

UFRRJ

**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

TESE

**DISPERSÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS EM ÁREAS DE
DIFERENTES IDADES DE RESTAURAÇÃO NA MATA ATLÂNTICA**

BIANCA FERREIRA DA SILVA LAVISKI

2023



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**DISPERSÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS EM ÁREAS DE
DIFERENTES IDADES DE RESTAURAÇÃO NA MATA ATLÂNTICA**

BIANCA FERREIRA DA SILVA LAVISKI

Sob Orientação do Professor
Jarbas Marçal de Queiroz

Tese submetida como
requisito parcial para obtenção do
grau de **Doutor em Ciências**, no
Curso de Pós-Graduação em
Biologia Animal, Área de
Concentração em Biodiversidade.

Seropédica, RJ
Julho de 2023

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

L413d Laviski, Bianca Ferreira da Silva, 1990-
Dispersão de sementes por formigas em áreas de
diferentes idades de restauração na Mata Atlântica /
Bianca Ferreira da Silva Laviski. - Seropédica, 2023.
108 f.: il.

Orientador: Jarbas Marçal Queiroz.
Tese(Doutorado). -- Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal,
2023.

1. Interação formiga-diásporo. 2. Restauração
ecológica. 3. Ecologia de comunidades. I. Queiroz,
Jarbas Marçal, 1968-, orient. II Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em
Biologia Animal III. Título.



TERMO Nº 972 / 2023 - PPGBA (12.28.01.00.00.00.42)

Nº do Protocolo: 23083.056469/2023-21

Seropédica-RJ, 24 de agosto de 2023.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL
BIANCA FERREIRA DA SILVA LAVISKI

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor(a) em Ciências**, no Curso de Pós-Graduação em **BIOLOGIA ANIMAL**, área de Concentração em **BIODIVERSIDADE ANIMAL**.

TESE APROVADA EM 05/07/2023

(Assinado digitalmente em 24/08/2023 21:28)
ALEXANDRA PIRES FERNANDEZ
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptCAmb (12.28.01.00.00.00.29)
Matricula: 2556012

(Assinado digitalmente em 24/08/2023 14:02)
FABIO SOUTO DE ALMEIDA
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptCMA (12.28.01.00.00.00.18)
Matricula: 1767348

(Assinado digitalmente em 24/08/2023 20:11)
JARBAS MARCAL DE QUEIROZ
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
PPGCAF (12.28.01.00.00.00.27)
Matricula: 1356331

(Assinado digitalmente em 24/08/2023 13:46)
ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 157.041.538-28

(Assinado digitalmente em 24/08/2023 14:58)
ANA GABRIELA DELGADO BIEBER
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 042.859.634-77

Visualize o documento original em <https://sipac.ufrrj.br/public/documentos/index.jsp> informando seu número: **972**, ano: **2023**, tipo: **TERMO**, data de emissão: **24/08/2023** e o código de verificação: **e20e90254a**

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus, por permitir que no seu tempo as coisas acontecessem e eu chegar à conclusão de mais essa etapa. Cada dia sinto mais e mais que tudo está sob Seu controle e que sua graça é tudo que preciso.

Agradeço ao meu orientador, Jarbas Queiroz, pelos ensinamentos, conversas e dicas de como melhorar minha formação profissional. Obrigada pela compreensão!

Ao professor Marcelo da Costa Souza (UFRRJ) pela identificação das plantas. Obrigada por permitir acompanhar esse processo e por todo aprendizado.

Ao professor Alexander Christianini (UFSCar) pela orientação desde o início do projeto e por suas dicas e sugestões para melhorar o trabalho.

À administração da REGUA por permitir minha presença na Reserva e o desenvolvimento desse projeto na área. Assim como ao pessoal de apoio, que permitiu que minha estadia sempre fosse tranquila.

Ao meu marido, Anderson Laviski, que foi meu suporte e apoio nessa jornada, além de ser motorista e ajudante de campo. Obrigada por me incentivar e acreditar em mim!

Agradeço à minha família por toda ajuda e por entender minhas ausências. À minha mãe por todos os cuidados e por ainda não ter esquecido de mim.

Agradeço à minha outra família, meus amigos tão chegados quanto irmãos. Viviane Lameirão, Lilian Brito e Igor Azevedo, vocês são demais. Obrigada por me escutarem, ajudarem em campos, discutirem comigo sobre dúvidas e ideias e serem amigos independente das circunstâncias. O apoio de vocês foi fundamental!

Agradeço aos muitos amigos que contribuíram para esse trabalho, com ajuda de campo, conversas, discussões de ideias, sugestões e momentos de descontração. Em especial a Ícaro Monteiro, Wellington Azevedo, Patrícia Pereira, Raquel Sampaio, Mariana Menezes, Eder França e Ricardino da Conceição Neto.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia, Conservação e Mirmecologia da UFRRJ pelas discussões, apresentações e todos os momentos compartilhados. Em especial ao Eder França, pela identificação do material, que permitiu o bom desenvolvimento desse trabalho e a Mariana Menezes pela ajuda em campo.

A todos que estiveram presentes ao longo desses anos e me incentivaram e torceram pelo meu sucesso. Obrigada!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Resumo Geral

LAVISKI, Bianca Ferreira da Silva. **Dispersão de sementes por formigas em áreas de diferentes idades de restauração na Mata Atlântica**. 2023. 89 p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

A dispersão de sementes é um processo essencial na estruturação das comunidades vegetais. A perda de dispersores na atualidade devido à perda de habitat e defaunação torna importante que se avalie a continuidade desse serviço. Formigas são organismos capazes de realizar a dispersão de sementes de diversas espécies de plantas de forma primária. Podem ainda atuar como agentes de dispersão secundária, permitindo um refinamento da dispersão primária. Sua presença em diversos habitats terrestres faz com que dispersão por formigas ocorra com frequência, incluindo em áreas recentemente restauradas. O presente trabalho encontra-se dividido em três capítulos e teve como principal objetivo comparar a dispersão secundária de diásporos por formigas em áreas restauradas com áreas de referência. O trabalho foi realizado na Reserva Ecológica Guapiaçu (REGUA), em Cachoeiras de Macacu, RJ, em áreas restauradas e áreas de referência para avaliação do processo de dispersão secundária por formigas. Os dois primeiros capítulos analisaram a mirmecofauna interagindo com os frutos naturais (capítulo 1) e frutos artificiais (capítulo 2) e os fatores bióticos e estruturais influenciando essas interações. O terceiro capítulo analisou o efeito de ninhos de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 sobre riqueza e abundância de plântulas, assim como os atributos físicos e químicos do solo desses ninhos e a densidade e distribuição dos ninhos nas áreas. As interações foram observadas em seis áreas em um total de 4 transectos de 200 m cada, sendo quatro áreas restauradas e duas áreas de referência. Para as interações com frutos naturais, foram observadas as interações mensalmente ao longo de 12 meses. Foram encontradas 110 interações entre 28 espécies de plantas e 23 espécies de formigas ao longo de um ano de observação, das quais 52 interações ocorreram nas áreas restauradas. Redes em áreas restauradas e de referência apresentaram padrões semelhantes. *Solenopsis invicta* Buren, 1972 foi espécie central nas interações com frutos naturais, indicando uma forte dominância da espécie e que as áreas ainda estão em recuperação, com um baixo número de remoções de diásporos por formigas e poucas interações com espécies dispersoras de alta qualidade. Nas interações com frutos artificiais, foram observadas 251 interações com 23 espécies de formigas e um total de 103 remoções. Não houve diferença quanto à riqueza de formigas e taxa de remoção de frutos entre áreas restauradas e de referência e ausência de influência de fatores estruturais com frutos artificiais. Já a composição de espécies foi diferente entre áreas restauradas e de referência. A espécie indicadora do habitat de referência foi *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) e do habitat restaurado foram *Pheidole subarmata* Mayr, 1884 e *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758). As interações com frutos artificiais podem estar limitadas pela comunidade em recuperação e pela forte dominância de algumas espécies de formigas, como nos frutos naturais. No entanto, a semelhança entre habitats restaurados e de referência nas características estudadas no dois capítulos indica que o

processo ecológico é realizado no mesmo nível em ambos e se encontra em recuperação. *Ectatomma permagnum* apresentou baixa densidade de ninhos, sendo um pouco maior na área restaurada mais nova, indicando que a atividade dessa espécie pode ser maior em áreas no início da restauração. A distribuição dos ninhos foi aleatória, indicando baixa competição intraespecífica. O solo próximo e distante dos ninhos não diferiu quanto a concentração de nutrientes. Portanto, esta espécie não parece aumentar a ciclagem de nutrientes no ambiente sob influência de seus ninhos. Contudo, *E. permagnum* favoreceu uma maior abundância de plântulas nos ninhos, provavelmente devido a atividade de remoção de diásporos pela espécie. Considerando que todas as áreas já possuem um tempo de restauração e nutrientes necessários para o bom desenvolvimento das plântulas, podemos considerar a espécie com efeito positivo para dispersão de sementes e restauração de áreas.

Palavras-chave: Interação formiga-diásporo; Restauração ecológica; Ecologia de comunidades

Abstract

LAVISKI, Bianca Ferreira da Silva. **Seed dispersal by ants in areas of different ages of restoration in the Atlantic Forest.** 2023. 89 p. Thesis (Doctorate in Animal Biology). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

Seed dispersal is an essential process in the structuring of plant communities. The current loss of dispersers due to habitat loss and defaunation makes it important to evaluate the execution of this service. Ants are organisms capable of performing primary and secondary dispersal of several plant species, allowing a refinement of primary dispersal. Its presence in diverse terrestrial habitats means that this seed dispersal can occur frequently, including in recently restored areas. The objective was to evaluate how the ecosystem service of seed dispersal performed by ants is recovering in restored areas compared to reference areas. The work was carried out at the Guapiaçu Ecological Reserve (REGUA), in Cachoeiras de Macacu, RJ, in restored areas and reference areas for evaluating the secondary dispersal process carried out by ants. The first two chapters analyzed myrmecofauna interacting with natural fruits (chapter 1) and artificial fruits (chapter 2) and the biotic and structural factors influencing these interactions. The third chapter analyzed the effect of *Ectatomma permagnum* nests on seedling richness and abundance, as well as the physical and chemical soil attributes of these nests and the density and distribution of nests in the areas. Interactions were observed in six areas in a total of four transects of 200 m each, with four restored areas and two reference areas. For interactions with natural fruits, interactions were observed monthly over 12 months. A total of 110 interactions were found between 28 species of plants and 23 species of ants of which 52 interactions occurred in the restored areas over a year of observation. With artificial fruits, 251 interactions were observed with 23 species of ants and a total of 103 removals. Networks of restored and reference areas showed similar patterns. *Solenopsis invicta* was the central species in the interactions with natural fruits, indicating a strong dominance of the species and that the areas are still recovering, with a low number of diaspore removals by ants and few interactions with high quality disperser species. In artificial fruits, there was no difference in richness and removal of fruits in restored and reference areas and absence of influence of structural factors. Species composition was different between restored and reference areas. The indicator species in the reference habitat was *Wasmannia auropunctata* and in the restored habitat were *Pheidole subarmata* and *Atta sexdens*. Interactions may be limited by the recovering community and the strong dominance of some ant species, as in natural fruits. However, the absence of differences between restored and reference habitats in the characteristics studied in the two chapters indicates that the ecological process is carried out at the same level in both and is in the process of recovery. *Ectatomma permagnum* showed low nest density, being slightly higher in the newest restored area, indicating that the activity of this species may be higher in recently restored areas. Nest distribution was random, indicating low intraspecific competition. The soil near and far from the nests did not differ in nutrient concentration. Therefore, the species does

not seem to favor the recycling of nutrients in the environment under the influence of the nests. However, *E. permagnum* favored a higher abundance of seedlings in the nests, probably due to the diaspore removal activity of the species. Their activity leads to the increase of seedlings in their nests. Considering that all areas have a considerable restoration time and have nutrients necessary for the good development of seedlings, we can consider the species with a positive effect for seed dispersal and restoration of areas.

Keywords: Ant-fruit interactions; Ecological restoration; Community ecology

Lista de tabelas

Tabela 1: Características das áreas selecionadas para amostragem das interações entre formigas e diásporos na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ.....	17
Tabela 2: Espécies de plantas encontradas nas interações entre diásporos e formigas em áreas restauradas e de referência na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.....	20
Tabela 3: Espécies de formigas observadas nas interações com diásporos na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. O código da planta indica as espécies de plantas envolvidas nas interações com cada espécie de formiga. As espécies que removeram diásporos estão em negrito.....	21
Tabela 4: Efeito da idade da restauração e habitat sobre variáveis bióticas e estruturais das áreas estudadas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: LAI = Índice de área foliar; CAP = Circunferência na altura do peito.....	23
Tabela 5: Resultados dos modelos lineares generalizados com distribuição quasipoisson mostrando o efeito das variáveis bióticas e estruturais estudadas sobre riqueza e abundância das interações entre formigas e diásporos encontradas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas	24
Tabela 6: Riqueza observada e riqueza estimada por bootstrapping de espécies de formigas nas interações com frutos ao longo dos 12 meses de observações na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.	24
Anexo 1 - Espécies de formigas amostradas nas áreas restauradas e de referência na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. A coluna interação mostra se a espécie foi encontrada nas interações com frutos (S) ou não (N).....	43
Tabela 1: Características das áreas selecionadas na Reserva Ecológica Guapiaçu, Cachoeiras de Macacu, RJ, para amostragem das interações entre formigas e frutos artificiais.	51
Tabela 2: Espécies de formigas interagindo com frutos artificiais e seus comportamentos observados nas áreas nativas e reflorestadas da REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.	54
Tabela 3: Riqueza observada e riqueza estimada por bootstrapping de espécies de formigas nas interações com frutos artificiais ao longo das 40 amostras em cada área na REGUA, Cachoeira de Macacu, RJ. ...	57
Tabela 1 – Distribuição espacial dos ninhos de <i>Ectatomma permagnum</i> em escala local em áreas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: n: número de ninhos; R: índice de vizinho mais próximo de Clark & Evans; Z: teste de significância.....	83
Tabela 2 – Distribuição espacial dos ninhos de <i>Ectatomma permagnum</i> na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ, em escala de áreas, de acordo com índice de Morisita (Imoris). Imoris-pad: índice de Morisita padronizado.....	83
Tabela 3 – Resultados dos modelos lineares (lmm e glmm) para comunidade de plântulas e características do solo nas parcelas sobre ninhos de <i>Ectatomma permagnum</i> e parcelas controle na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: Transf: transformação usada na variável dependente; Interc: valor do intercepto.	84

Lista de figuras

Capítulo 1

- Figura 1: Mapa do município de Cachoeiras de Macacu, no Rio de Janeiro, onde se localiza a Reserva Ecológica Guapiaçu. Os pontos representam as seis áreas de amostragem: quatro áreas restauradas (R2004, R2008, R2010, R2013) e duas de referência (M1, M2)..... 16
- Figura 2 - *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 logo após interagir com fruto de *Aegiphila integrifolia* (Jacq.) Moldenke (Verbenaceae). A formiga removia pedaços da polpa do fruto. 25
- Figura 3 - Formigas de *Solenopsis invicta* Buren, 1972 realizando a limpeza de fruto de *Elaeis guineenses* Jacq. (Arecaceae). 25
- Figura 4 - Curva acumulada de espécies de formigas em cada área estudada ao longo dos 12 meses de observações de interações formiga-diásporo na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ..... 26
- Figura 5 - Curva acumulada de interações formiga-diásporo por habitat ao longo dos 12 meses de observações na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ..... 26
- Figura 6 - Rede de interações entre formigas (lado esquerdo) e diásporos (lado direito) em áreas restauradas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. A espessura da linha representa a frequência de interação..... 27
- Figura 7 - Rede de interações entre formigas (lado esquerdo) e diásporos (lado direito) em áreas de referência na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. A espessura da linha representa a frequência de interação..... 28

Capítulo 2

- Figura 1 - Mapa da região de Cachoeiras de Macacu, no Rio de Janeiro, onde se localiza a Reserva Ecológica Guapiaçu. Os pontos representam as seis áreas de amostragem: quatro áreas restauradas e duas áreas de referência. 51
- Figura 2 – Riqueza de formigas em estações com frutos artificiais nos habitats de referência e restaurados. Não houve diferença entre os habitats na riqueza de formigas por estações ($t = 0,70$; $p = 0,48$). As áreas foram identificadas por cores e símbolo..... 55
- Figura 3 – Remoção dos frutos artificiais por formigas nos habitats de referência e restaurados. Não houve diferença significativa entre os habitats na remoção dos frutos artificiais em nenhum modelo. As áreas foram identificadas por cores e símbolos 56
- Figura 4 - Curva de rarefação de espécies de formigas acumuladas em cada área estudada nas amostras de frutos artificiais na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ 57
- Figura 5 – Biplot mostrando escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) separando composição de espécies de formigas nos frutos artificiais entre habitats de referência e restaurados ($F = 3,57$; $R^2 = 0,14$; $p = 0,01$) na REGUA, Cachoeiras de Macacu 58
- Figura 6 – Remoção de fruto artificial por *Atta sexdens* em área restaurada na Reserva Ecológica Guapiaçu, Cachoeiras de Macacu, RJ 59

Capítulo 3

- Figura 1 – Ninhos de *Ectatomma permagnum* marcados na área restaurada em 2004 na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ. Cada ninho foi numerado de 01 a 10 777
- Figura 2 – Ninhos de *Ectatomma permagnum* marcados na área restaurada em 2013 na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ. Cada ninho foi numerado de 01 a 10 777
- Figura 3 – Ninhos de *Ectatomma permagnum* marcados na área de referência na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ. Cada ninho foi numerado de 01 a 10. 788
- Figura 4 – Entrada do ninho de *Ectatomma permagnum* ao centro da imagem na área restaurada em 2004, na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ 788
- Figura 5 – Parcela de 50 x 50 cm sobre ninho de *Ectatomma permagnum* na qual foram medidas a riqueza e abundância de plântulas e retirado solo para análises químicas..... 799

Figura 6 – Densidade de ninhos de *Ectatomma permagnum* (ninhos/m²) nas áreas restauradas 2004 e 2013 e na área de referência (n = 4). Os pontos pretos nos box-plots representam a média de ninhos na área e a linha tracejada a média geral de ninhos na área de estudo. Área 2013 e referência foram significativamente diferentes (p = 0,04)..... 81

Sumário

Agradecimentos.....	ii
Resumo Geral.....	v
Abstract	vii
Lista de tabelas.....	ix
Lista de figuras.....	x
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	5
CAPÍTULO I.....	9
Interações formiga-diásporos em áreas de restauração e áreas secundárias na Mata Atlântica	9
1. RESUMO.....	10
2. ABSTRACT.....	11
3. INTRODUÇÃO.....	12
4. MATERIAL E MÉTODOS	14
4.1. Área de estudo	14
4.2. Amostragem.....	15
4.3. Análises estatísticas	17
5. RESULTADOS	19
6. DISCUSSÃO.....	29
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	34
8. ANEXOS.....	43
CAPÍTULO II.....	45
Interações formigas-frutos artificiais em áreas de restauração e áreas secundárias na Mata Atlântica	45
1. RESUMO.....	46
2. ABSTRACT.....	47
3. INTRODUÇÃO.....	48
4. MATERIAL E MÉTODOS	49
4.1. Área de estudo	49
4.2. Amostragem.....	50
4.3. Análises estatísticas	52
5. RESULTADOS	52

6. DISCUSSÃO	59
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	63
CAPÍTULO III	69
Densidade e distribuição de ninhos e efeito de ninhos de <i>Ectatomma permagnum</i> sobre fertilidade do solo e recrutamento de plântulas	69
1. RESUMO	70
2. ABSTRACT	71
3. INTRODUÇÃO	72
4. MATERIAL E MÉTODOS	74
4.1. Área de estudo	74
4.2. Amostragem	74
4.3. Densidade e distribuição espacial de ninhos	75
4.4. Efeitos dos ninhos sobre plântulas e solo	75
4.5. Análises estatísticas	79
4.5.1. Densidade e distribuição espacial de ninhos	79
4.5.2. Efeitos dos ninhos sobre plântulas e solo	80
5. RESULTADOS	80
5.1. Densidade e distribuição espacial de ninhos	80
5.2. Efeitos dos ninhos sobre plântulas e solo	82
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	88
3. CONCLUSÕES GERAIS	93

1. INTRODUÇÃO GERAL

Dispersão é o processo de partida do diásporo, que é a unidade de dispersão, da planta-mãe (Van Der Pijl, 1982). Por meio da dispersão, as sementes vão se beneficiar com o distanciamento de áreas com maiores taxas de mortalidade e de predação de sementes e plântulas, como nas proximidades da planta-mãe; além de poderem ser removidas para locais mais favoráveis à germinação (Giladi, 2006). Sendo assim, o processo de dispersão de sementes é chave para a entrada de novos genótipos na população (Jordano *et al.*, 2006). E entre as síndromes de dispersão, a zoocoria é a mais comum em florestas tropicais (Howe & Smallwood, 1982). Os frutos, que servem de alimento para muitos animais, possuem uma disponibilidade altamente variável no espaço e no tempo (Galetti *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2006). Essa variação leva muitas espécies frugívoras a terem uma dieta ampla ou se movimentarem mais, o que pode favorecer dispersão a distâncias maiores (Jordano *et al.*, 2006).

