivores.** *ÉCOSCIENCE*, Vol. 20, nº1, pgs. 86-89. 2013. DOI: 10.2980/20-1-3573.

BOTCHER, Claudia, OLIVERA, P.S. **Consumption of lipid-rich seed arils improves larval development in a Neotropical primarily carnivorous ant, *Odontomachus chelifer* (Ponerinae).** *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 30, pgs. 621-624. 2014. DOI:10.1017/S0266467414000479.

CAMACHO, G.P & VASCONCELOS, H.L. **Ants of the Panga Ecological Station, a Cerrado Reserve in Central Brazil.** *Sociobiology* Vol. 62, nº 2, pgs. 281-295, 2015. DOI: 10.13102/sociobiology.v62i2.281-295.

CÂMARA, I.G. **Brief history of conservation in the Atlantic forest.** In: C. Galindo-Leal & I.G. Câmara (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook.* Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington. D.C, pgs. 31-42, 2003.

CAMARGO, M. G. G. **Padrões de frutificação e diversidade na produção, cor e composição química de frutos do Cerrado: uma visão integrada.** Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, 2014.

CAMARGO R.X., OLIVEIRA P.S. **Natural history of the Neotropical arboreal ant, *Odontomachus hastatus*: Nest sites, foraging schedule, and diet.** *Journal of Insect Science* Vol. 12, nº 48, pgs.1-9. 2012. Disponível em: insectscience.org/12.48.

CAMARGO, Paulo H. S. A. *et al.* **Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub.** *Oecologia*. Vol. 181, nº 2, pgs. 507-518. Fev. 2016. DOI: 10.1007/s00442-016-3571-z.

CARVALHO, *et al.* **Frugivory and seed dispersal in the Cerrado: Network structure and defaunation effects.** *Biotropica*, Vol. 00, pgs. 1–17, 2023. DOI: 10.1111/btp.13234

CHRISTIANINI, A.V. **Dispersão de sementes por poneromorfos.** In: DELABIE, JHC., *et al.*, orgs. *As formigas poneromorfos do Brasil.* Ilhéus, BA: Editus, pgs. 345-360, 2015. ISBN 978-85-7455-441-9.

CHRISTIANINI, A.V., *et al.* **The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savana.** *Journal of Tropical Ecology*, Vol. **23**, pgs. 343–351. Cambridge University Press., Mar. 2007. DOI:10.1017/S0266467407004087.

CHRISTIANINI, A.V. & OLIVEIRA, P.S. **Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savana.** *Journal of Ecology*, n° 98, pgs. 573–582. British Ecological Society, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01653.x.

CHRISTIANINI, A.V. & OLIVEIRA P.S. **The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savana.** *Oecologia* Vol. 160, pgs. 735–745. Abr. 2009. DOI 10.1007/s00442-009-1349-2.

FARIJ-BRENER, A. G. & WERENKRAUT, V. **The effects of ant nests on soil fertility and plant performance: a meta-analysis.** *Journal of Animal Ecology*, Vol. 86, pgs. 866–877, 2017. DOI: 10.1111/1365-2656.12672.

FERREIRA, A. V. *et al.* **Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas.** *Oikos*, Vol. 120, pgs. 1013-1022, Nov. 2011. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.19052.x.

GAMMANS, Nicola *et al.* **Ant Benefits in a Seed Dispersal Mutualism.** *Oecologia*, Vol. 146, n° 1 pgs. 43-49. Springer in cooperation with International Association for Ecology. Nov., 2005. DOI 10.1007/s00442-005-0154- DOI 10.1007/s00442-005-0154-9.

GOMES, I. J. M. T. *et al.* **Ecology of *Pheidole oxyops* Forel, 1908, a dominant ant in neotropical savanas.** *Insectes Sociaux*, Vol. 68, pgs. 69–75. Jan. 2021. DOI: 10.1007/s00040-021-00807-7.

GILADI, I. **Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory.** *Oikos*, 112, 481–492, 2006.

HOENLE, P.O. *et al.* ***Odontomachus davidsoni* sp. nov. (Hymenoptera, Formicidae), a new conspicuous trap-jaw ant from Ecuador.** *Zookeys*, Vol. 948, pgs. 75-105, 2020. DOI: 10.3897/zookeys.948.48701.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. **The ants.** *The Belknap Press of Harvard University*, Cambridge, 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*, Vol. 67, n° 3, pgs. 321-326, 1980.

HUGHES, L. **The relocation of ant nest entrances—potential consequences for ant-dispersed seeds.** *Australian Journal of Ecology*. Vol. 16, pgs. 207-214, 1990.

JORDANO, P. **Fruits and Frugivory.** In: FENNER, M (eds.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Estación Biológica de Doñana, Sevilla, pgs. 125-165, 2000. ISBN (ePDF): 978-0-85199-947-0.

KLINK, C. A., & MACHADO, R. B. **A conservação do Cerrado brasileiro.** *Megadiversidade*, Vol.1, n°1, pgs. 147–155, jul. 2005.