Fatores como fragmentação, desmatamento e defaunação afetam a diversidade de espécies animais e o processo de dispersão de sementes (Jordano *et al.*, 2006; Andreazzi *et al.*, 2009; Galetti *et al.*, 2013). A perda de grandes dispersores e o favorecimento de espécies de pequeno porte leva a mudanças na dispersão de sementes e distribuição espacial das plantas, com favorecimento do surgimento de distribuição agregada (Silva & Tabarelli, 2001; Jordano *et al.*, 2006). A distribuição agregada das plantas pode levar animais frugívoros a se deslocarem menos para conseguir o alimento necessário, reforçando mais esse padrão de distribuição (Jordano *et al.*, 2006). A perda de grandes dispersores pode não ser compensada pela presença de pequenos dispersores (Donatti *et al.*, 2009). Contudo, espécies de grupos taxonômicos distintos podem ter papel complementar um ao outro. Algumas espécies realizam dispersão primária, onde as sementes são removidas da planta-mãe, mas há também a dispersão secundária, na qual manchas de sementes já dispersas são reorganizadas por outras espécies (Camargo *et al.*, 2016). A dispersão secundária de sementes pode ter um efeito positivo na dinâmica da população de plantas e na regeneração natural de áreas degradadas (Christianini & Oliveira, 2010; Gallegos *et al.*, 2014).

Formigas realizam diversos serviços ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes, movimento do solo, controle biológico e dispersão de sementes (Del Toro *et al.*, 2012), sendo um dos principais organismos dispersores de recursos disponíveis no solo (Griffiths *et al.*, 2018). Florestas úmidas produzem uma grande quantidade de frutos dos quais a maioria cai sobre o solo (Pizo & Oliveira, 2000; Rico-Gray & Oliveira, 2007), no qual ficam disponíveis

para formigas, com as quais há uma ampla gama de interações (Passos & Oliveira, 2003; Anjos *et al.*, 2018). Considerando mudanças no antropoceno, invertebrados como formigas terão um papel cada vez maior nas interações com plantas (Christianini *et al.*, 2014).

Para favorecer a regeneração de áreas degradadas e aumentar a dispersão e etapas subsequentes há o uso de alguns métodos utilizados nas técnicas de restauração. Um método importante é o plantio de espécies zoocóricas pioneiras e secundárias iniciais cujos diásporos sejam atrativos para fauna (Rodrigues & Gandolfi, 2000; Jordano *et al.*, 2006). A atração de frugívoros provocada por essas espécies estimula o processo de dispersão e o fluxo das espécies para estas áreas. Uma segunda técnica é o plantio com disponibilidade de frutos ao longo de todo o ano (Jordano *et al.*, 2006). No entanto, esse método é difícil de ser implantado devido à limitação do conhecimento quanto à fenologia das espécies de plantas. Um outro método é o uso de poleiros artificiais. Em áreas com poucas árvores, a implantação dos poleiros aumenta a complexidade estrutural e atrai mais aves (Jordano *et al.*, 2006).

A restauração de áreas degradadas é uma forma de diminuir os efeitos da perda de diversidade e tentar revertê-los (Benayas *et al.*, 2009; Bullock *et al.*, 2011; Derhee *et al.*, 2016). A restauração da biodiversidade não significa necessariamente a restauração de serviços ecossistêmicos e, por isso, é importante entender se as trajetórias de recuperação de ambos coincidem (Bullock *et al.*, 2011), visto que a recuperação dos serviços ecossistêmicos é essencial para o desenvolvimento e bem estar humanos. A dispersão de sementes é um serviço ecossistêmico de regulação que atua em nível local (Alexander *et al.*, 2016). Por conta da defaunação de vertebrados e da potencial importância que as formigas podem ter nesse cenário (Christianini *et al.*, 2014), analisar a recuperação do serviço de dispersão secundária por formigas em áreas restauradas se torna, portanto, um fator importante ao nível local.

A recuperação da biodiversidade de formigas depende da composição das espécies de plantas utilizadas e do tempo de restauração (Casimiro *et al.*, 2019). Alterações na composição, riqueza e abundância da comunidade de plantas e de formigas vão afetar também os processos ecológicos, como a dispersão de sementes (Bieber *et al.*, 2014; Gallegos *et al.*, 2014; Leal *et al.*, 2014; Agaldo *et al.*, 2021). É importante entender de que forma isso ocorre considerando que a dispersão secundária realizada pela comunidade de formigas ajuda no processo de regeneração em longo prazo ao aumentar a taxa de germinação de sementes e o recrutamento de plântulas de algumas espécies vegetais (Passos & Oliveira, 2004; Gallegos *et al.*, 2014). Essa atividade torna-se ainda mais importante ao considerarmos que áreas afetadas por pressões

antrópicas podem não manter dispersores primários das espécies de plantas (Primack & Miao, 1992; Cordeiro & Howe, 2001; Donatti *et al.*, 2009; Christianini *et al.*, 2014).

As perturbações antrópicas e a fragmentação de paisagens alteram a estrutura da vegetação e, por conseqüência, a comunidade de formigas (Dohm *et al.*, 2011; Leal *et al.*, 2012, 2014; Silva *et al.*, 2013). O desmatamento e a fragmentação podem levar a uma simplificação da estrutura florestal, reduzindo os recursos disponíveis para as formigas e, portanto, diminuindo a riqueza destas na paisagem (Leal *et al.*, 2012). Formigas poneromorfas, muito associadas a dispersão de alta qualidade, na qual as sementes são removidas ao ninho, que pode estar a metros de distância, parecem ser sensíveis à fragmentação e ao desmatamento de áreas (Almeida *et al.*, 2013; Leal *et al.*, 2014; Bieber *et al.*, 2014). Leal *et al.* (2014) estudando a dispersão de espécies mirmecocóricas – ou seja, aquelas espécies de plantas dispersas por formigas – em áreas com perturbações antrópicas na Caatinga encontraram pouca redundância funcional na guilda de formigas dispersoras de sementes, gerando uma baixa resiliência da área em relação aos distúrbios. Formigas como *Dinoponera quadriceps* reduzem sua ocorrência em áreas com maiores perturbações antrópicas (Leal *et al.*, 2014). Essa característica pode ter fortes implicações na estrutura vegetal da comunidade em áreas com distúrbios antrópicos (Leal *et al.*, 2014).

A recuperação da biodiversidade de formigas depende da composição das espécies de plantas utilizadas e do tempo de restauração em áreas de minas de bauxita em Poços de Caldas (Majer, 1992). A recuperação dos grupos funcionais ocorre mais facilmente que a recuperação das espécies em si (Casimiro *et al.*, 2019). Além disso, a recuperação da riqueza e grupos funcionais de formigas em áreas restauradas após o uso como pastagem é mais rápida do que a recuperação em áreas que eram utilizadas na mineração (Casimiro *et al.*, 2019). Apesar de contrário a outros estudos, é possível que áreas secundárias sejam semelhantes em riqueza de formigas a áreas primárias (Tiede *et al.*, 2017). A riqueza de espécies de formigas não variou em áreas de restauração após mineração com diferentes idades e área de floresta na Itália (Ottonetti *et al.*, 2006). Contudo, a composição de espécies foi diferente com a diminuição de Dolichoderinae dominantes e formigas oportunistas ao longo do tempo e aumento de especialistas de clima frio e aparecimento de espécies crípticas na área restaurada mais antiga e na floresta primária (Ottonetti *et al.*, 2006). Zwiener *et al.* (2012) avaliaram a riqueza e dispersão por formigas em áreas de regeneração natural em floresta tropical e também não encontraram diferença na riqueza de espécies de formigas. Contudo, encontraram que a remoção de sementes aumentou com a idade das florestas secundárias (Zwiener *et al.*, 2012).

Esse resultado demonstra que as populações de plantas provavelmente têm seu recrutamento limitado em áreas em regeneração, principalmente na ausência ou baixa abundância de outros grupos dispersores (Zwiener *et al.*, 2012).

A presente tese tem por objetivo avaliar como a restauração de áreas florestais na Mata Atlântica influencia as interações entre frutos e formigas e o processo de dispersão realizado por estas comparando-as com áreas de referência. Nossa hipótese é que o processo de dispersão esteja em recuperação, porém com taxas menores do que áreas de referência, onde se espera que o processo esteja bem estabelecido. Para alcançar o objetivo, esta tese foi dividida em três capítulos desenvolvidos na Reserva Ecológica Guapiaçu.

O primeiro capítulo aborda as interações entre formigas e diásporos em áreas restauradas e áreas de referência. Foram avaliadas as interações através de caminhamento em transectos mensalmente ao longo de um ano. Através de uma abordagem de redes de interações, comparamos a estrutura das redes dos habitats restaurados e de referência através de métricas como aninhamento, modularidade, especialização e robustez. Foram avaliados também fatores bióticos e abióticos com o intuito de estabelecer o efeito destes sobre o número de interações encontrados em cada área.

O segundo capítulo compara interações entre formigas e frutos artificiais em áreas restauradas e áreas de referência. Através do uso de frutos artificiais, verificamos se os resultados encontrados no primeiro capítulo são corroborados quando usada essa técnica que avalia de forma mais rápida e prática as interações. Além da comparação entre habitats, verificamos o efeito de fatores ambientais importantes ao longo da regeneração – abertura do dossel e profundidade da serapilheira – sobre as interações com frutos artificiais.

O terceiro capítulo observa de perto características dos ninhos da espécie *Ectatomma permagnum*, uma das espécies de formiga responsáveis pela remoção de diásporos nas áreas estudadas. Avaliamos a densidade e distribuição de ninhos da espécie entre áreas restauradas e a área de referência. Além disso, foram avaliados os nutrientes do solo, como potássio, cálcio, carbono orgânico e outros, e o efeito desses nutrientes sobre a riqueza e a abundância de plântulas nos ninhos.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGALDO, J.A.; CHRISTIANINI, A.V.; & CHAPMAN, H.M. Interactions between ants and non-myrmecochorous diaspores in a West African montane landscape. **Journal of Tropical Ecology**, 37, 1–9, 2021. doi: 10.1017/S0266467420000231

ALEXANDER, S.; ARONSON, J.; WHALEY, O. & LAMB, D. The relationship between ecological restoration and the ecosystem services concept. **Ecology and Society**, 21,34, 2016. doi: 10.5751/ES-08288-210134

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. doi: 10.13102/sociobiology.v60i3.229-235

ANDREAZZI, C. S.; PIRES, A. S. & FERNANDEZ, F. A. S. Mamíferos e Palmeiras Neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. **Oecologia Australis**, 13, 554–574, 2009. doi: 10.4257/oeco.2009.1304.02

ANJOS, D.; DÁTILLO, W. & DEL-CLARO, K. Unmasking the architecture of ant – diaspore networks in the Brazilian Savanna. **PLoS ONE**, 13, e0201117, 2018. doi: 10.1371/journal.pone.0201117

BENAYAS, J. M. R.; NEWTON, A. C.; DIAZ, A. & BULLOCK, J. M. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. **Science**, 325, 1121–1124, 2009. doi: 10.1126/science.1172460

BIEBER, A.G.; SILVA, P.S.D.; SENDOYA, S.F. & OLIVEIRA, P.O. Assessing the Impact of Deforestation of the Atlantic Rainforest on Ant-Fruit Interactions: A Field Experiment Using Synthetic Fruits. **PLoS ONE**, 9, e90369, 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0090369

BULLOCK, J.M.; ARONSON, J.; NEWTON, A.C.; PYWELL, R.F. & REY-BENAYAS, J.M. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. **Trends in Ecology and Evolution**, 26, 541-549, 2011. doi: 10.1016/j.tree.2011.06.011

CAMARGO, P.H.S.A.; MARTINS, M.M.; FEITOSA, R.M. & CHRISTIANINI, A.V. Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. **Oecologia**, 181, 507-518, 2016. doi: 10.1007/s00442-016-3571-z

CASIMIRO, M. S.; SANSEVERO, J. B. B. & QUEIROZ, J. M. What can ants tell us about ecological restoration? A global meta-analysis. **Ecological Indicators**, 102, 593–598, 2019. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.03.018

CHRISTIANINI, A. V. & OLIVEIRA, P. S. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, 98, 573–582, 2010. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01653.x

CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. ; BRUNA, E. M. ; VASCONCELOS, H. L. Fauna in decline: Meek shall inherit. **Science**, 345, 1129–1129, 2014. doi: 10.1126/science.345.6201.1129-

CORDEIRO, N. J. & HOWE, H. F. Low Recruitment of Trees Dispersed by Animals in African Forest Fragments. **Conservation Biology**, 15, 1733–1741, 2001. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.99579.x

DEL-TORO, I.; RIBBONS, R. R.; PELINI, S. L. & FOREST, H. (2012). The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, 17: 133-146, 2012.

DERHÉ, M. A.; MURPHY, H.; MONTEITH, G. & MENÉNDEZ, R. Measuring the success of reforestation for restoring biodiversity and ecosystem functioning. **Journal of Applied Ecology**, 53, 1714–1724, 2016. doi: 10.1111/1365-2664.12728

DOHM, C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; MEYER, S.T. & WIRTH, R. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? **Journal of Tropical Ecology**, 27, 645-649, 2011. doi:10.1017/S0266467411000447

DONATTI, C. I.; GUIMARÃES, P. R. & GALETTI, M. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. **Ecological Research**, 24, 1187–1195, 2009. doi: 10.1007/s11284-009-0601-x

GALETTI, M.; DONATTI, C. I.; PIRES, A. S.; GUIMARÃES-JR, P. R. & JORDANO, P. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 151, 141–149, 2006. doi: 10.1111/j.1095-8339.2006.00529.x

GALETTI, M.; GUEVARA, R.; CÔRTEZ, M. C.; FADINI, R.; MATTER, S. VON; LEITE, A. B.; LABECCA, F.; RIBEIRO, T.; CARVALHO, C. S.; COLLEVATTI, R. G.; PIRES, M. M.; GUIMARÃES-JR, P. R.; BRANCATION, P. H.; RIBEIRO, M. C. & JORDANO, P. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. **Science**, 340, 1086–1090, 2013. doi: 10.1126/science.1233774

GALLEGOS, S. C.; HENSEN, I. & SCHLEUNING, M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **Journal of Ecology**, 102, 659–666, 2014. doi: 10.1111/1365-2745.12226

GILADI, I. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, 112, 481–492, 2006. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14258.x

GRIFFITHS, H. M.; ASHTON, L. A.; WALKER, A. E.; HASAN, F.; EVANS, T. A.; EGGLETON, P. & PARR, C. L. Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. **Journal of Animal Ecology**, 87, 293–300, 2018. doi: 10.1111/1365-2656.12728

HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13, 221-228, 1982.

JORDANO, P.; GALETTI, M.; PIZO, M. A. & SILVA, W. R. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. *In*: Rocha, C. D. F.; Bergallo, H. D.; Van Sluys, M. & Alves, M. A. S. (eds.). **Biologia da Conservação: Essências**. Rima Editora, 2006, pp. 411-436.

LEAL, I.R.; FILGUEIRAS, B.K.C.; GOMES, J.P.; IANNUZZI, L. & ANDERSEN, A.N. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity Conservation**, 21, 1687-1701, 2012. doi: 10.1007/s10531-012-0271-9

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, 2014. doi: 10.1007/s00442-013-2740-6

MAJER, J.D. Ant recolonisation of rehabilitated bauxite mines of Poços de Caldas, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 8, 97-108, 1992. doi: 10.1017/S0266467400006155

OTTONETTI, L.; TUCCI, L. & SANTINI, G. Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in central Italy: potential for the use of Mediterranean ants as indicators of restoration processes. **Restoration Ecology**, 14, 60-66, 2006. doi: 10.1111/j.1526-100X.2006.00105.x

PASSOS, L. & OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 19, 261–270, 2003. doi: 10.1017/S0266467403003298

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. doi: 10.1007/s00442-004-1531-5

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. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00623.x

PRIMACK, R.B. & MIAO, S.L. Dispersal can limit local plant distribution. **Conservation Biology**, 6, 513-519, 1992. doi: 10.1046/j.1523-1739.1992.06040513.x

RICO-GRAY, V. & OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2007.

RODRIGUES, R. R. & GANDOLFI, S. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. *In: Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo: EDUSP/FAPESP, 2000.

SILVA, M. G. & TABARELLI, M. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. **Acta Oecologica**, 22, 259-268, 2001.

SILVA, P.S.D.; BIEBER, A.G.D.; KNOCH, T.A.; TABARELLI, M.; LEAL, I.R. & WIRTH, R. Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 147, 110-119, 2013. doi: 10.1111/eea.12050

TIEDE, Y.; SCHLAUTMANN, J.; DONOSO, D.A.; WALLIS, C.I.B.; BENDIX, J.; BRANDL, R. & FARWIG, N. Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. **Ecological Indicators**, 83, 527–537, 2017. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.01.029

VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 2^aed. Berlin: Springer-Verlag, 1982.

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, 933-942, 2012. doi: 10.15517/rbt.v60i2.4028

CAPÍTULO I

Interações formiga-diásporos em áreas de restauração e áreas secundárias na Mata Atlântica

1. RESUMO

Interações entre formigas e diásporos não-mirmecocóricos são comuns em florestas tropicais. Estas interações podem resultar na limpeza ou remoção de diásporos, sendo a remoção uma importante etapa na dispersão de sementes realizada por formigas. Esse serviço pode ser ainda mais importante ao ser realizado em áreas restauradas, nas quais a biodiversidade e serviços ecossistêmicos ainda estão em recuperação. Nesse estudo, avaliamos as interações formiga-diásporos em áreas restauradas e áreas de referência na Mata Atlântica com objetivo de testar fatores bióticos e abióticos que afetam o total de interações entre formigas e diásporos, e se redes de interação em áreas restauradas e áreas de referência diferem em suas estruturas. As interações foram observadas mensalmente em quatro áreas restauradas e duas áreas de referência ao longo de um ano ao percorrer transectos em um total de 800 m por área na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro. Foram registradas 110 interações com 23 espécies de formigas, das quais 52 interações ocorreram nas áreas restauradas. As redes de interação foram não-modulares, com baixa especialização e aninhadas nas redes, sendo formadas por interações oportunistas e generalistas. As redes das áreas restauradas não diferiram daquelas de áreas de referência quanto a aninhamento, modularidade e robustez, indicando padrões iguais em ambas as áreas. As áreas de referência apresentaram um número maior de espécies centrais de plantas, enquanto áreas restauradas tiveram apenas *Siparuna guianensis* como espécie central. Em relação às formigas, ambas as áreas tiveram apenas *Solenopsis invicta* como espécie central, uma espécie com alto potencial invasor, indicando uma forte dominância da espécie e que as áreas ainda estão perturbadas, com um baixo número de remoção de diásporos por formigas e poucas interações com espécies dispersoras de alta qualidade. Os resultados indicam que as áreas restauradas e áreas de referência estudadas se encontram em um mesmo estágio de recuperação sobre interações formiga-diásporos, com baixa realização de dispersão e ainda muitas interações possíveis de serem estabelecidas. A alta frequência de *Solenopsis invicta* pode ser um obstáculo na recuperação das interações.

Palavras-chave: Interações formiga-fruto; redes de interação; restauração ecológica

2. ABSTRACT

Interactions between ants and non-myrmecochoric diaspores are common in tropical forests. These interactions can result in cleaning or removal of diaspores, with the removal being an important step in the seed dispersal performed by ants. This service can be even more important when performed in restored areas, where biodiversity and ecosystem services are still recovering. In this study, we evaluated ant-diaspore interactions in restored and reference areas in the Atlantic Forest in order to test biotic and abiotic factors that affect the total interactions between ants and diaspores, and whether networks in restored and reference areas differ in their structures. Interactions were observed monthly in four restored and two reference areas over a year by walking in transects in a total of 800 m per area in the Guapiaçu Ecological Reserve, in Guapimirim, Rio de Janeiro. We recorded 110 interactions with 23 ant species, of which 52 interactions occurred in the restored areas. The interaction networks were non-modular, with low specialization and nested in binary networks, formed by opportunistic and generalist interactions. The networks of the restored areas did not differ from the reference areas in terms of nestedness, modularity and robustness, indicating the same patterns in both areas. Reference areas had a higher number of central plant species, while restored areas had only *Siparuna guianensis* as the central species. Regarding ants, both areas had only *Solenopsis invicta* as a central species, a species with high invasive potential, indicating a strong dominance of the species and that the areas are still disturbed, with a low number of diaspore removals by ants and few interactions with high-quality disperser species. The results indicate that the restored and reference areas studied are at the same level of recovery of ant-diaspore interactions, with low dispersion and still many interactions possible to be established. The high frequency of *Solenopsis invicta* can be an obstacle in the recovery of interactions.

Key-words: Ant-fruit interactions; network interactions; restoration ecology

3. INTRODUÇÃO

Ações de recuperação de áreas degradadas, como a restauração florestal, são de extrema importância devido ao atual cenário de desmatamento e modificações nos ecossistemas geradas pelas atividades humanas (Bullock *et al.*, 2011; Lamb *et al.*, 2012; Banks-Leite *et al.*, 2014). A perda de espécies é uma das consequências da destruição dos habitats (Pimm *et al.*, 2014). A recuperação de áreas em biomas que já perderam boa parte de sua cobertura florestal, como a Mata Atlântica, é uma das maneiras de mitigar os efeitos da perda da biodiversidade e tentar revertê-los (Banks-Leite *et al.*, 2014; Strassburg *et al.*, 2019). Além de restaurar a biodiversidade, a restauração de serviços ecossistêmicos garante o fornecimento de serviços que apoiam e suportam a vida humana (Benayas *et al.*, 2009). É importante entender se as trajetórias de recuperação de ambos – biodiversidade e serviços ecossistêmicos - coincidem para que os esforços sejam otimizados (Bullock *et al.*, 2011). A restauração leva ao aumento na biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos comparados aos sistemas degradados (Benayas *et al.*, 2009).

Avaliar a restauração nos informa se a biodiversidade e serviços ecossistêmicos estão sendo recuperados. Formigas são organismos muito utilizados na avaliação de ecossistemas (Majer, 1992; Andersen *et al.*, 2002; Tibcherani *et al.*, 2018). A riqueza e diversidade do grupo, a relativa facilidade quanto a coleta e identificação e a diversidade de funções ecológicas favorecem seu uso como organismos bioindicadores de ecossistemas terrestres (Majer, 1983; Gerlach *et al.*, 2013). Além disso, formigas realizam diversos serviços ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes, movimento do solo, controle biológico e dispersão de sementes (Del Toro *et al.*, 2012). Particularmente, a dispersão secundária de diásporos (i.e.: unidade de dispersão) caídos no solo pode ajudar no processo de regeneração em longo prazo ao aumentar a taxa de germinação de sementes e o recrutamento de plântulas (Passos *et al.*, 2004; Gallegos *et al.*, 2014).

Florestas úmidas produzem uma grande quantidade de frutos dos quais a maioria cai sobre o solo (Pizo & Oliveira, 2000; Rico-Gray & Oliveira, 2007). No solo, os diásporos ficam disponíveis para formigas, com as quais há uma ampla gama de interações (Pizo & Oliveira, 2000; Passos & Oliveira, 2003). Formigas são um dos principais agentes que interagem com recursos alimentares disponíveis diretamente no solo em florestas tropicais (Griffiths *et al.*, 2018). Entretanto, a dispersão de diásporos por formiga é complementar ao processo de dispersão realizado por dispersores primários como aves e mamíferos (Anjos *et al.*, 2020), realizando um refinamento do processo de dispersão. Entre os fatores que afetam as interações formiga-diásporos estão o tamanho dos diásporos, tamanho das formigas que interagem,

composição química dos diásporos, forma de crescimento da planta e características do habitat (Pizo & Oliveira, 2000; Rico-Gray & Oliveira, 2007; Anjos *et al.*, 2020).

Alguns grupos de formigas possuem efeito mais positivo ao interagir com diásporos (Christianini *et al.*, 2007; Anjos *et al.*, 2020). Portanto, ao considerar que a composição de espécies de formigas afeta o processo de dispersão, fatores que afetem a diversidade e composição de formigas poderão indiretamente afetar o processo de dispersão realizada por elas. Entre os fatores que afetam a diversidade e composição de formigas estão características do habitat como riqueza e abundância de recursos (Ribas *et al.*, 2003; Arnan *et al.*, 2007; Cardoso *et al.*, 2010; Pearce-Duvet & Feener-Jr, 2010; Andersen, 2019), quantidade de serapilheira (Vargas *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2011) e luminosidade (Arnan *et al.*, 2007; Andersen, 2019). Em uma restauração, muitos desses fatores podem ser direcionados de acordo com a escolha das espécies de plantas (Sansevero *et al.*, 2011; Garcia *et al.*, 2020). Daí a importância de conhecer a influência desses fatores na recuperação do processo de dispersão de diásporos por formigas.

Além de saber os fatores que influenciam as interações com formigas, avaliar se estas interações ocorrem de forma similar nas áreas restauradas e em áreas de referência permite avaliar se o processo complementar realizado pelas formigas está sendo restaurado. Uma ferramenta muito utilizada para avaliar interações em nível comunitário são as redes ecológicas, por meio das quais é possível visualizar múltiplas interações, quantificar e comparar padrões das redes entre comunidades e investigar padrões ecológicos e evolutivos que formam tais padrões (Bascompte & Jordano, 2007). Redes de interações formiga-diásporos apresentam características de algumas redes mutualistas formiga-planta como alto aninhamento, baixa especialização e ausência de modularidade (Anjos *et al.*, 2018; Del-Claro *et al.*, 2018; Laviski *et al.*, 2021). Além disso, redes formiga-planta não simbióticas tendem a ser mais robustas à extinção de espécies devido a um menor nível de intimidade entre parceiros de uma interação e maior número de ligações (Del-Claro *et al.*, 2018). A robustez da rede é uma característica importante de se avaliar em áreas de restauração ativa em que espécies de plantas podem ser selecionadas. O tempo de restauração influencia a diversidade de espécies e os serviços prestados por elas (Dehré *et al.*, 2016; Zwiener *et al.*, 2012), o que pode influenciar na estrutura das redes. Uma maior diversidade de espécies pode levar áreas nativas ou mais antigas na restauração a possuírem as características da estrutura da rede mais acentuadas que áreas mais recentes.

Neste estudo, focou-se nas interações formigas-diásporos, nos fatores que podem afetá-las e nos padrões das redes ecológicas montadas a partir dessas interações. O objetivo foi avaliar fatores estruturais e bióticos que afetam o total de interações entre formigas e diásporos, além de testar se redes em áreas restauradas e áreas de referência (secundárias) diferem em suas estruturas. As hipóteses são que características do habitat afetam o total de interações, com áreas com mais recursos e estruturalmente mais complexos (como maior riqueza de plantas e menor luminosidade) apresentando mais interações. Além disso, esperamos que áreas restauradas e de referência terão suas estruturas de redes diferentes, com áreas de referência mais aninhadas, generalistas e robustas e com mais espécies centrais nas redes do que as áreas restauradas.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

A Reserva Ecológica do Guapiaçu (REGUA), com área de 7380 ha, localiza-se na comunidade agrícola de Guapiaçu, município de Cachoeiras de Macacu, RJ (22° 45' S, 42° 77' W). A REGUA encontra-se no bioma Mata Atlântica e possui remanescentes florestais em estado primário e secundário de conservação. A área apresenta formações de floresta ombrófila densa (FOD) com diferentes altitudes e relevo variado, com topografia do plano ao escarpado e presença de afloramentos rochosos (IBGE, 2009). O clima da região é tropical com verões chuvosos e invernos secos (IBGE, 2009).

A REGUA pertence a uma organização não governamental (ONG) criada em 1996 com o objetivo de proteger o local da exploração de recursos. Em 2013, a área foi reconhecida como Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN). As áreas de menores altitudes têm um histórico de ocupação e uso do solo por agricultura. Desde 2004 já foram restauradas mais de 300 ha, a partir de diferentes iniciativas. Com o projeto Guapiaçu Grande Vida (<https://www.projetoguapiacu.org/o-projeto>) foram restauradas 160 hectares de áreas degradadas. Este projeto inclui também um programa integrado de educação ambiental e reintrodução de animais, como a anta. Áreas recentemente restauradas são tratadas com formicidas para impedir a atuação de formigas cortadoras de folhas (*Atta* e *Acromyrmex*) nos primeiros anos.

4.2. Amostragem

Neste estudo foram utilizadas quatro áreas restauradas com idades de sete a 16 anos (plantios em 2004, 2008, 2010 e 2013) e duas áreas de floresta secundária em condições similares de altitude e relevo às áreas restauradas (Figura 1). As áreas estavam entre 40 m a 120 m de altitude. As áreas de floresta secundária possuem histórico de corte seletivo, cultivo de algumas culturas como bananeiras e têm cerca de 40 anos de regeneração. A partir desse momento, estas serão chamadas de áreas de referência. As áreas estavam distantes entre si, no mínimo, por 300 m. Em cada área selecionada foram estabelecidos quatro transectos paralelos com comprimento de 200 m, distantes entre si cerca de 20 m. Foi necessária a divisão dos transectos, pois as áreas restauradas apresentam formatos variados e tamanhos pequenos, em geral (Tabela 1). Os transectos foram adaptados ao formato de cada área, de forma a estarem inseridos totalmente dentro da área restaurada.

Os transectos foram percorridos mensalmente por um ano em busca de interações. Cada transecto era percorrido uma vez no período da manhã (9:00-12:00h) ou tarde (13:00-16:00h), de forma aleatória a cada mês (sorteio). As observações não foram feitas em dias de chuva. Diásporos pelo chão tinham a frequência contabilizada a cada 10 m e coletados para posterior identificação. Quando uma interação era visualizada, eram anotados a hora, data, ponto da coleta, modo de interação (limpeza ou remoção do diásporo e/ou partes) e as formigas eram coletadas para posterior montagem e identificação. O estudo foi realizado entre 2020 e 2021.

Foram levantados dados amostrais da estrutura da vegetação e da fauna da serapilheira ao longo desse período de um ano de observação. A serapilheira foi medida a cada três meses de 20 m em 20 m em cada transecto, totalizando 40 pontos de amostragem por área em cada trimestre. A profundidade da serapilheira foi medida com uma régua milimetrada. A abertura do dossel foi amostrada uma vez no período da estação chuvosa a cada 20 m em cada transecto, totalizando 40 pontos de amostragem por área. A abertura do dossel foi calculada através de fotos hemisféricas com lente Canon 10mm EF-S f/4.5 feitas na altura de 1m do solo em direção ao norte. As fotos foram analisadas através do programa GAP Light Analyzer 2.0 (Frazer *et al.*, 1999), que calculou o índice de área foliar (LAI).

A vegetação foi amostrada uma vez através do método de pontos quadrante. Foram amostrados 3 pontos em cada transecto, totalizando 12 pontos de amostragem por área. Em cada ponto eram amostradas quatro árvores/arbustos a partir de 5 cm de circunferência na altura do peito (CAP). Foram coletados ramos para herborização e identificação da riqueza de plantas e medido a CAP e distância do ponto central para cálculo da densidade através da fórmula: $DTA = 1 / (\sum d)^2$, onde d são as distâncias das árvores/arbustos.

A fauna de serapilheira foi amostrada uma vez através de armadilhas de queda (pitfalls) instalados em período sem chuva. Foram amostrados 3 pontos em cada transecto, totalizando 12 pontos de amostragem por área. Os pitfalls com 7,5 cm de diâmetro foram colocados em solo, ativados após 24 h e removidos após 48 h da ativação. As amostras foram levadas para triagem em laboratório e identificação da mirmecofauna.



Figura 1: Mapa do município de Cachoeiras de Macacu, no Rio de Janeiro, onde se localiza a Reserva Ecológica Guapiaçu. Os pontos representam as seis áreas de amostragem: quatro áreas restauradas (R2004, R2008, R2010, R2013) e duas de referência (M1, M2).

Tabela 1: Características das áreas selecionadas para amostragem das interações entre formigas e diásporos na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ.

Área	Ano de plantio	Idade	Tamanho	Espaçamento	Caracterização
R2004	2004	16	3,45 ha	3 x 4	Contínua com demais áreas de restauração, lateral próxima (ca 50 m) de plantação.
R2008	2008	12	9,90 ha	3 x 4	Contínua com demais áreas de restauração, uma parte em contínuo com lagos.
R2010	2010	10	9,50 ha	3 x 2	Contínua com demais áreas de restauração e floresta.
R2013	2013	7	50,00 ha	3 x 2	Contínua com floresta.
M1	-	-	-	-	Contínua com floresta, lateral próxima (ca 50 m) de pastagem.
M2	-	-	-	-	Contínua com floresta.

4.3. Análises estatísticas

O efeito das variáveis independentes idade da restauração (considerando 40 anos para área de referência), riqueza e abundância de frutos (fatores fixos) foi testado sobre a variável dependente número de interações a cada mês através de modelos lineares generalizados (GLM), com modelagem de erro de Poisson, com repetições a cada mês e área. As variáveis foram testadas para colinearidade através da função *'ols_vif_tol'* no pacote *'olsrr'* no R v. 4.0.2. Variáveis com VIF > 10 eram excluídas das análises. Os modelos foram ajustados para família Quasipoisson sempre que necessário. O pseudo-R² foi calculado pela função *'rsq.kl'* no pacote *'rsq'* no R v. 4.0.2. A função se aplica a modelos quasi e é baseada na função quasi-likelihood (McCullagh, 1983).

Foi testado o efeito da idade da restauração (considerando 40 anos para área de referência) e do habitat (restaurado ou referência) sobre as variáveis riqueza de formigas, riqueza de plantas, CAP médio das plantas, densidade média das plantas, índice de área foliar (LAI) e profundidade média da serapilheira através de modelos lineares ou modelos lineares generalizados. As variáveis que sofrem efeito da idade de restauração foram utilizadas em modelos lineares generalizados com família Poisson (ou quasipoisson) para testar seu efeito sobre o número de interações total das áreas e a riqueza de interações das áreas. Os modelos foram simplificados com retirada de variáveis não significativas até modelos finais com o menor número de variáveis possível. O pseudo-R² foi calculado pela função *'rsq.kl'* no pacote

'*rsq*' no R v. 4.0.2. A função se aplica a modelos quasi e é baseada na função quasi-likelihood (McCullagh, 1983).

Foi realizada a curva de rarefação de espécies de formigas para cada área estudada, com frequência de espécies de formigas encontradas a cada mês de observação (amostra). Também foi realizada a curva de rarefação de interações para cada habitat (restauração e referência), tendo como base a matriz com frequência de cada par de interação (formiga-diásporo) observada a cada mês (amostra) (Jordano, 2016). Estimamos a riqueza de espécies de formigas e de interações distintas através de bootstrapping no pacote '*vegan*' no R v. 4.0.2.

As análises de redes foram realizadas para redes binárias e ponderadas. As matrizes foram construídas com formigas nas linhas e plantas nas colunas e as interações entre elas em cada célula da matriz. Foram construídas duas matrizes para cada tipo de rede (binária e ponderada): uma com interações das áreas restauradas, outra com interações das áreas de referência. Foram medidas a conectância, aninhamento, modularidade e robustez de cada rede. A conectância informa a razão entre o total de conexões observadas na rede e o total possível. O aninhamento ocorre quando formigas se conectam principalmente com as espécies de plantas com mais interações e vice-versa. As espécies generalistas da rede absorvem a maior parte das interações, formando um padrão aninhado (Bascompte *et al.*, 2003). Já a modularidade ocorre quando há formação de subgrupos mais conectados entre si do que com o restante da rede (Marquitti *et al.*, 2013). A robustez é a resistência de um lado da rede a manter sua estrutura quando espécies do outro lado vão sendo perdidas/eliminadas da comunidade.

O aninhamento para as matrizes binárias foi medido através do índice NODF no software ANINHADO (Guimarães-Jr & Guimarães, 2006). Os valores variam de 0 a 100 (totalmente aninhado) e foram testados com 1000 redes aleatórias geradas pelo modelo nulo II, que assume que a chance de uma interação ocorrer é proporcional ao total da linha e coluna da matriz (Bascompte *et al.*, 2003). O aninhamento para as matrizes ponderadas foi medido pelo índice WNODF. A modularidade foi medida para matrizes binárias através do índice M (valores de 0 a 1) no software MODULAR (Marquitti *et al.*, 2013), que se baseia no algoritmo de anelamento simulado (Guimerá & Amaral, 2005). Foram geradas 1000 redes aleatórias pelo modelo nulo II. A modularidade para matrizes ponderadas foi testada pelo índice Q (valores de 0 a 1), que se baseia no algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014). A especialização da rede foi medida pelo índice H_2' (valores de 0 a 1, com 1 indicando redes mais especializadas). O índice é utilizado apenas em redes ponderadas e é robusto ao tamanho da rede (Blüthgen *et al.*, 2006).

Essas métricas (aninhamento, modularidade e especialização) foram utilizadas para comparar as redes das áreas restauradas com redes das áreas de referência. Foi calculada a diferença absoluta de cada métrica entre a rede das áreas restauradas e das áreas de referência e comparada com as diferenças absolutas das mesmas métricas para as redes nulas. Para evitar efeitos do tamanho das redes, foi utilizado o Z-score, com valores observados e aleatorizados padronizados para escala Z através de $Z = [x - \mu] / \sigma$, onde x = valor da métrica observada; μ é média da métrica para os modelos nulos; e σ é o desvio padrão da métrica para os modelos nulos. Foram consideradas significativas as diferenças nas métricas com valores de Z maiores ou iguais a 2 (Carvalho *et al.*, 2021).