LEAL, I. R. *et al.* **The Benefits of Myrmecochory: A Matter of Stature**
The Benefits of Myrmecochory: A Matter of Stature. *Biotropica*, Vol.47, n°3, pgs. 281–285, 2015.

LENGYEL, S. *et al.* **Ants Sow the Seeds of Global Diversification in Flowering Plants.** *PLoS ONE*, Vol. 4, n°5, e5480, Mai. 2009. DOI:10.1371/journal.pone.0005480.

LEVEY, Douglas J. & BYRNE, Margaret M. **Complex Ant-Plant Interactions: Rain-Forest Ants as Secondary Dispersers and Post-Dispersal Seed Predators.** *Ecology*, Vol. 74, n°6, pgs. 1802-1812. Set. 1993. Disponível em: <http://links.jstor.org/sici?sici=0012-9658%28199309%2974%3A6%3C1802%3ACAIRAA%3E2.0.CO%3B2-H>.

MANTOVANI, W. **A degradação dos biomas brasileiros.** In: W.C. Ribeiro (ed.). **Patrimônio ambiental brasileiro.** Editora Universidade de São Paulo, São Paulo, pgs. 367 - 439, 2003.

MYERS, N. *et al.* **Biodiversity hotspots for conservation priorities.** *Nature*, Vol. 403, pgs. 853-845, 2000.

NESS, J.H. *et al.* **Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions,** *Ecology*, Vol. 85, n°5, pgs. 1244-1250, 2004.

PASSOS, L., OLIVEIRA P.S. **Ants Affect the Distribution and Performance of Seedlings of *Clusia criuva*, a Primarily Bird-Dispersed Rain Forest Tree.** *The Journal of Ecology*, Vol.90, n°3, pgs. 517-528. Jun. 2002.

PASSOS, Luciana & 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*, Vol. 139, pgs. 376–382. Mar. 2004. DOI 10.1007/s00442-004-1531-5.

PENN, Hannah J. & CRIST, Thomas O. **From dispersal to predation: A global synthesis of ant–seed Interactions.** *Ecology and Evolution*, pgs. 1-17, 2018. DOI: DOI: 10.1002/ece3.4377.

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*, Vol. 157, pgs 37-52. 2001.

PIZO, M.A., PASSOS, Luciana & OLIVEIRA P.S. **Ants as Seed Dispersers of Fleshy Diaspores in Atlantic Forests.** In: Forget, P.M. et al., eds. *Seed Fate*. CAB International, pgs. 315-329, 2005.

RAIMUNDO, Rafael L.G. *et al.* **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*. Vol. 102, n° 6, pgs. 1151-1157. Nov. 2009.

RENARD, Delphine, SCHATZ, Bertrand & MCKEY, Doyle B. **Ant Nest Architecture and Seed Burial Depth: Implications for Seed Fate and Germination Success in a Myrmecochorous Savanna Shrub.** *Ecoscience*, Vol.17, n° 2, pgs.194-202. Centre d'études nordiques, Université Laval. 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.2980/17-2-3335>.

REY, P. J., *et al.* **Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds.** *Functional Ecology*, Vol.16, pgs. 773–78, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00680.x>.

ROCHA, F. P. *et al.* **Habitat and Host Species Drive the Structure of Bacterial Communities of Two Neotropical Trap-Jaw *Odontomachus* Ants.** *Microbial Ecology*, Vol 86, pgs. 699-712, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-022-02064-y>.

ROCHA-ORTEGA, M. *et al.* **Seed removal patterns of pioneer trees in an agricultural Landscape.** *Plant Ecology*, Vol. 218, pgs. 737–748, 2017. DOI 10.1007/s11258-017-0725-y.

SILVA, J.M.C. *et al.* Castelletti. **Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest.** *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 13, pgs. 85 - 92, 2004.

SMITH, Brent H., *et al.* **Reproductive Ecology of Jeffersonia Diphylla (Berberidaceae).** *American Journal of Botany*, Vol. 73, nº10, pgs. 1416–26. 1986. DOI: <https://doi.org/10.2307/2443846>.

SMITH, Brent H., *et al.* **Spatial Patterns of Seed Dispersal and Predation of Two Myrmecochorous Forest Herbs.** *Ecology*, Vol. 70, nº6, pgs. 1649–56, 1989. DOI: <https://doi.org/10.2307/1938099>.

TABARELLI, Marcelo *et al.* **Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira.** *Megadiversidade*, Vol. 1, nº1, pgs. 132-138, Jul. 2005.

WEISER, M.D. *et al.* **Canopy and litter ant assemblages share similar climate–species density relationships.** *Biology Letters*, Vol. 6, pgs. 769–772. Mai, 2010. DOI:10.1098/rsbl.2010.0151.

WILSON, E.O. **Pheidole in the New World: A dominant, hyperdiverse ant genus.** *Harvard University Press*, Cambridge, MA, 2003.