A robustez das redes foi medida por simulações de remoções cumulativas de vértices através do método de Burgos *et al.* (2007). Quanto maior o valor de R, maior a robustez da rede. As plantas foram removidas da rede para testar a robustez das espécies de formigas. Além disso, foram calculadas as espécies centrais de cada rede pela fórmula $G_c = (K_i - K_{mean}) / \sigma_k$, onde K_i é o número médio de conexões de cada espécie, K_{mean} é o número médio de conexões para o conjunto de todas as espécies e σ_k é o desvio padrão do número de conexões (Dáttilo *et al.*, 2013). Valores maiores que 1 indicam espécies centrais na rede, com alto número de conexões.

5. RESULTADOS

No total, foram observadas 110 interações entre 28 espécies de plantas (Tabela 2) e 23 espécies de formigas (Tabela 3). Nas áreas restauradas foram observadas 52 interações entre 15 espécies de plantas e 17 espécies de formigas. Já nas áreas de referência foram observadas 58 interações entre 18 espécies de plantas e 13 espécies de formigas. Foram observadas 11 remoções de sementes de 9 espécies de plantas efetuadas por 3 espécies de formigas, ou seja 13% das espécies amostradas em interações. As demais interações consistiram na remoção de polpa ou consumo de líquidos/polpa no local, com ou sem recrutamento. A amostragem de formigas mostrou um total de 50 espécies de formigas nas áreas, com 34% delas interagindo com frutos (Figura 2 e 3; Anexo 1).

Tabela 2: Espécies de plantas encontradas nas interações entre diásporos e formigas em áreas restauradas e de referência na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.

Cód	Família	Espécie	Origem	Restauração	Referência
1	Annonaceae	<i>Duguetia microphylla</i> (R.E.Fr.) R.E.Fr.	Nativa	x	
2	Araceae	<i>Monstera adansonii</i> Schott	Nativa		x
3	Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	Nativa	x	x
4		<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	Exótica		x
5	Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Nativa	x	
6	Fabaceae	<i>Inga edulis</i> Mart.	Nativa	x	
7		<i>Inga vera</i> Willd.	Nativa	x	
8		<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima	Nativa		x
9	Lauraceae	Lauraceae sp1	Nativa		x
10	Marantaceae	<i>Stromanthe tonckat</i> (Aubl.) Eichler	Nativa		x
11	Melastomataceae	<i>Miconia calvescens</i> DC.	Nativa	x	
12		<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Nativa		x
13	Meliaceae	<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Nativa	x	x
14	Moraceae	<i>Ficus clusiifolia</i> Schott	Nativa		x
15		<i>Ficus gomelleira</i> Kunth	Nativa		x
16		<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	Nativa		x
17	Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	Nativa	x	
18		<i>Virola</i> sp.	Nativa	x	
19	Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	Nativa		x
20		<i>Psidium guajava</i> L.	Nativa	x	
21		<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	Exótica	x	
22	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nativa		x
23	Rubiaceae	<i>Palicourea deflexa</i> (DC.) Borhidi	Nativa	x	x
24	Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	Nativa		x
25		<i>Paullinia carpopoda</i> Cambess.	Nativa		x
26	Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Nativa	x	x
27	Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	Nativa	x	x
28	Verbenaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	Nativa	x	

Tabela 3: Espécies de formigas observadas nas interações com diásporos na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. O código da planta indica as espécies de plantas envolvidas nas interações com cada espécie de formiga. As espécies que removeram diásporos estão em negrito.

Subfamília	Espécie	Número de interações	Código Planta	Restauração	Referência
Dolichoderinae	<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007	7	10; 14; 21; 23; 26	x	x
Ectatomminae	<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, 1858	1	27	x	
	<i>Ectatomma permagnum</i> Forel, 1908	3	21; 26 ; 28	x	
Formicinae	<i>Nylanderia steinheili</i> (Forel, 1893)	1	6	x	
Myrmicinae	<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893)	1	16		x
	<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	10	3; 5; 8; 11; 14; 16; 19; 24; 28	x	x
	<i>Carebara</i> sp1	1	14		x
	<i>Mycocepurus smithi</i> (Forel, 1893)	2	26		x
	<i>Paratrachymyrmex</i> sp1	1	28	x	
	<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863	1	26	x	
	<i>Pheidole obscurithorax</i> Naves, 1985	1	20	x	
	<i>Pheidole rosae</i> Forel, 1901	2	3; 4	x	x
	<i>Pheidole</i> sp1	2	26	x	
	<i>Pheidole</i> sp2	1	13	x	
	<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	6	3; 13; 17; 21; 27	x	x
	<i>Sericomyrmex bondari</i> Borgmeier, 1937	1	16		x
	<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	55	1-7; 9; 12-13; 15-18; 20-28	x	x
	<i>Solenopsis</i> sp2	6	9; 24; 26	x	x
	<i>Solenopsis</i> sp3	3	24; 26	x	x
	<i>Strumigenys subdentata</i> Mayr, 1887	1	26	x	
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	3	3; 14; 26		x
Ponerinae	<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	1	3	x	
	<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	1	16		x

As variáveis influenciadas pela idade da restauração foram CAP médio das plantas, índice de área foliar (LAI) e profundidade média da serapilheira (Tabela 4). A idade da restauração e a riqueza de frutos influenciaram o número de interações de formigas e frutos

mensalmente. Apenas a idade influenciou a riqueza dessas interações (Tabela 5). O total de interações por área foi afetado por idade, CAP médio das plantas, índice de área foliar (LAI) e profundidade média da serapilheira (Tabela 5). Já a riqueza de interações por área teve influência das mesmas variáveis, exceto índice de área foliar (LAI) (Tabela 5).

A curva de rarefação de espécies de formigas por área não mostrou uma assíntota, exceto pela área restaurada 2004 (Figura 4). A riqueza observada e estimada das áreas encontra-se na tabela 6. As riquezas observadas de espécies de formigas representaram mais de 75% das riquezas esperadas para cada área. A curva de rarefação de interações por habitat também não apresentou uma assíntota (Figura 5). A riqueza de interações observadas nas áreas restauradas foi 36 interações e o estimado foi $47,15 \pm 6,71$. Já nas áreas de referência, o número observado foi 35 interações e o estimado foi $46,02 \pm 3,87$. Ou seja, as interações observadas representaram 76,35% e 76,05% do esperado nas áreas restauradas e de referência, respectivamente.

A rede das áreas restauradas teve conectância de 0,14 (Figura 6); e a rede de áreas de referência teve conectância de 0,15 (Figura 7). Quanto ao aninhamento, nas redes binárias, as redes das áreas restauradas e de referência foram aninhadas (NODF = 21,38 e 22,21, respectivamente; $p=0,02$). Já nas redes ponderadas, não houve aninhamento das redes, contudo a rede das áreas restauradas apresentou um resultado marginalmente significativo (Restaurada: $wNODF = 16,60$; $p = 0,07$; Referência: $wNODF = 17,21$; $p = 0,71$).

Em relação à modularidade, nas redes binárias nenhuma das redes apresentou modularidade significativa (Restaurada: $M = 0,51$; $p = 0,07$; Referência: $M = 0,54$; $p = 0,35$). Nas redes ponderadas, os valores da modularidade foram $Q = 0,46$ ($p = 0,12$) para rede das áreas restauradas e $Q = 0,36$ ($p = 0,36$) para rede das áreas de referência. Quanto à especialização, as redes tiveram especialização abaixo de 30% e sem diferir das redes nulas (Restaurada: $H_2' = 0,14$; $p = 0,57$; Referência: $H_2' = 0,29$; $p = 0,11$). A rede das áreas restauradas não diferiu da rede das áreas de referência quanto à aninhamento (NODF: $Z = -1,13$; $wNODF$: $Z = -1,59$), modularidade (M : $Z = -0,71$; Q : $Z = 0,69$) e especialização ($p = 0,15$) tanto nas redes binárias quanto nas redes ponderadas.

Tabela 4: Efeito da idade da restauração e habitat sobre variáveis bióticas e estruturais das áreas estudadas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: LAI = Índice de área foliar; CAP = Circunferência na altura do peito.

Variável resposta	Teste	Idade		Habitat		R ²
		Estatística	p-valor	Estatística	p-valor	
Profundidade da serapilheira	lm	F = 4,08	0,04	F = 1,94	0,16	0,60%
LAI	lm	F = 61,28	< 0,001	F = 29,45	< 0,001	27,80%
Riqueza de formigas	glm	Z = 0,69	0,49	Z = 1,33	0,18	15,14%
CAP	lm	F = 17,19	0,02	F = 3,24	0,16	87,19%
Densidade de plantas	lm	F = 0,07	0,81	F = 0,002	0,97	2,23%
Riqueza de plantas	glm	t = -1,75	0,18	t = -0,97	0,40	84,69%

Tabela 5: Resultados dos modelos lineares generalizados com distribuição quasipoisson mostrando o efeito das variáveis bióticas e estruturais estudadas sobre riqueza e abundância das interações entre formigas e diásporos encontradas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: N_frutos = Abundância de frutos; S_frutos = Riqueza de frutos; LAI = Índice de área foliar; CAP = Circunferência na altura do peito.

Modelo final	Estimativa	Erro Padrão	Estatística	p-valor	pseudo-R²
<i>Unidade amostral: mês / área</i>					
Numero_interacoes ~ idade + N_frutos	idade = 0,02	0,011	t = 2,03	0,046	12,47%
	N_frutos = 0,01	0,009	t = 1,36	0,178	
Numero_interacoes ~ S_frutos	S_frutos = 0,12	0,057	t = 2,02	0,045	6,12%
Riqueza_interacoes ~ idade	idade = 0,02	0,010	t = 2,28	0,026	7,22%
<i>Unidade amostral: área</i>					
Numero_interacoes ~ idade + serapilheira	idade = 0,02	0,002	t = 10,16	0,002	98,50%
	serapilheira = 0,64	0,129	t = 4,94	0,016	
Numero_interacoes ~ idade + LAI + CAP	idade = 0,02	0,004	t = 5,12	0,036	99,36%
	LAI = -0,48	0,130	t = -3,72	0,065	
	CAP = -0,07	0,012	t = -5,80	0,028	
Riqueza_interacoes ~ idade + serapilheira + LAI + CAP	idade = 0,04	0,003	t = 17,28	0,037	99,76%
	serapilheira = 2,87	0,154	t = 18,60	0,034	
	LAI = 1,06	0,093	t = 11,33	0,056	
	CAP = 0,31	0,017	t = 18,09	0,035	

Tabela 6: Riqueza observada e riqueza estimada por bootstrapping de espécies de formigas nas interações com frutos ao longo dos 12 meses de observações na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.

Área	Riqueza observada	Riqueza estimada	Erro padrão
Restauração 2004	4	4,52	0,83
Restauração 2008	8	10,34	2,17
Restauração 2010	5	6,41	1,49
Restauração 2013	8	10,34	1,86
Referência 1	7	9,11	1,71
Referência 2	8	8,99	0,84

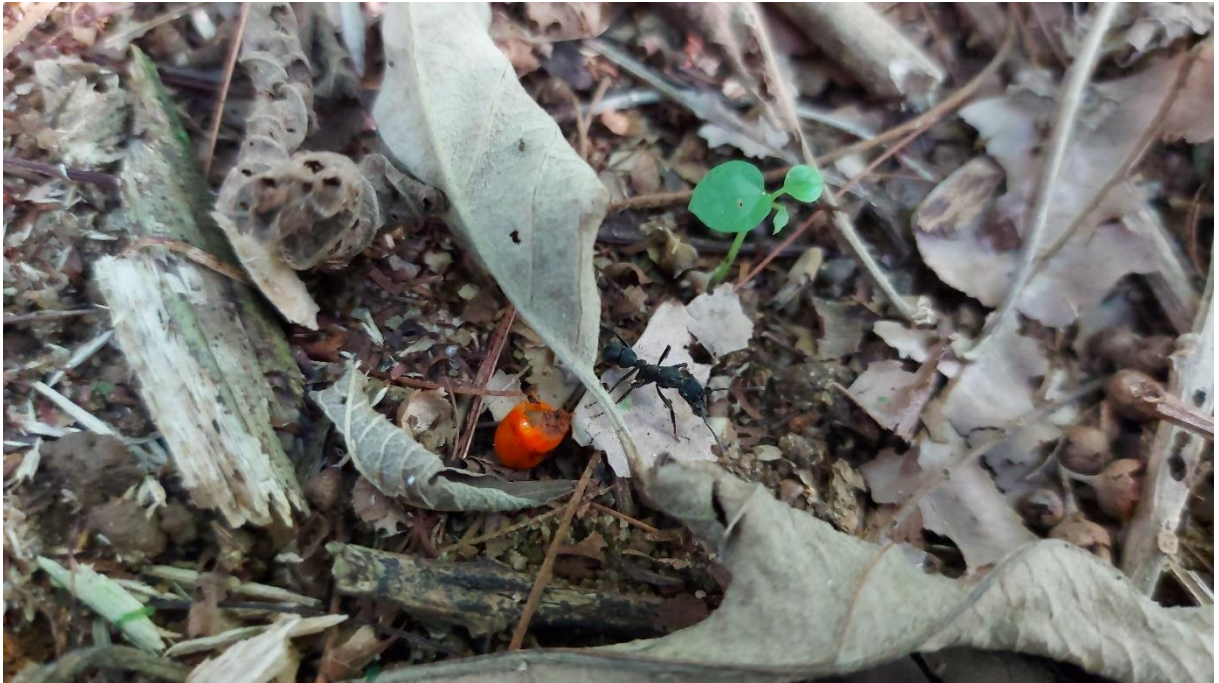


Figura 2 - *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 logo após interagir com fruto de *Aegiphila integrifolia* (Jacq.) Moldenke (Verbenaceae). A formiga removía pedaços da polpa do fruto.



Figura 3 - Formigas de *Solenopsis invicta* Buren, 1972 realizando a limpeza de fruto de *Elais guineenses* Jacq. (Arecaceae).

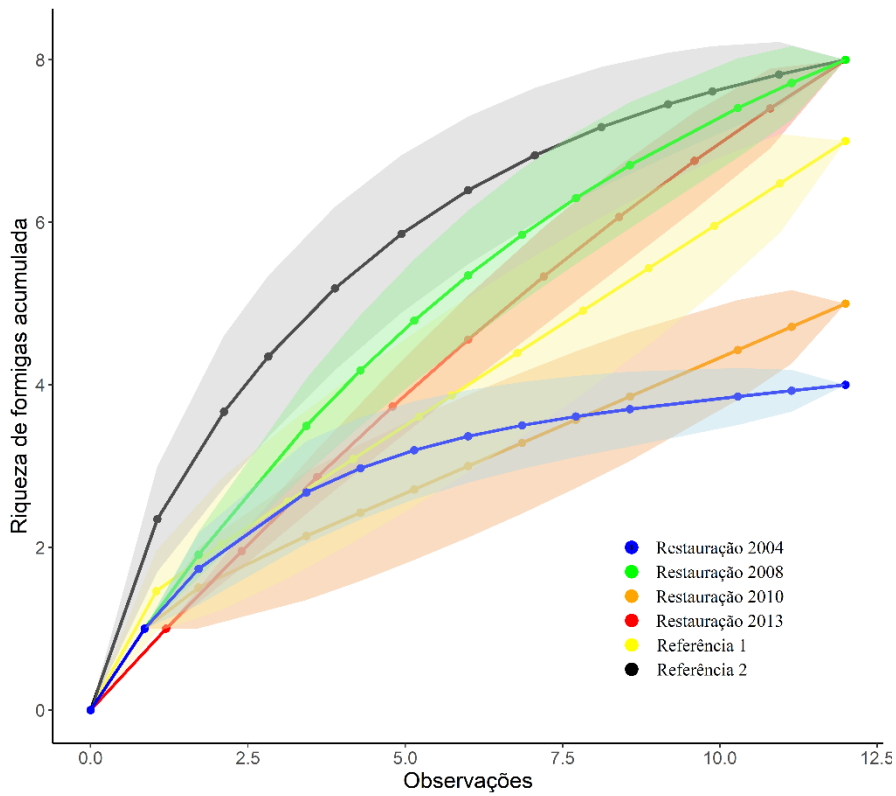


Figura 4 - Curva acumulada de espécies de formigas em cada área estudada ao longo dos 12 meses de observações de interações formiga-diásporo na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.

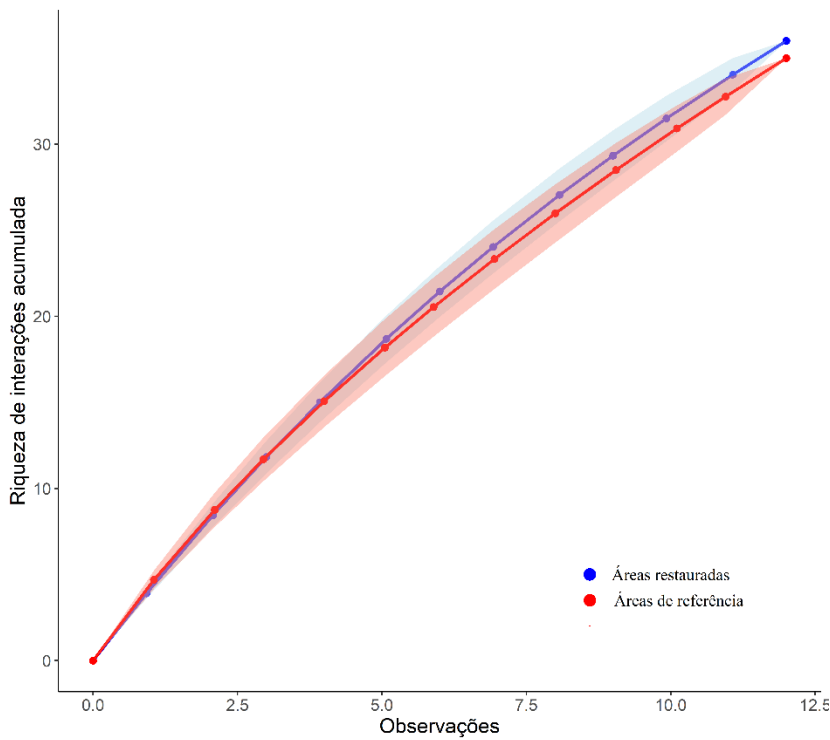


Figura 5 - Curva acumulada de interações formiga-diásporo por habitat ao longo dos 12 meses de observações na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.

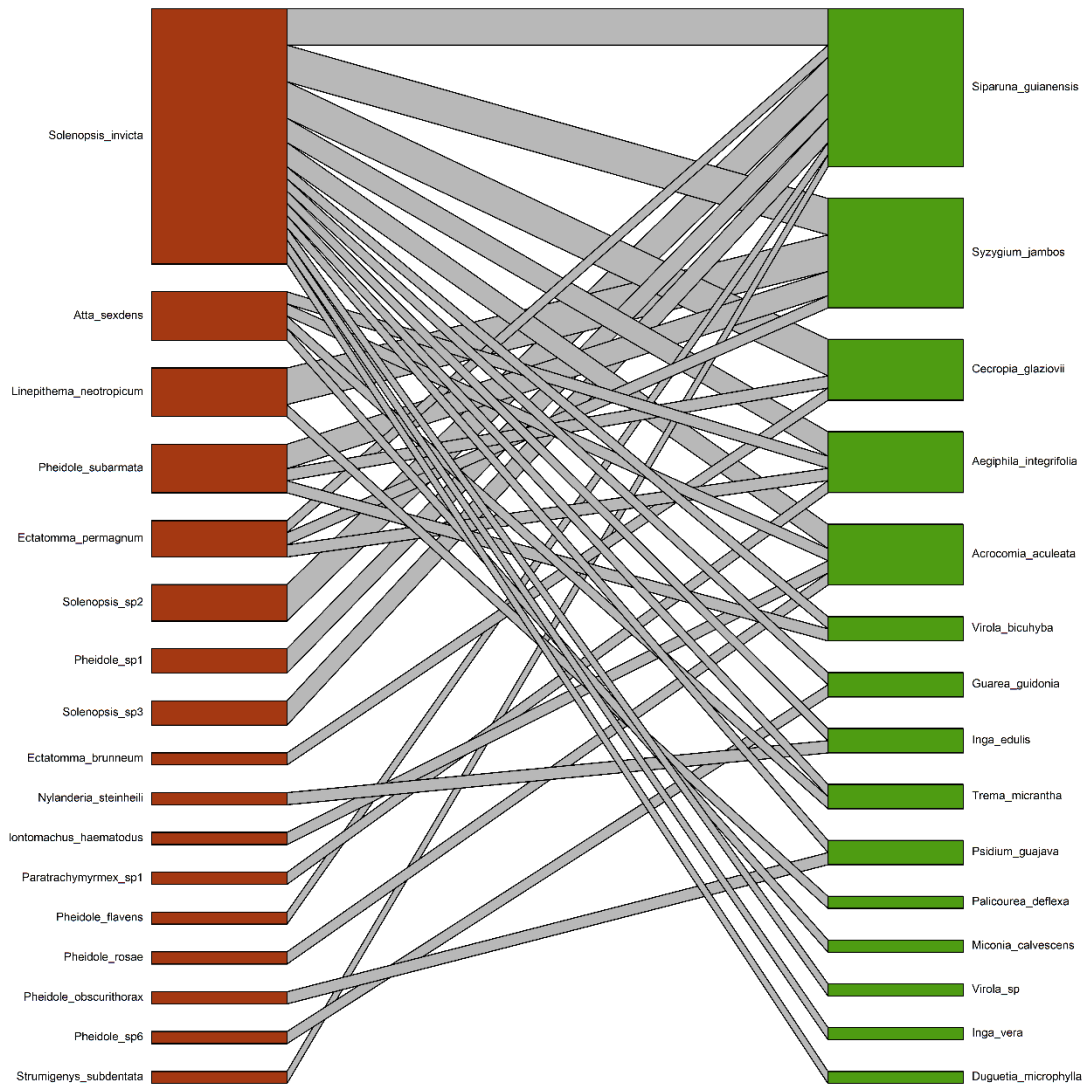


Figura 6 - Rede de interações entre formigas (lado esquerdo) e diásporos (lado direito) em áreas restauradas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. A espessura da linha representa a frequência de interação.

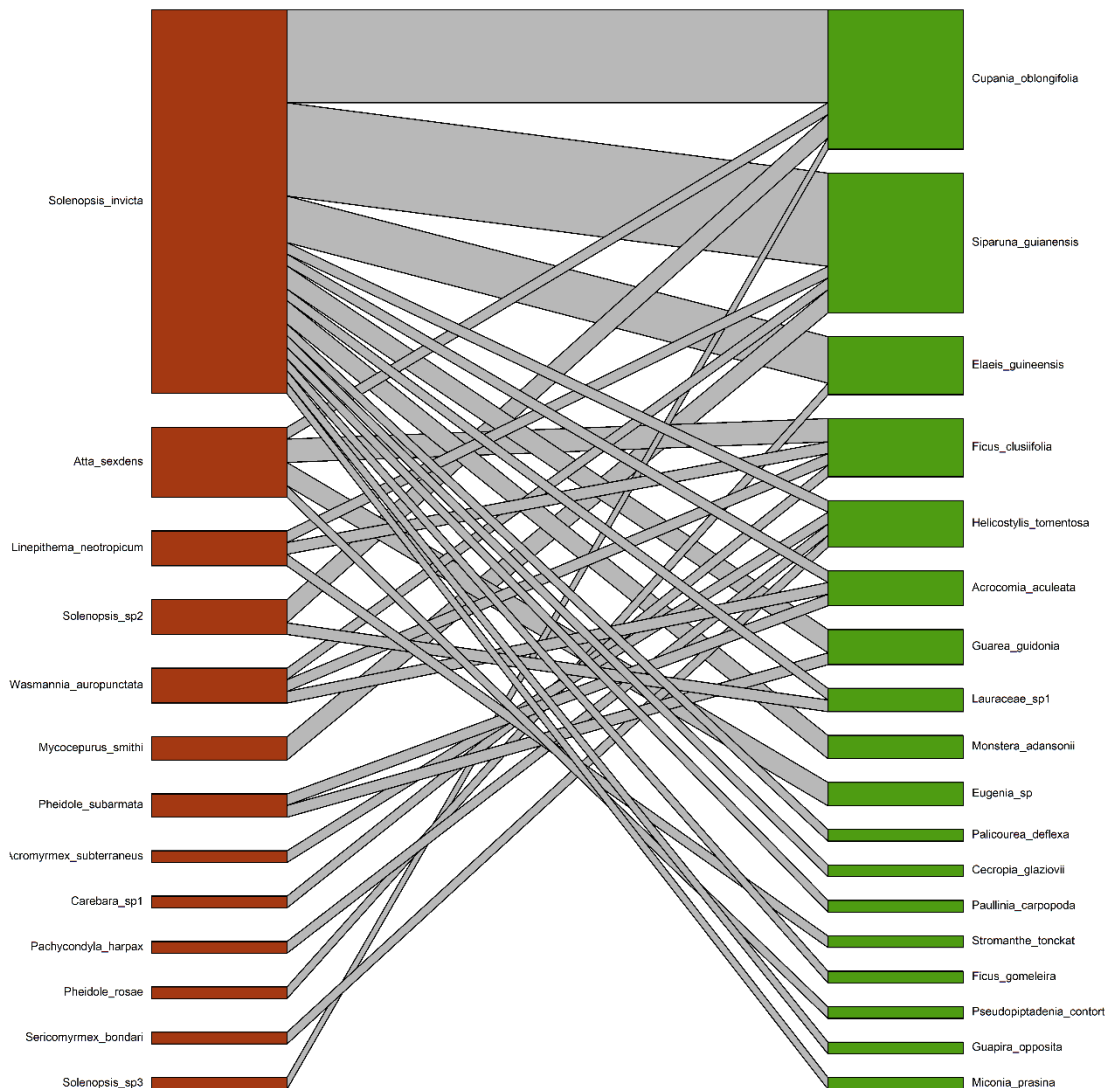


Figura 7 - Rede de interações entre formigas (lado esquerdo) e diásporos (lado direito) em áreas de referência na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. A espessura da linha representa a frequência de interação.

A robustez da rede à extinção de espécies de plantas em áreas restauradas foi 0,67; e para rede das áreas de referência foi 0,63. As espécies centrais de formigas na rede das áreas restauradas e áreas de referência foi apenas *Solenopsis invicta*. As espécies centrais de plantas das áreas restauradas foi apenas *Siparuna guianensis*; e na rede das áreas de referência foram *Cupania oblongifolia*, *Ficus clusiifolia*, *Helicostylis tomentosa* e *S. guianensis*.

6. DISCUSSÃO

Os resultados mostram um baixo número de interações entre formigas e diásporos na área de estudo, principalmente considerando áreas florestais (Pizo & Oliveira, 2000; Bieber *et al.*, 2013; Laviski *et al.*, 2021). O método de observação direta presente nos estudos citados leva a uma redução das observações, principalmente em relação às remoções, mas não foi limitante para realizar as análises necessárias. As áreas de referência apresentaram uma média de interações maior por área, com riqueza de plantas levemente maior e menor riqueza de espécies de formigas do que as áreas restauradas. A riqueza de frutos afetou positivamente o número de interações ao longo dos meses de observações. Idade das áreas, circunferência à altura do peito (CAP) das árvores e profundidade da serapilheira influenciaram o número de interações e a riqueza de interações em cada área, de acordo com a hipótese inicial. Ao contrário do esperado, redes das áreas restauradas e de referência não tiveram diferenças significativas em suas estruturas.

A curva de rarefação de espécies de formigas e de pares de interação não atingiu uma assíntota indicando que há mais espécies e interações possíveis de existir nas áreas e que um maior tempo de amostragem poderia ser indicado. No entanto, espécies e pares de interação observados representaram sempre mais de 75% do esperado para cada área e habitat. É importante ressaltar que nossas observações foram apenas no horário diurno, o que foi uma limitação desse estudo, e espécies e interações presentes no horário noturno não estão sendo contabilizadas. Contudo, as observações feitas foram suficientes para entender os padrões existentes nas redes de cada habitat e o efeito das variáveis sobre o número e riqueza de interações. Além disso, as interações e a composição de espécies de formigas interagindo vão estar limitadas pela disponibilidade e composição dos diásporos em cada mês de observação (Anjos *et al.*, 2018; Laviski *et al.*, 2021) e é comum essa baixa conectância nas interações.

As remoções representaram 10% do total de interações entre diásporos e formigas. Em áreas de floresta Atlântica, tem sido observado que remoções ocorrem em taxas menores que as interações de limpeza (Pizo & Oliveira, 2000; Laviski *et al.*, 2021); ao contrário do que ocorre em áreas de cerrado ou em áreas áridas com plantas mirmecocóricas (Leal *et al.*, 2007; Anjos *et al.*, 2018). Isso deve ocorrer devido à alta diversidade de recursos disponíveis ao longo do ano em áreas de floresta tropical (Basset *et al.*, 2012; Boyle & Bronstein, 2012). Contudo, a limpeza das sementes por formigas tem relevante importância para o processo de reprodução das plantas: ela favorece a germinação e diminui o ataque dos diásporos por fungos em diversas espécies de plantas (Pizo & Oliveira, 1998; Passos & Oliveira, 2002; Chistianini *et al.*, 2007; Camargo *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2019). Portanto, mesmo sem altas taxas de remoção as

formigas podem desempenhar um papel na regeneração da floresta, que pode ser avaliado em trabalhos futuros. Zwiener *et al.* (2012) mostrou que a taxa de remoção de diásporos por formigas aumenta com a idade da sucessão e florestas antigas apresentam as maiores taxas de remoção. Apesar das interações observadas consistirem basicamente de limpeza, as áreas de referência têm, em média, mais que o dobro do número de interações por área do que as áreas restauradas e podem ser mais beneficiadas com esse processo.

A riqueza de frutos favoreceu o aumento do número de interações, isso deve ser devido a riqueza e abundância de recursos favorecerem interações entre animais e plantas (García *et al.*, 2011; Chama *et al.*, 2013) e a diversidade de formigas responder à diversidade de recursos (Ribas *et al.*, 2003; Pearce-Duvet & Feener, 2010). Além disso, a idade da restauração, CAP e profundidade de serapilheira tiveram efeito sobre o número e riqueza de interações nas áreas. A idade possui influência direta sobre as demais variáveis. As áreas de referência, por terem maior tempo de recuperação, são áreas com maior cobertura do dossel, maior produtividade, maior produção de serapilheira e maior produção de frutos (Guariguata & Ostertag, 2001). Essas características favorecem um maior número e riqueza de interações com formigas. Já as áreas restauradas provavelmente ainda não atingiram um estágio de maior produtividade de frutos, o que limita o número de interações com dispersores (Wunderle-Jr, 1997; Holl, 1999; Pessoa *et al.*, 2017a), além da qualidade de frutos de espécies intolerantes à sombra é reduzida em paisagens com menor cobertura florestal (Pessoa *et al.*, 2017b).

As redes de interações formiga-diásporos foram pouco conectadas, sem modularidade significativa e com baixa especialização, resultado semelhante a outras redes de interação formigas-diásporos (Anjos *et al.*, 2018; Laviski *et al.*, 2021). As redes formiga-diásporos são formadas por interações oportunistas e generalistas no geral, dependendo muito da disponibilidade de diásporos (Anjos *et al.*, 2018). O aninhamento das redes só aconteceu nas redes binárias e não nas redes ponderadas, resultado similar ao que acontece em redes formigas-neotários extraflorais (Dáttilo *et al.*, 2014). No padrão aninhado, espécies menos interativas são subconjuntos das espécies mais interativas. Contudo, diversos fatores podem afetar a frequência de formigas em plantas / recursos e alterar a estrutura da rede e o padrão aninhado em redes ponderadas (Dáttilo *et al.*, 2014). A competição e a dominância de iscas (recursos) são comuns em estudos com formigas e afetam a estrutura das redes (Yanoviak & Kaspari, 2000; Blüthgen, 2010). Espécies de formigas mais competitivas devem dominar os diásporos mais atrativos a elas forçando espécies menos competitivas a optarem por outras espécies de plantas / diásporos, semelhante a processos de dominância em neotários extraflorais (Flores-Flores *et al.*, 2018).

Formigas poneromorfas são conhecidas por não serem dominantes e isso pode ter dificultado a visualização de interações com estas e as remoções realizada por este grupo. As redes formiga-plantas são muito mais complexas do que conhecido apenas com a literatura sobre redes binárias (Dáttilo *et al.*, 2014). Por isso, dados quantitativos são importantes para se compreender o nicho realizado das espécies (Fründ *et al.*, 2016).

Redes de áreas de referência e restauradas não diferiram quanto a aninhamento, modularidade e especialização. Ambas mantêm o padrão de interações generalistas e indicam, inicialmente, que as áreas restauradas estão no mesmo nível de recuperação do que as áreas de referência na área de estudo, apesar das limitações das áreas restauradas quanto à produção de frutos. As redes apresentaram alta robustez à remoção de plantas, com valores muito aproximados (acima de 0,60) entre redes de áreas de referência e restauradas. A ausência de diferenças na robustez entre área restaurada e não restaurada também foi encontrada em redes de polinização (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010). Isso deve ocorrer devido a redes não simbióticas serem mais redundantes e robustas (Dáttilo, 2012). A robustez das redes está associada à generalização e redundância, sendo o aninhamento usado como característica que confere robustez, pois espécies com poucas interações estão protegidas por estarem conectadas com espécies com muitas interações (Mello *et al.*, 2011; Dáttilo, 2012; Pocock *et al.*, 2012).

A ausência de diferenças na estrutura da rede de interações entre áreas restauradas e as áreas de referência demonstra que em cerca de 15 anos uma rede de interações pode ser semelhante a uma rede de áreas de 40 anos. Isso ressalta a contribuição da restauração para aumento de indicadores ecológicos de serviços ecossistêmicos (Shinamoto *et al.*, 2018). No entanto, um estudo comparando florestas de crescimento antigo na Mata Atlântica e florestas secundárias indicou que florestas secundárias podem levar um longo tempo, de 50 anos até várias centenas de anos, para recuperar a riqueza de espécies de formigas (Bihn *et al.*, 2008). Nossas áreas de referência são florestas secundárias de cerca de 40 anos. Podemos estar considerando interações limitadas pela riqueza e composição das formigas e a qualidade dessa interação pode ser baixa. Um ponto favorável ao sucesso da recuperação das interações formiga-diásporos na área de estudo é que o impacto sofrido pelas áreas de referência (corte seletivo) é menor e tende a recuperar mais rapidamente sua diversidade (Bihn *et al.*, 2008; Shinamoto *et al.*, 2018). A recuperação do processo de dispersão por formigas em áreas secundárias com histórico de perturbação é variada e pode depender do tipo de distúrbio (Buono *et al.*, 2023).

As áreas de referência apresentaram redes com mais plantas como espécies centrais, enquanto as áreas restauradas tiveram como única espécie central *S. guianensis*. *Siparuna guianensis* é uma espécie de árvore com frutos deiscentes que liberam sementes cobertas por um arilo atrativo a formigas, resultando em um amplo número de interações (Magalhães *et al.*, 2018). As espécies centrais nas áreas de referência são boas indicações para plantio em áreas a serem restauradas, já que as redes são robustas e estas espécies têm potencial maior para alcançar resultados eficientes (Pocock *et al.*, 2012). Além disso, *Cupania oblongifolia*, *Ficus clusiifolia* e *Helicostylis tomentosa* são espécies zoocóricas, sendo espécies desse tipo importantes para atrair diversos dispersores e aumentar o recrutamento nessas áreas (Sansevero *et al.*, 2011).

As redes de interação formigas-diásporos foram dominadas por *Solenopsis invicta* e *Atta sexdens*. Considerando as redes de áreas de referência e restauradas, a única espécie central foi *S. invicta*, uma espécie agressiva e dominante (Morrison, 2002; Ascunce *et al.*, 2011). A espécie está associada com ambientes ecologicamente perturbados (Ramalho *et al.*, 2022). A forte dominância dessa espécie sobre as interações formiga-diásporos pode indicar um ambiente perturbado e que ainda não conseguiu estabelecer relações importantes como relações com formigas dispersoras de alta qualidade (Leal *et al.*, 2014). Entretanto, a espécie tem potencial de prover serviços, como fertilização do solo dos ninhos ao aumentar nutrientes, o que pode favorecer o estabelecimento de plântulas (Moura, 2020). Outro indicativo dessa perturbação é a forte presença de *A. sexdens*, uma espécie de formiga cortadeira, muito associada a áreas perturbadas (Ribas *et al.*, 2012; Leal *et al.*, 2014). Essa espécie pode realizar a dispersão verdadeira de algumas espécies de plantas, podendo preda as sementes, já que as leva para o cultivo do fungo no ninho (Leal *et al.*, 2014). Contudo, a espécie costuma descartar muitos frutos ao redor da entrada dos ninhos, onde as sementes podem germinar e gerar novos indivíduos, com diferentes resultados após os ninhos serem abandonados (Christianini & Oliveira, 2009; Bieber *et al.*, 2011).

Nossos resultados demonstram que as áreas restauradas e de referência da área de estudo se encontram em estágios similares de recuperação das interações formiga-diásporos, com áreas de referência possuindo um maior número, em média, dessas interações. O histórico de impacto similar sobre as comunidades de formigas, a continuidade com a mata contínua e a dominância de espécies altamente generalistas são fatores que ajudam na similaridade entre as áreas. Contudo, a ocorrência das interações é influenciada pela idade da restauração e fatores estruturais da vegetação. A presença de poucas espécies centrais de plantas nas áreas

restauradas indicam a necessidade do uso de mais espécies de plantas zoocóricas e que possam ser dispersas por formigas e outros dispersores nessas áreas. Além disso, a dominância das interações por *S. invicta* e *A. sexdens* é um indicativo de que as áreas ainda precisam recuperar muito das interações possíveis entre formigas e diásporos. Portanto, é importante não apenas avaliar a recuperação da diversidade de espécies de formigas, mas também a recuperação dos serviços ecossistêmicos providos por elas.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSEN, A. N.; HOFFMANN, B. D.; MÜLLER, W. J. & GRIFFITHS, A. D. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. **Journal of Applied Ecology**, 39: 8-17, 2002. doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00704.x

ANDERSEN, A. N. Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. **Journal of Animal Ecology**, 88: 350–362, 2019. doi: 10.1111/1365-2656.12907

ANJOS, D.; DÁTTILO, W. & DEL-CLARO, K. Unmasking the architecture of ant – diaspore networks in the Brazilian Savanna. **PLoS ONE**, 13: e0201117, 2018. doi: 10.1371/journal.pone.0201117

ANJOS, D.; LEAL, L. C.; JORDANO, P. & DEL-CLARO, K. Ants as diaspore removers of non-myrmecochorous plants: a meta-analysis. **Oikos**, 129: 775–786, 2020. doi: 10.1111/oik.06940

ARNAN, X.; RODRIGO, A. & RETANA, J. Uncoupling the effects of shade and food resources of vegetation on Mediterranean ants: an experimental approach at the community level. **Ecography**, 30: 161–172, 2007. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04796.x

ASCUNCE, M. S.; YANG, C.-C.; OAKE, J.; CALCATERRA, L.; WU, W.-J.; SHIH, C.-J.; GOUDET, J.; ROSS, K. G. & SHOEMAKER, D. Global Invasion History of the Fire Ant *Solenopsis invicta*. **Science**, 331, 1066–1098, 2011. doi: 10.1126/science.1198734

BANKS-LEITE, C.; PARDINI, R.; TAMBOSI, L.R.; PEARSE, W.D.; BUENO, A.A.; BRUSCAGIN, R.T.; CONDEZ, T.H.; DIXO, M.; IGARI, A.T.; MARTENSEN, A. C. & METZGER, J. P. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, 345: 1041-1045, 2014. doi: 10.1126/science.1255768

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J. & OLESEN, J.M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **PNAS**, 100: 9383-9387, 2003. doi: 10.1073/pnas.1633576100

BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 38: 567–593, 2007. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818

BASSET, Y.; CIZEK, L.; CUÉNOUD, P.; DIDHAM, R. K.; GUILHAUMON, F.; MISSA, O.; NOVOTNY, V.; ØDEGAARD, F.; ROSLIN, T.; SCHMIDL, J.; TISHECHKIN, A. K.; WINCHESTER, N. N.; ROUBIK, D. W.; ABERLENC, H.-P.; BAIL, J.; BARRIOS, H.;

BRIDLE, J. R.; CASTAÑO-MENESES, G.; CORBARA, B.; ... LEPONCE, M. Arthropod diversity in a tropical forest. **Science**, 338: 1481–1484, 2012. doi: 10.1126/science.1226727

BENAYAS, J. M. R.; NEWTON, A. C.; DIAZ, A. & BULLOCK, J. M. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. **Science**, 325: 1121–1124, 2009. doi: 10.1126/science.1172460

BIEBER, A.G.D.; OLIVEIRA, M. A.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. & LEAL, I. R. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? **Austral Ecology**, 36: 220–232, 2011. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02141.x

BIEBER, A.G.D.; SILVA, P.S.D.; OLIVEIRA, O.S. Attractiveness of fallen fleshy fruits to ants depends on previous handling by frugivores. **Ecoscience**, 20: 85-89, 2013. doi: 10.2980/20-1-3573

BIHN, J.H.; VERHAAG, M.; BRÄNDLE, M. & BRANDL, R. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**, 141: 733-743, 2008. doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.028

BLÜTHGEN, N. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. **Basic and Applied Ecology**, 11: 185–195, 2010. doi:10.1016/j.baae.2010.01.001

BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F. & BLÜTHGEN, N. Measuring specialisation in species interaction networks. **BMC Ecology** 6: 1, 2006. doi: 10.1186/1472-6785-6-9

BOYLE, W. A. & BRONSTEIN, J. L. Phenology of tropical understory trees: Patterns and correlates. **Revista de Biologia Tropical**, 60: 1415–1429, 2012. doi: 10.15517/rbt.v60i4.2050

BULLOCK, J. M.; ARONSON, J.; NEWTON, A. C.; PYWELL, R. F. & REY-BENAYAS, J. M. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. **Trends in Ecology & Evolution**, 26: 541–549, 2011. doi: 10.1016/j.tree.2011.06.011

BUONO, C. M.; LOFASO, J.; SMISKO, W.; GERTH, C.; SANTARE, J. & PRIOR, K. M. Historical forest disturbance results in variation in functional resilience of seed dispersal mutualisms. **Ecology**, e3978, 2023. doi: 10.1002/ecy.3978

BURGOS, E.; CEVA, H.; PERAZZO, R. P. J.; DEVOTO, M.; MEDAN, D.; ZIMMERMANN, M. & MARÍA DELBUE, A. Why nestedness in mutualistic networks? **Journal of Theoretical Biology**, 249: 307–313, 2007. doi: 10.1016/j.jtbi.2007.07.030

- CAMARGO, P.H.S.A.; MARTINS, M.M.; FEITOSA, R.M. & CHRISTIANINI, A.V. Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. **Oecologia**, 181: 507-518, 2016. doi: 10.1007/s00442-016-3571-z
- CARDOSO, D. C.; SOBRINHO, T. G. & SCHOEREDER, J. H. Ant community composition and its relationship with phytophysiognomies in a Brazilian Restinga. **Insectes Sociaux**, 57: 293–301, 2010. doi: 10.1007/s00040-010-0084-3
- CARVALHO, R. L.; ANJOS, D. V.; FAGUNDES, R.; LUNA, P. & RIBEIRO, S. P. Similar topologies of individualbased plant-herbivorous networks in forest interior and anthropogenic edges. **Austral Ecology**, 46: 411-423, 2021. doi: 10.1111/aec.13001
- CHAMA, L.; BERENS, D. G.; DOWNS, C. T. & FARWIG, N. Habitat Characteristics of Forest Fragments Determine Specialisation of Plant-Frugivore Networks in a Mosaic Forest Landscape. **PLoS ONE**, 8: e54956, 2013. doi: 10.1371/journal.pone.0054956
- 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. doi: 10.1017/S0266467407004087
- 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**, 160: 735-745, 2009. doi: 10.1007/s00442-009-1349-2
- DÁTTILO, W. Different tolerances of symbiotic and nonsymbiotic ant-plant networks to species extinctions. **Network Biology**, 2: 127-138, 2012. doi: 10.0000/issn-2220-8879-networkbiology-2012-v2-0015
- DÁTTILO, W.; GUIMARÃES, P.R. & IZZO, T.J. Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. **Oikos**, 122: 1643-1648, 2013. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x
- DÁTTILO, W.; SÁNCHEZ-GALVÁN, I.; LANGE, D.; DEL-CLARO, K. & RICO-GRAY, V. Importance of interaction frequency in analysis of ant-plant networks in tropical environments. **Journal of Tropical Ecology**, 30: 165–168, 2014. doi: 10.1017/S0266467413000813
- DEL-CLARO, K.; LANGE, D.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M.; ANJOS, D.V.; CALIXTO, E.S. & DÁTTILO, W. The complex antplant relationship within tropical ecological networks. In DÁTTILO, W. & RICO-GRAY, V. (Eds), **Ecological Networks in the Tropics, An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth**, Berlin, Heidelberg: Springer, 2018, pp.59-71.

DEL-TORO, I.; RIBBONS, R. R.; PELINI, S. L. & FOREST, H. The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, 17: 133-146, 2012.

DERHÉ, M. A.; MURPHY, H.; MONTEITH, G. & MENÉNDEZ, R. Measuring the success of reforestation for restoring biodiversity and ecosystem functioning. **Journal of Applied Ecology**, 53: 1714–1724, 2016. doi: 10.1111/1365-2664.12728

DORMANN, C.F. & STRAUSS, R. Detecting modules in quantitative bipartite networks: the QuanBiMo algorithm. **Methods in Ecology & Evolution**, 5: 90–98, 2014. doi: 10.48550/arXiv.1304.3218

FLORES-FLORES, R. V.; AGUIRRE, A.; ANJOS, D. V.; NEVES, F. S.; CAMPOS, R. I. & DÁTILLO, W. Food source quality and ant dominance hierarchy influence the outcomes of ant-plant interactions in an arid environment. **Acta Oecologica**, 87: 13–19, 2018. doi: 10.1016/j.actao.2018.02.004

FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. **Gap Light Analyzer (GLA)**, Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 1999.

FRÜND, J.; MCCANN, K.S. & WILLIAMS, N.M. Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. **Oikos**, 125: 502-513, 2016. doi: 10.1111/oik.02256

GALLEGOS, S. C.; HENSEN, I. & SCHLEUNING, M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **Journal of Ecology**, 102: 659–666, 2014. doi: 10.1111/1365-2745.12226

GARCÍA, D.; ZAMORA, R. & AMICO, G. C. The spatial scale of plant-animal interactions: Effects of resource availability and habitat structure. **Ecological Monographs**, 81: 103–121, 2011. doi: 10.1890/10-0470.1

GARCIA, J. M.; BORDIGNON, A. M.; GONZAGA, G. S. & TOREZAN, J. M. D. Tree seedling responses to leaf-cutting ants herbivory in Atlantic Forest restoration sites. **Biotropica**, 52: 884-895, 2020. doi: 10.1111/btp.12808

GERLACH, J.; SAMWAYS, M. & PRYKE, J. Terrestrial invertebrates as bioindicators: An overview of available taxonomic groups. **Journal of Insect Conservation**, 17: 831–850, 2013. doi: 10.1007/s10841-013-9565-9

GRIFFITHS, H. M.; ASHTON, L. A.; WALKER, A. E.; HASAN, F.; EVANS, T. A.; EGGLETON, P. & PARR, C. L. Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. **Journal of Animal Ecology**, 87: 293–300, 2018. doi: 10.1111/1365-2656.12728

GUARIGUATA, M. R. & OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, 148: 185-206, 2001. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00535-1

GUIMARÃES-JR, P.R. & GUIMARÃES, P. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling & Software**, 21: 1512-1513, 2006. doi:10.1016/j.envsoft.2006.04.002

GUIMERÁ, R. & AMARAL, L.A.N. Cartography of complex networks: modules and universal roles. **Journal of Statistical Mechanics**, P02001: 1–13, 2005. doi:10.1088/1742-5468/2005/02/P02001

HOLL, K. D. & HOII, K. D. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, and Soil. **Biotropica**, 31: 229–242, 1999. doi: 10.1111/j.1744-7429.1999.tb00135.x

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Mapa físico do Estado do Rio de Janeiro**, 2009. Disponível em: < www.ibge.gov.br > Acesso em 14/04/2020.

KAISER-BUNBURY, C. N.; MUFF, S.; MEMMOTT, J.; MÜLLER, C. B. & CAFLISCH, A. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. **Ecology Letters**, 13: 442–452, 2010. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x

JORDANO, P. Sampling networks of ecological interactions. **Functional Ecology**, 30: 1883–1893, 2016. doi: 10.1111/1365-2435.12763

LAMB, D.; ERSKINE, P.D. & PARROTTA, J.A. Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. **Science**, 310: 1628-1632, 2012. doi: 10.1126/science.1111773

LAVISKI, B. F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J. & NUNES-FREITAS, A. F. Structure of ant-diaspore networks and their functional outcomes in a Brazilian Atlantic Forest. **Sociobiology**, 68, e7104, 2021. doi: 10.13102/SOCIOBIOLOGY.V68I3.7104

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. doi: 10.1093/aob/mcm017

LEAL, I.; WIRTH, R. & TABARELLI, M. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. **Biotropica**, 46: 516–528, 2014. doi: 10.1111/btp.12126

LEAL, L. C.; NETO, M. C. L.; 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, 2014. doi: 10.1007/s00442-013-2789-2

MAGALHÃES, V. B.; ESPÍRITOSANTO, N. B.; SALLES, L. F. P.; SOARES-JR, H. & OLIVEIRA, P. S. Secondary seed dispersal by ants in Neotropical cerrado savanna: species-specific effects on seeds and seedlings of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae). **Ecological Entomology**, 43: 665–674, 2018. doi:10.1111/een.12640

MAJER, J. D. Ants: Bio-Indicators of Minesite Rehabilitation, Land-Use, and Land Conservation. **Environmental Management**, 7: 375-383, 1983. doi: 10.1007/BF01866920

MAJER, J. D. Ant recolonisation of rehabilitated bauxite mines of Poços de Caldas, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 8: 97–108, 1992. doi: 10.1017/S0266467400006155

MARQUITTI, F.M.D.; GUIMARÃES-JR, P.R.; PIRES, M.M. & BITTENCOURT, L.F. MODULAR: Software for the Autonomous Computation of Modularity in Large Network Sets. **Ecography**, 37: 221-224, 2013. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x

MCCULLAGH, P. Quasi-likelihood functions. **Annals of Statistics**, 11: 59-67, 1983.

MELLO, M. A. R.; MARQUITTI, F. M. D.; GUIMARÃES, P. R.; KALKO, E. K. V.; JORDANO, P. & DE AGUIAR, M. A. M. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. **PloS ONE**, 6: e17395, 2011. doi: 10.1371/journal.pone.0017395

MORRISON, L. W. Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Ecology**, 83: 2337-2345, 2002.

MOURA, C.A.R. **Influência das formigas edáficas nas propriedades físicas, químicas e microbiológicas do solo em um gradiente de uso da terra**. Tese (Doutorado em Ciências do Solo). Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2020.

PASSOS, L. & OLIVEIRA, P.S. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, 90: 517-528, 2002. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00687.x

PASSOS, L. & OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 19: 261–270, 2003. doi: 10.1017/S0266467403003298

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. doi: 10.1007/s00442-004-1531-5

PEARCE-DUVET, J. M. C. & FEENER-JR, D. H. Resource discovery in ant communities : do food type and quantity matter ? **Ecological Entomology**, 35: 549–556, 2010. doi: 10.1111/j.1365-2311.2010.01214.x

PESSOA, M. S.; ROCHA-SANTOS, L.; TALORA, D. C.; FARIA, D.; MARIANO-NETO, E.; HAMBUECKERS, A. & CAZETTA, E. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. **Biotropica**, 49: 45–55, 2017. doi: 10.1111/btp.12359

PESSOA, M. S.; HAMBUECKERS, A.; BENCHIMOL, M.; ROCHA-SANTOS, L.; BOMFIM, J. A.; FARIA, D. & CAZETTA, E. Deforestation drives functional diversity and fruit quality changes in a tropical tree assemblage. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 28: 78–86, 2017. doi: 10.1016/j.ppees.2017.09.001

PIMM, S. L.; JENKINS, C. N.; ABELL, R.; BROOKS, T. M.; GITTLEMAN, J. L.; JOPPA, L. N.; RAVEN, P. H.; ROBERTS, C. M. & SEXTON, J. O. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. **Science**, 344: e1246752, 2014. doi: 10.1126/science.1246752

PIZO, M.A. & OLIVEIRA, P.S. (1998). Interactions 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. doi: 10.2307/2446536

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. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00623.x

POCOCK, M. J. O.; EVANS, D. M. & MEMMOTT, J. The robustness and restoration of a network of ecological networks. **Science**, 335: 973–977, 2012. doi: 10.1126/science.1214915

RAMALHO, M. DE O.; MENINO, L.; SOUZA, R. F.; KAYANO, D. Y.; ALVES, J. M. C.; HARAKAVA, R.; NAGATANI, V. H.; SILVA, O. G. M.; BUENO, O. C. & MORINI, M. S. C. Fire ants: What do rural and urban areas show us about occurrence, diversity, and

ancestral state reconstruction? **Genetics and Molecular Biology**, 45: e20210120, 2022. doi: 10.1590/1678-4685-gmb-2021-0120

RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H.; PIC, M. & SOARES, S. M. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. **Austral Ecology**, 28: 305-314, 2003. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x

RIBAS, C. R.; CAMPOS, R. B. F.; SCHMIDT, F. A. & SOLAR, R. R. C. Ants as indicators in Brazil: A review with suggestions to improve the use of ants in environmental monitoring programs. **Psyche**, 2012: id 636749, 2012. doi: 10.1155/2012/636749

RICO-GRAY, V. & OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2007.

SANSEVERO, J. B. B.; PRIETO, P. V.; MORAES, L. F. D. & RODRIGUES, P. J. F. P. Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic forest: Community structure, diversity, and dispersal syndromes. **Restoration Ecology**, 19: 379–389, 2011. doi: 10.1111/j.1526-100X.2009.00556.x

SHIMAMOTO, C.Y.; PADIAL, A.A.; ROSA, C.M. & MARQUES, M.C.M. Restoration of ecosystem services in tropical forests: A global meta-analysis. **PLoS ONE**, 13: e0208523, 2018. doi: 10.1371/journal.pone.0208523

SILVA, P.S.D.; BIEBER, A.G.D.; CORRÊA, M.M.; LEAL, I.R. Do Leaf-litter Attributes Affect the Richness of Leaf-litter Ants? **Neotropical Entomology**, 45: 542-547, 2011. doi: 10.1590/S1519-566X2011000500004

SILVA, B.F.; AZEVEDO, I.H.F.; MAYHÉ-NUNES, A.; BREIER, T. & NUNES-FREITAS, A.F. Ants promote germination of the tree *Guarea guidonia* by cleaning its seeds. **Floresta e Ambiente**, 26: e20180151, 2019. doi: 10.1590/2179-8087.015118

STRASSBURG, B.B.N.; BEYER, H.L.; CROUZEILLES, R.; IRIBARREM, A.; BARROS, F.; SIQUEIRA, M. F.; SÁNCHEZ-TAPIA, A.; BALMFORD, A.; SANSEVERO, J.B.B.; BRANCALION, P.H.S.; BROADBENT, E.N.; CHAZDON, R.L.; OLIVEIRA-FILHO, A.; GARDNER, T.A.; GORDON, A.; LATAWIEC, A.; LOYOLA, R.; METZGER, J.P.; MILLS, M.; POSSINGHAM, H.P.; RODRIGUES, R.R.; SCARAMUZZA, C.A.M.; SCARANO, F.R.; TAMBOSI, L. & URIARTE, M. Strategic approaches to restoring ecosystems can triple conservation gains and halve costs. **Nature Ecology & Evolution**, 3: 62-70, 2019. doi: 10.1038/s41559-018-0743-8

TIBCHERANI, M.; NACAGAVA, V. A. F.; ARANDA, R. & MELLO, R. L. Review of ants (Hymenoptera: Formicidae) as bioindicators in the Brazilian Savanna. **Sociobiology**, 65: 112–129, 2018. doi: 10.13102/sociobiology.v65i2.2048

VARGAS, A. B.; NUNES, A. J. M.; QUEIROZ, J. M.; SOUZA, G. O. & RAMOS, E. F. Efeitos de Fatores Ambientais sobre a Mirmecofauna em Comunidade de Restinga no Rio de Janeiro, RJ. **Neotropical Entomology**, 36: 28–37, 2007. doi: 10.1590/S1519-566X2007000100004

WUNDERLE JR., J. M. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. **Forest Ecology and Management**, 99: 223–235, 1997. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00208-9

YANOVIK, S.P. & KASPARI, M. Community structure and the habitat templet: Ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, 89: 259–266, 2000. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.890206.x

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: 933-942, 2012. doi: 10.15517/rbt.v60i2.4028

8. ANEXOS

Anexo 1 - Espécies de formigas amostradas nas áreas restauradas e de referência na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. A coluna interação mostra se a espécie foi encontrada nas interações com frutos (S) ou não (N).

Subfamília	Espécie	Interação	Restauração	Referência
Dolichoderinae	<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007	S	x	x
Dorylinae	<i>Eciton burchelli</i> (Westwood, 1842)	N	x	
	<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	N	x	x
	<i>Labidus praedator</i> (Smith, 1858)	N	x	
	<i>Nomamyrmex hartigii</i> (Westwood, 1842)	N	x	
Ectatomminae	<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, 1858	S	x	
	<i>Ectatomma permagnum</i> Forel, 1908	S	x	x
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	N	x	
	<i>Gnamptogenys</i> sp1	N	x	x
Formicinae	<i>Brachymyrmex admotus</i> Mayr, 1887	N	x	
	<i>Brachymyrmex</i> sp1	N	x	
	<i>Camponotus</i> sp1	N	x	
	<i>Camponotus</i> sp2	N	x	
	<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	N	x	
	<i>Nylanderia steinheili</i> (Forel, 1893)	S	x	
Myrmicinae	<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893)	S		x
	<i>Atta sexdens</i> (Forel, 1893)	S	x	x
	<i>Carebara urichi</i> (Wheeler, 1922)	N	x	
	<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	N	x	
	<i>Crematogaster carinata</i> Mayr, 1862	N	x	
	<i>Cyphomyrmex peltatus</i> Kempf, 1966	N		x
	<i>Cyphomyrmex</i> sp1	N	x	x
	<i>Mycocepurus goeldii</i> (Forel, 1893)	N	x	
	<i>Mycocepurus smithii</i> (Forel, 1893)	S	x	x
	<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863	S	x	x
	<i>Pheidole rosae</i> Forel, 1901	S	x	x
	<i>Pheidole sensitiva</i> Borgmeier, 1959	N	x	
	<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	S	x	x
	<i>Pheidole</i> sp1	S		x
	<i>Pheidole</i> sp9	N	x	
	<i>Pheidole</i> sp11	N	x	x
	<i>Rogeria blanda</i> (Smith, 1858)	N	x	
	<i>Rogeria scobinata</i> Kugler, 1994	N	x	
	<i>Sericomyrmex mayri</i> Forel, 1912	N		x
	<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	S	x	x
	<i>Solenopsis</i> sp2	S	x	x
	<i>Solenopsis</i> sp3	S	x	x

	<i>Strumigenys denticulata</i> Mayr, 1887	N	x	x
	<i>Strumigenys eggersi</i> Emery, 1890	N	x	
	<i>Strumigenys</i> sp1	N	x	
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	S	x	x
Ponerinae	<i>Centromyrmex brachycola</i> (Roger, 1861)	N	x	
	<i>Centromyrmex</i> sp.	N	x	
	<i>Hypoponera</i> sp1	N		x
	<i>Hypoponera</i> sp2	N	x	
	<i>Hypoponera</i> sp3	N	x	
	<i>Hypoponera</i> sp4	N	x	
	<i>Neoponera verenea</i> Forel, 1922	N	x	
	<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905	N	x	
	<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	S	x	x

CAPÍTULO II

Interações formigas-frutos artificiais em áreas de restauração e áreas secundárias na Mata Atlântica

1. RESUMO

A dispersão de sementes por formigas – chamada mirmecocoria – ocorre através da atração das formigas por recursos energéticos em estruturas chamadas de elaiossomo presentes na semente. Frutos artificiais imitando a composição lipídica e protéica dos elaiossomos são utilizados em diversos estudos como forma de avaliação mais rápida e prática das interações entre formigas e frutos. A dispersão por formigas em áreas restauradas pode indicar o sucesso da regeneração e a recuperação desse serviço ecossistêmico. Fatores estruturais como abertura do dossel e profundidade da serapilheira podem afetar essas interações e se diferenciam em habitats restaurados e de referência. O objetivo do estudo foi comparar as interações e remoções de frutos artificiais por formigas em habitats restaurados e de referência, verificando o efeito da abertura do dossel, da profundidade da serapilheira e da idade da restauração nesses processos, e a composição das espécies de formigas e as espécies indicadoras em cada habitat. As interações foram observadas em quatro áreas restauradas e duas áreas de referência na Reserva Ecológica Guapiaçu, Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro. Cada área teve quatro transectos de 200 m estabelecidos, totalizando 800 m por área. Os frutos artificiais foram distribuídos em estações com 5 frutos a cada 20 m, totalizando 10 estações por transecto e 40 estações por área. As interações foram observadas após uma hora da disponibilização dos frutos. Foram observadas 251 interações com 23 espécies de formigas e um total de 103 remoções dos frutos artificiais. A riqueza de espécies por estação não foi afetada por habitat, idade da restauração, abertura do dossel nem profundidade da serapilheira. O mesmo resultado foi encontrado para remoção dos frutos artificiais. A composição de espécies de formigas foi diferente entre áreas restauradas e áreas de referência. A composição diferente entre os habitats está de acordo com o esperado já que as áreas estão em estágios de sucessão diferentes. A espécie mais frequente interagindo com frutos artificiais no habitat de referência foi *Wasmannia auropunctata* e no habitat restaurado foram *Pheidole subarmata* e *Atta sexdens*. A remoção representou cerca de 10% do total de frutos disponíveis e se assemelha às taxas de remoção encontradas em outros estudos na Mata Atlântica. As interações podem estar limitadas pela comunidade em recuperação e pela forte dominância de algumas espécies. A ausência de diferenças de riqueza de espécies e remoção entre habitats indica que o processo ecológico está se recuperando. Frutos artificiais se mostraram um bom método para avaliar de forma rápida a execução do serviço de dispersão por formigas, contudo é necessário analisar etapas subsequentes da dispersão e avaliar suas diferenças para confirmar a recuperação do serviço ecológico.

Palavras-chave: interações formigas-frutos artificiais; dispersão por formigas; restauração ecológica

2. ABSTRACT

The dispersal of seeds by ants – called myrmecochory – occurs by the attraction of ants for energy resources in the seed called elaiosome. Artificial fruits imitating the lipid and protein composition of elaiosomes are used in several studies as a way of faster and more practical evaluation of the interactions between ants and fruits. Dispersal by ants in restored areas may indicate the success of regeneration and recovery of this ecosystem service. Structural factors such as canopy opening and litter depth can affect these interactions and differ in restored and reference habitats. The objective of the study was to compare the interactions and removal of artificial fruits by ants in restored and reference habitats, verifying the effect of canopy opening, litter depth and restoration age on these processes, and the composition of ant species and indicator species in each habitat. Interactions were observed in four restored and two reference areas in the Guapiaçu Ecological Reserve, Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro. Each area had four 200 m transects established, totaling 800 m per area. The artificial fruits were distributed in stations with 5 fruits every 20 m, totaling 10 stations per transect and 40 stations per area. The interactions were observed one hour after the fruits were available. We observed 251 interactions with 23 ant species and a total of 103 removals of artificial fruits. Species richness per station was not affected by habitat, restoration age, canopy opening or litter depth. The same result was found for the removal of artificial fruits. Species composition was different between restored and reference areas. The most frequent species interacting with artificial fruits in the reference habitat was *Wasmannia auropunctata* and in the restored habitat were *Pheidole subarmata* and *Atta sexdens*. Removal represented about 10% of the total available fruits and is similar to the removal rates found in studies in the Atlantic Forest. The different composition between the habitats is in line with what was expected since the areas are in distinct successional stages. Interactions may be limited by the recovering community and the strong dominance of some species. The absence of differences in species richness and removal between habitats indicates that the ecological process is being recovered. Artificial fruits proved to be a good method to quickly evaluate the performance of the dispersion service by ants, however it is necessary to analyze subsequent stages of dispersion and evaluate their differences to confirm the recovery of the ecological service.

Keywords: interactions ants-artificial fruits; dispersal by ants; ecological restoration

3. INTRODUÇÃO

Formigas interagem com diásporos promovendo a dispersão de sementes, em um processo que confere diversas vantagens às plantas como distanciamento de zona de alta mortalidade e dispersão a sítios favoráveis à germinação e recrutamento (Giladi, 2006; Rico-Gray & Oliveira, 2007). A remoção de sementes por formigas é conhecida como mirmecocoria e diásporos mirmecocóricos verdadeiros possuem um elaiossomo rico em lipídios, que atraem e fornecem recursos energéticos às formigas (Lengyel *et al.*, 2010). A mirmecocoria verdadeira ocorre em ambientes áridos, como savanas, caatinga brasileira, regiões da Austrália e África do Sul e regiões temperadas no Mediterrâneo e América do Norte (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Lengyel *et al.*, 2010; Leal *et al.*, 2015). Em ambientes como a Mata Atlântica temos algumas espécies de plantas com diásporos mirmecocóricos, como espécies da família Euphorbiaceae (Passos & Ferreira, 1996), e diversas interações com espécies consideradas não-mirmecocóricas (Pizo & Oliveira, 2000; Passos & Oliveira, 2003).

Um método atualmente utilizado para avaliar de forma mais rápida a interação das formigas com diásporos e a remoção destes tem sido o uso de frutos artificiais (Bieber *et al.*, 2014; Luna & Dáttilo, 2018). Os frutos artificiais contêm uma composição altamente lipídica e representam diásporos mirmecocóricos (Bieber *et al.*, 2014). A simplicidade do método facilita o estudo das interações com formigas de forma mais prática e rápida. Na Mata Atlântica, Bieber *et al.* (2014) mostrou que áreas não perturbadas apresentam maior riqueza de espécies de formigas por estação e maior taxa de remoção dos “frutos” do que áreas fragmentadas. No referido estudo, um total de 51 espécies de formigas foram atraídas para os frutos artificiais (Bieber *et al.*, 2014).

Além do próprio recurso disponível, a estrutura da comunidade florestal poderá influenciar a riqueza das espécies de formigas nas interações e, de forma indireta, como estas irão encontrar e interagir com os frutos artificiais. Número de árvores e profundidade de serapilheira já mostraram ser influentes nas interações de formigas com frutos artificiais (Raimundo *et al.*, 2004). Áreas com maior número de árvores apresentaram maior limpeza dos frutos enquanto áreas com menor profundidade de serapilheira apresentaram maior remoção dos frutos (Raimundo *et al.*, 2004). Por outro lado, a abertura do dossel é uma importante variável nas comunidades biológicas florestais, influenciando também a composição de espécies de formigas (Andersen, 2019). Áreas com maior abertura do dossel permitem uma maior entrada de luz até estratos mais inferiores da floresta, afetando a temperatura do solo, além da composição de espécies de plantas do sub-bosque (Andersen, 2019).

Áreas restauradas representam uma realidade em progresso em áreas de Mata Atlântica (Sansevero *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2013; Lameira *et al.*, 2019). Áreas restauradas recentemente têm uma estrutura vegetal menos desenvolvida e isso pode afetar a diversidade de espécies animais, incluindo formigas (Bihn *et al.*, 2008; Dehré *et al.*, 2016; Casimiro *et al.*, 2019). Conforme a restauração se estabelece, a copa das árvores se fecha, diminui a entrada de luz e ocorre uma substituição de espécies vegetais, permitindo o estabelecimento de novas espécies da fauna também (Pereira *et al.*, 2013; Dehré *et al.*, 2016; Lameira *et al.*, 2019). Em áreas em estágio avançado de regeneração, a entrada de luz até o solo é menor, com maior riqueza de espécies de plantas e maior acúmulo de serapilheira.

Os objetivos foram comparar as interações e remoções de frutos artificiais por formigas em áreas restauradas e áreas de referência, verificando o efeito da abertura do dossel e da profundidade da serapilheira nesses processos, e a composição das espécies de formigas e as espécies indicadoras em cada área. Nossa hipótese é que áreas de referência terão maior riqueza de interações e remoções devido ao estágio avançado de desenvolvimento da comunidade do que áreas restauradas. Menor abertura do dossel e maior quantidade de serapilheira estariam associados a uma comunidade vegetal já estabelecida e mais rica em recursos, portanto, é esperado que exista maior riqueza de interações com os frutos artificiais nessas condições, além de composições de espécies diferentes em cada área.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

A Reserva Ecológica do Guapiaçu (REGUA) possui área de 7380 ha e localiza-se na comunidade agrícola de Guapiaçu, município de Cachoeiras de Macacu, RJ, Brasil. A REGUA encontra-se no bioma Mata Atlântica e possui remanescentes florestais em estado primário e secundário de conservação. A área apresenta formações de floresta ombrófila densa (FOD) com diferentes altitudes e relevo variado, com topografia do plano ao escarpado e presença de afloramentos rochosos (IBGE, 2009). O clima da região é tropical com verões chuvosos e invernos secos. A REGUA é uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) desde 2013 e desde 2004 são realizados plantios de árvores com o objetivo de restaurar áreas da reserva. Áreas recentemente restauradas são tratadas com formicidas para impedir a atuação de formigas cortadoras de folhas (*Atta* e *Acromyrmex*) nos primeiros anos.

4.2. Amostragem

Neste estudo foram utilizadas quatro áreas restauradas com idades que variaram de 8 a 17 anos (plantios em 2004, 2008, 2010 e 2013) e duas áreas de floresta secundária em condições similares de altitude e relevo às áreas restauradas (Figura 1). As áreas de floresta secundária possuem histórico de corte seletivo – apenas algumas árvores eram cortadas para abrir caminho nas trilhas -, cultivo de algumas culturas como bananeiras e têm cerca de 40 anos de regeneração. A partir desse momento, estas serão chamadas de áreas de referência. As áreas estavam distantes entre si, no mínimo, por 300 m. Em cada área selecionada foram estabelecidos quatro transectos paralelos com comprimento de 200 m, distantes entre si cerca de 20 m. Foi necessária a divisão dos transectos, pois as áreas restauradas apresentam formatos variados e tamanhos pequenos, em geral (Tabela 1). Os transectos foram adaptados ao formato de cada área, de forma a estarem inseridos totalmente dentro da área restaurada.

Os frutos artificiais foram feitos com miçangas de 4 mm representando as sementes cobertas por uma polpa composta por 75% de gordura vegetal, 7% de caseína, 5% de maltodextrina, 4,8% de frutose, 4,7% de glicose, 3% de carbonato de cálcio e 0,5% de sacarose, representando diásporos mirmecócóricos semelhantes aos encontrados na Mata Atlântica (Bieber *et al.*, 2014). Os frutos artificiais após preparados pesaram em média 0,157 g (n = 1000). Os frutos artificiais foram distribuídos em cada área, a cada 20 m, totalizando 10 amostras por transecto e 40 amostras em cada área. Cada estação de amostragem consistiu em um papel branco de cerca de 10 x 10 cm com 5 frutos artificiais cada. Os frutos artificiais eram distribuídos pelos transectos e observados após 1h da exposição. As observações ocorreram entre 09:30h e 17:00h. As espécies de formigas encontradas interagindo foram coletadas e, posteriormente montadas e identificadas em laboratório. Foi registrado se a interação ocorria por remoção, remoção de pedaços ou consumo local (pequenos pedaços e/ou líquidos). Os frutos artificiais removidos em cada ponto foram contados. Foram consideradas remoção qualquer retirada do fruto além da borda do papel de cada estação. Todo material encontrado foi recolhido ao término das observações.

A profundidade da serapilheira e abertura do dossel foram medidas também de 20 m em 20 m em cada transecto nos mesmos pontos, totalizando 40 pontos de amostragem por área. A profundidade da serapilheira foi medida com uma régua milimetrada. A abertura do dossel foi calculada através de fotos hemisféricas com lente Canon 10mm EF-S f/4.5 feitas na altura de 1m do solo em direção ao norte. As fotos foram analisadas através do programa GAP Light Analyzer 2.0 (Frazer *et al.*, 1999).



Figura 1 - Mapa da região de Cachoeiras de Macacu, no Rio de Janeiro, onde se localiza a Reserva Ecológica Guapiaguá. Os pontos representam as seis áreas de amostragem: quatro áreas restauradas e duas áreas de referência.

Tabela 1: Características das áreas selecionadas na Reserva Ecológica Guapiaguá, Cachoeiras de Macacu, RJ, para amostragem das interações entre formigas e frutos artificiais.

Área	Ano de plantio	Idade	Tamanho	Espaçamento	Caracterização
R2004	2004	16	3,45 ha	3 x 4	Contínua com demais áreas restauradas, lateral próxima (ca 50 m) de plantação.
R2008	2008	12	9,90 ha	3 x 4	Contínua com demais áreas restauradas, uma parte em contínuo com lagos.
R2010	2010	10	9,50 ha	3 x 2	Contínua com demais áreas restauradas e floresta.
R2013	2013	7	50,00 ha	3 x 2	Contínua com floresta.
M1	-	-	-	-	Contínua com floresta, lateral próxima (ca 50 m) de pastagem.
M2	-	-	-	-	Contínua com floresta.

4.3. Análises estatísticas

Foram feitos modelos lineares generalizados (glm) para testar se a riqueza de formigas e a remoção em cada estação com frutos artificiais variaram entre as áreas de habitat de referência e restaurados com cada ponto amostral como uma réplica. Os modelos tiveram como variáveis preditoras o habitat, a idade das áreas, a profundidade da serapilheira e abertura do dossel com distribuição de Poisson (ou quasipoisson quando foram precisos ajustes). No caso dos modelos de remoção dos frutos artificiais, devido ao alto número de zeros, foram feitos modelos com ajustes para inflação de zeros através da função ‘*glmmTMB*’ no pacote “*glmmTMB*”. Foram testados modelos com família Poisson, binomial negativa e hurdle. Foi utilizado o modelo que mais diminuiu a inflação dos zeros. Esses modelos geram resultados do modelo condicional e modelo com inflação de zeros. O R^2 dos modelos foi calculado através da função ‘*rsq.kl*’ no pacote “*rsq*”. Foi realizada a curva de rarefação de espécies de formigas para cada área estudada, com presença/ausência das espécies de formigas encontradas em cada amostra. Estimamos a riqueza de espécies de formigas através de bootstrapping.

Para testar se a composição de espécies variava entre as áreas os dados de composição foram agrupados pelos transectos em cada área, com cada transecto sendo considerado uma réplica. Devido a proximidade dos transectos nas áreas, eles possuem mais facilidade em ter composição de espécies igual. Entretanto o seu uso como réplica permite ter repetições dentro de cada área para analisar e comparar a composição das diferentes áreas. Considerando que é inviável utilizar as amostras como réplicas, já que estas possuem número muito limitado de espécies devido a dominância das espécies de formigas nas iscas. O teste foi realizado através de Permanova, com habitat, idade, profundidade da serapilheira e abertura do dossel como variáveis preditoras. A visualização foi realizada através de NMDS com distância de Bray-Curtis. As espécies de cada habitat foram analisadas com a função ‘*multipatt*’ no pacote “*indicspecies*” para seleção das espécies indicadoras de cada ambiente, ou seja, aquelas que interagiram com mais frequência com frutos artificiais. Na análise foi indicada a matriz com espécies de formigas por transecto de cada área e definido o habitat para separação das espécies indicadoras.

5. RESULTADOS

Foram amostradas 251 interações entre 23 espécies de formigas e frutos artificiais e um total de 103 remoções (Tabela 2). Abertura de dossel ($t = -0,22$; $p = 0,82$), profundidade de

serapilheira ($t = -1,15$; $p = 0,25$) e idade das áreas ($t = 0,73$; $p = 0,46$) não apresentaram efeito sobre a riqueza de espécies de formigas nas estações experimentais. Além disso, o habitat restaurado não diferiu do habitat de referência na riqueza média de espécies de formigas por estação experimental ($t = 0,70$; $p = 0,48$; Figura 2). A remoção dos frutos artificiais não foi influenciada por abertura do dossel, profundidade de serapilheira, idade das áreas ou habitat tanto no modelo condicional (Abertura do dossel: $z = -0,65$; $p = 0,51$; Serapilheira: $z = -1,04$; $p = 0,30$; Idade: $z = -1,35$; $p = 0,18$) quanto no modelo com inflação de zeros (Abertura do dossel: $z = -0,54$; $p = 0,59$; Serapilheira: $z = 1,20$; $p = 0,23$; Idade: $z = -1,15$; $p = 0,25$). O habitat restaurado não diferiu do habitat de referência na remoção dos frutos artificiais nem no modelo condicional ($z = -0,61$; $p = 0,54$), nem no modelo com inflação de zeros ($z = -1,44$; $p = 0,15$; Figura 3).

As curvas de rarefação de espécies de formigas nos frutos artificiais por área ficaram próximas de atingir uma assíntota, exceto pela área restaurada em 2008 (Figura 4). As riquezas observadas e estimadas em cada área se encontram na tabela 3. As riquezas observadas de espécies de formigas representaram mais de 80% das riquezas esperadas para cada área.

A composição de espécies nas áreas não foi afetada por abertura do dossel ($F = 0,89$; $R^2 = 0,03$; $p = 0,49$), nem por profundidade de serapilheira ($F = 1,25$; $R^2 = 0,05$; $p = 0,27$), nem por idade das áreas ($F = 1,36$; $R^2 = 0,05$; $p = 0,23$). O habitat influenciou a composição das espécies de formigas nas áreas ($F = 3,57$; $R^2 = 0,14$; $p = 0,01$; Figura 5). A espécie indicadora do habitat de referência foi *Wasmannia auropunctata*. As espécies indicadoras do habitat restaurado foram *Pheidole subarmata* e *Atta sexdens* (Figura 6).

Tabela 2: Espécies de formigas interagindo com frutos artificiais e seus comportamentos observados nas áreas nativas e reflorestadas da REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ.

Espécies	Áreas	Comportamento	Frequência
<i>Acromyrmex</i> sp1	M1	Remoção	1
<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	2008; 2010; 2013	Remoção	12
<i>Brachymyrmex</i> sp1	M2; 2008	Consumo local	2
<i>Crematogaster</i> sp1	2004	Consumo local	1
<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, 1858	2013	Remoção	1
<i>Ectatomma permagnum</i> Forel, 1908	M1; M2; 2004; 2010; 2013	Remoção; Remoção de pedaços	12
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1884	2004	Consumo local	1
<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007	M1; M2; 2004; 2008; 2010; 2013	Consumo local; Remoção de pedaços	15
<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)	M2	Remoção	1
<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	2008; 2010; 2013	Consumo local	4
<i>Nylanderia steinheili</i> (Forel, 1893)	2008	Consumo local	1
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	2008; 2010	Remoção de pedaços	2
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	M1; M2; 2004; 2008; 2010	Remoção; Remoção de pedaços	7
<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863	2008	Consumo local	4
<i>Pheidole obscurithorax</i> Naves, 1985	M2; 2004; 2008; 2013	Consumo local - com alto recrutamento e limpeza	6
<i>Pheidole rosae</i> Forel, 1901	M1; M2; 2004; 2010; 2013	Consumo local - com alto recrutamento e limpeza	8
<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	M1; M2; 2004; 2008; 2010; 2013	Consumo local - com alto recrutamento e limpeza	47
<i>Pheidole</i> sp9	2004; 2008; 2013	Consumo local	5
<i>Pheidole</i> sp10	2008	Consumo local	2
<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	M1; M2; 2004; 2008; 2010; 2013	Consumo local - com alto recrutamento e limpeza	96
<i>Solenopsis</i> sp2	2013	Consumo local	1
<i>Solenopsis</i> sp3	M1; 2004; 2008; 2010; 2013	Consumo local	11
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	M2; 2008	Consumo local - com alto recrutamento e limpeza	10

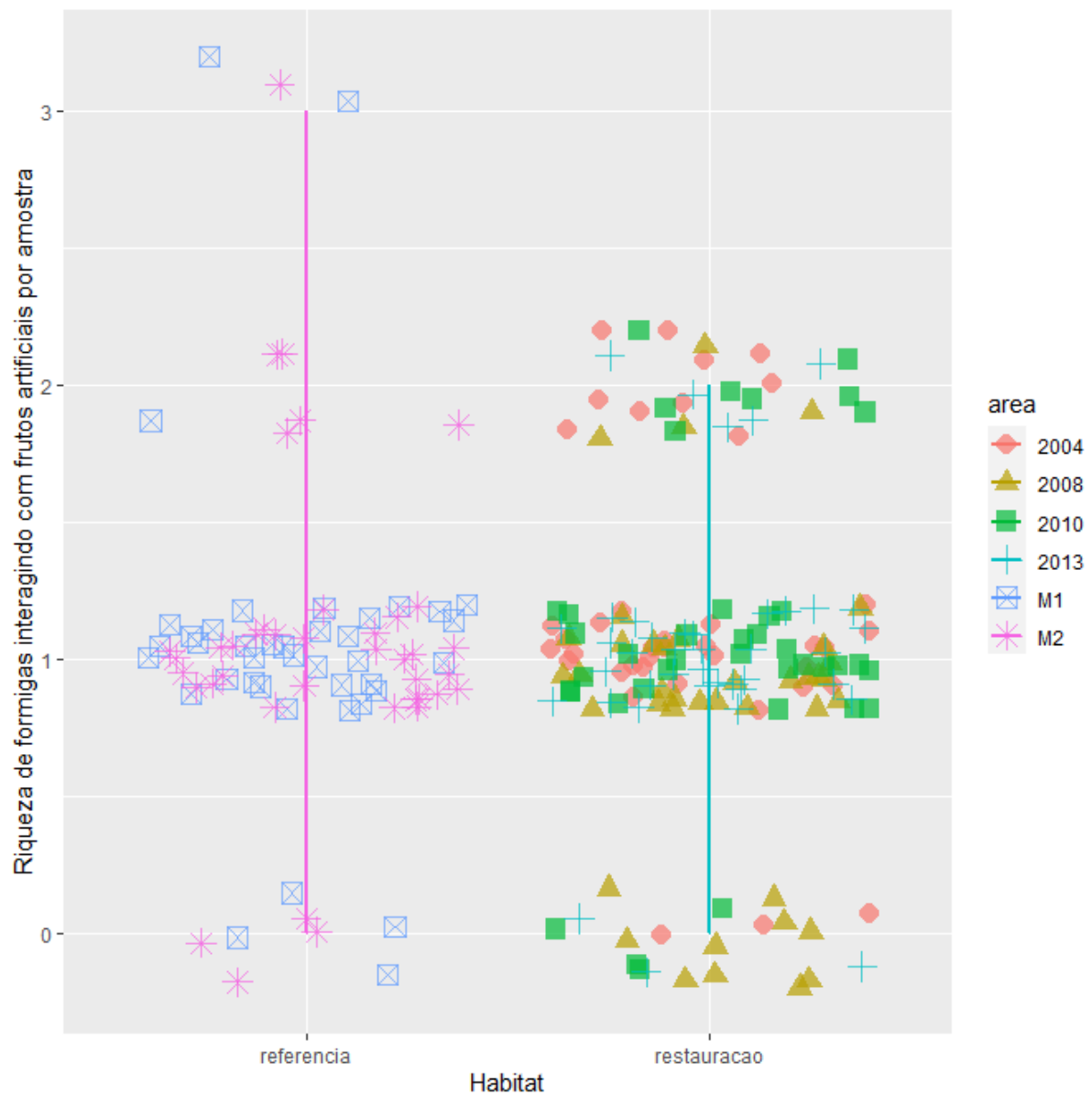


Figura 2 – Riqueza de formigas em estações com frutos artificiais nos habitats de referência e restaurados. Não houve diferença entre os habitats na riqueza de formigas por estações ($t = 0,70$; $p = 0,48$). As áreas foram identificadas por cores e símbolo

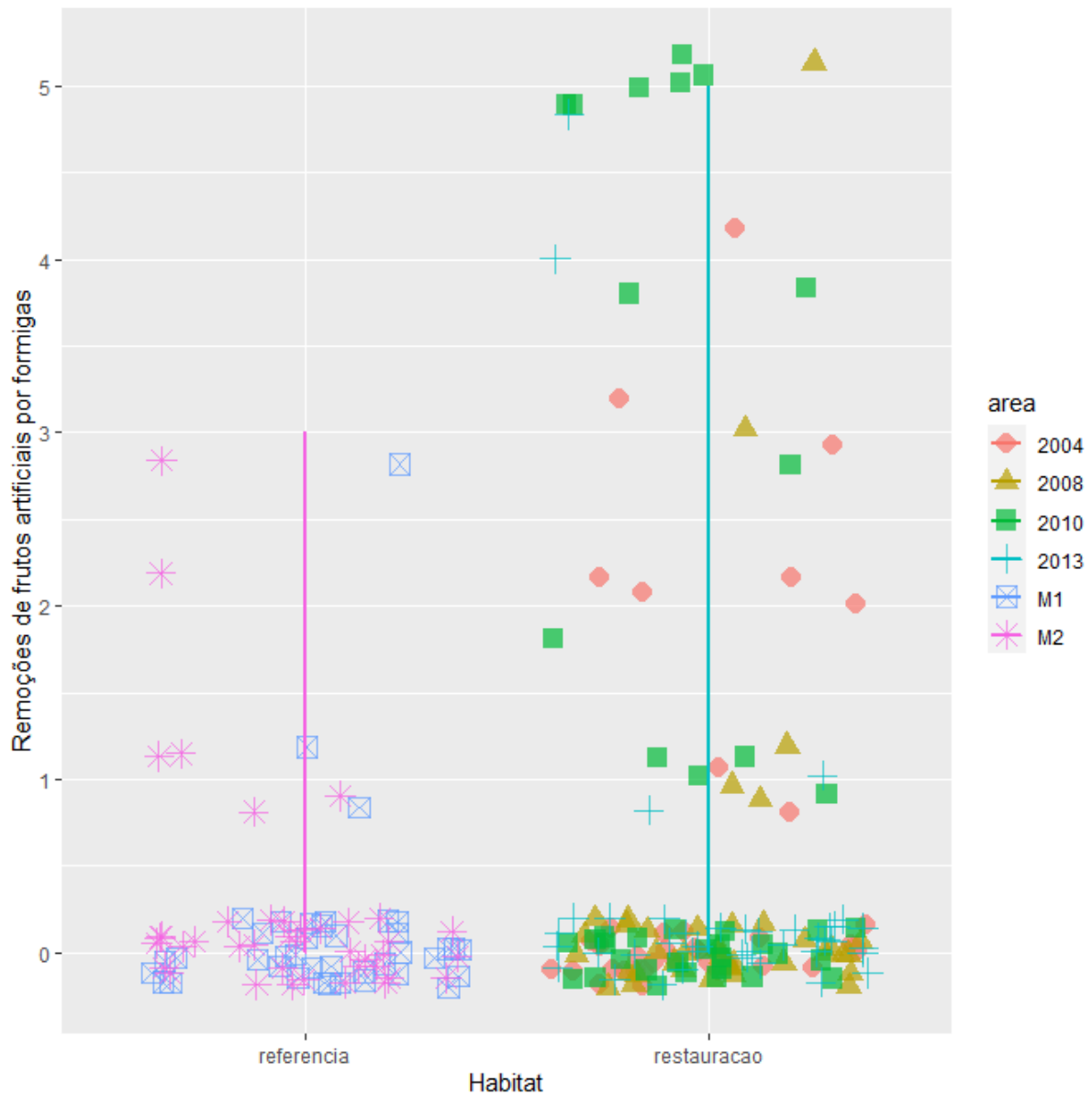


Figura 3 – Remoção dos frutos artificiais por formigas nos habitats de referência e restaurados. Não houve diferença significativa entre os habitats na remoção dos frutos artificiais em nenhum modelo. As áreas foram identificadas por cores e símbolos

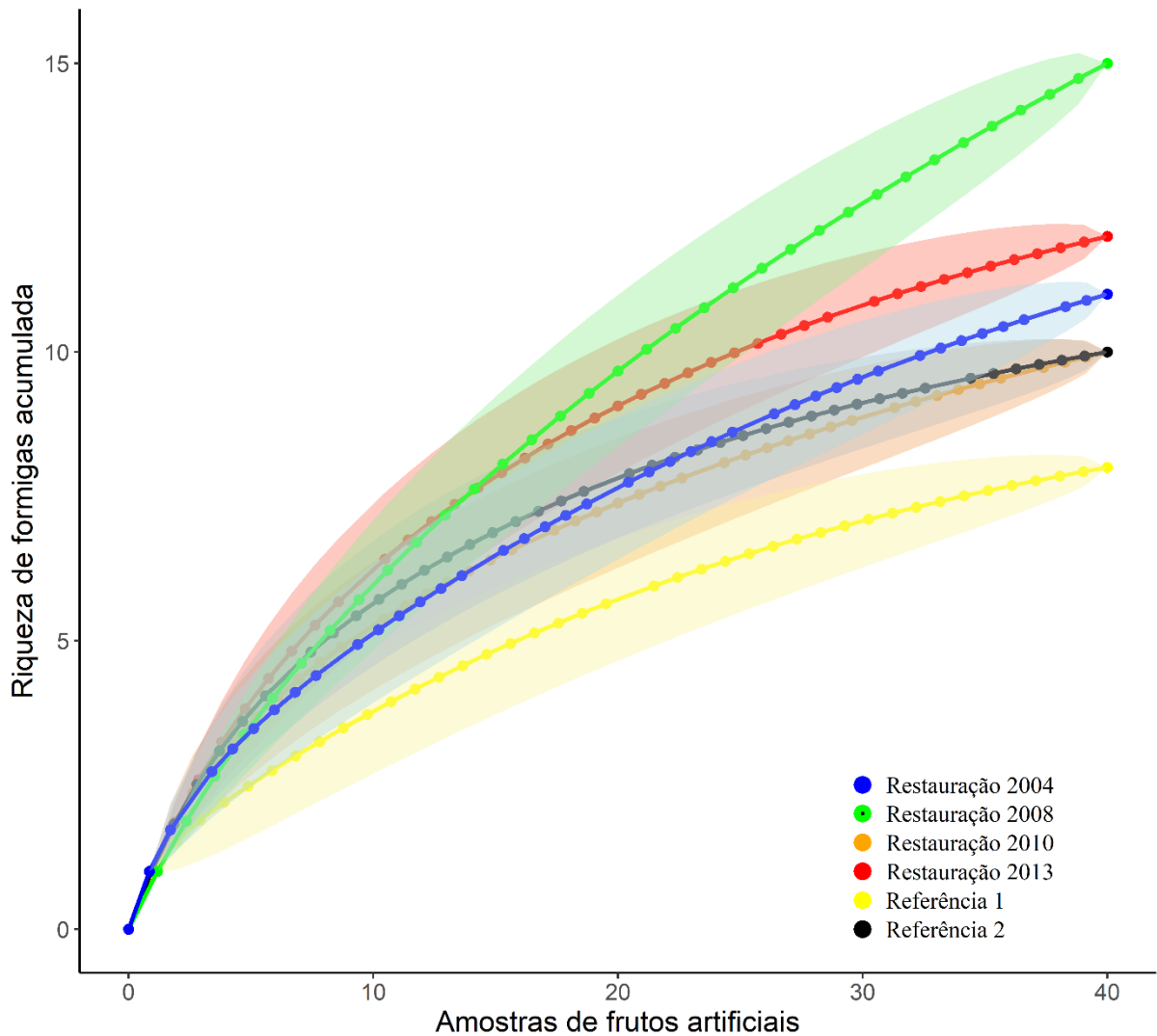


Figura 4 - Curva de rarefação de espécies de formigas acumuladas em cada área estudada nas amostras de frutos artificiais na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ

Tabela 3: Riqueza observada e riqueza estimada por bootstrapping de espécies de formigas nas interações com frutos artificiais ao longo das 40 amostras em cada área na REGUA, Cachoeira de Macacu, RJ.

Área	Riqueza observada	Riqueza estimada	Erro padrão
Restauração 2004	11	13,25	1,18
Restauração 2008	15	18,68	1,54
Restauração 2010	10	11,76	1,07
Restauração 2013	12	13,90	1,31
Referência 1	8	9,49	1,09
Referência 2	10	11,41	0,96

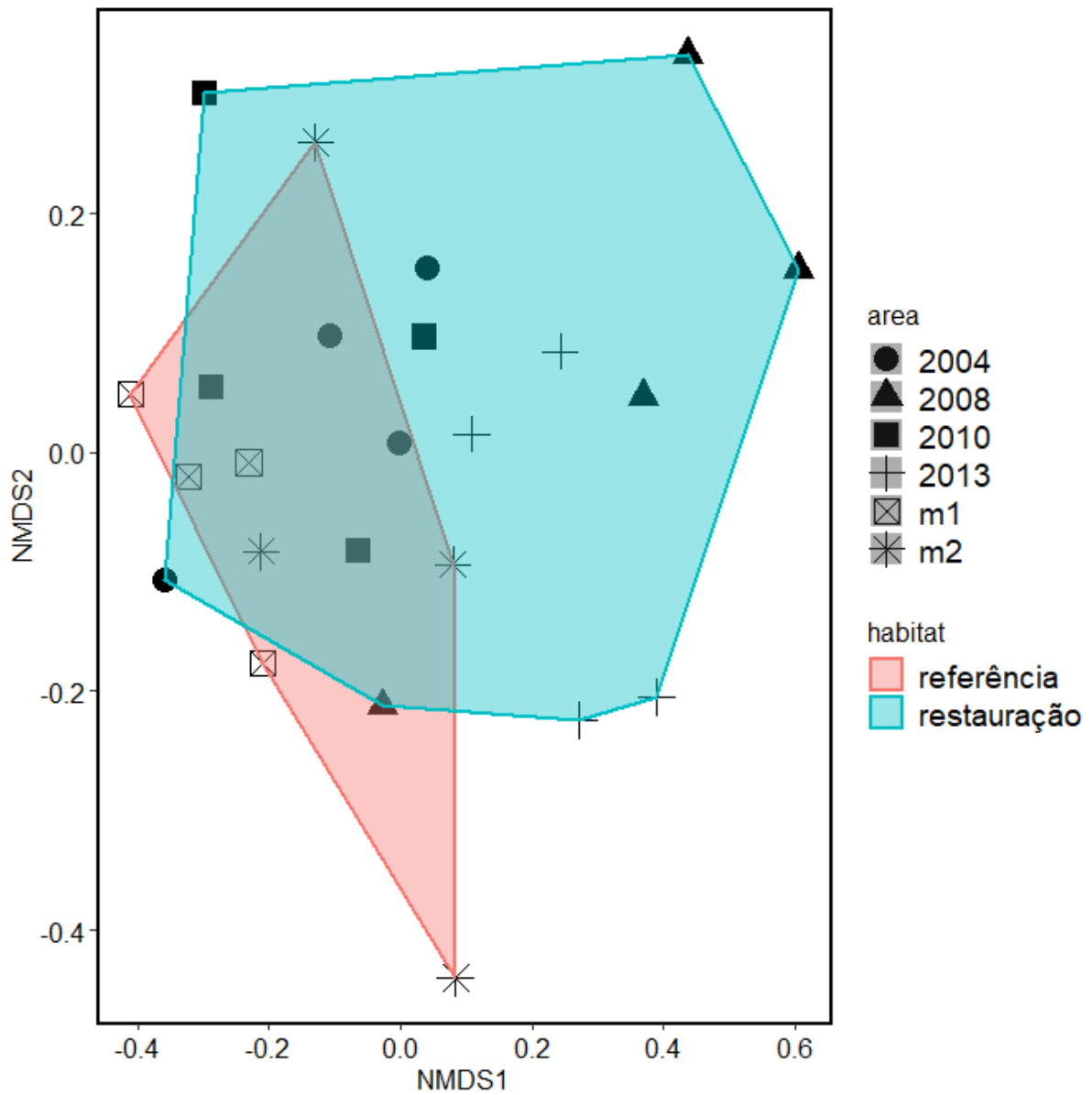


Figura 5 – Biplot mostrando escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) separando composição de espécies de formigas nos frutos artificiais entre habitats de referência e restaurados ($F = 3.57$; $R^2 = 0,14$; $p = 0,01$) na REGUA, Cachoeiras de Macacu



Figura 6 – Remoção de fruto artificial por *Atta sexdens* em área restaurada na Reserva Ecológica Guapiaçu, Cachoeiras de Macacu, RJ

6. DISCUSSÃO

Os fatores da estrutura da comunidade florestal – abertura do dossel, profundidade de serapilheira e idade – não apresentaram efeito sobre a riqueza e composição de formigas nas interações com frutos artificiais. O tipo de habitat apresentou efeito sobre a composição das espécies de formigas, mostrando que áreas de referência e restauradas se diferenciam de forma a influenciar a composição das espécies de formigas que interagem com frutos artificiais. Contudo, essa diferença não resultou em diferenças na taxa de remoção entre as áreas.

A falta de efeito da abertura do dossel e da profundidade da serapilheira sobre a riqueza de interações indicam que estes fatores da estrutura florestal não influenciaram diretamente as interações das formigas com os frutos artificiais, apesar de serem fatores importantes sobre a diversidade de formigas (Vargas *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2011; Andersen, 2019) e sobre interações (Raimundo *et al.*, 2004). Outras variáveis como a diversidade de formigas em cada área, além da diversidade de outros recursos, podem influenciar essas interações de forma direta (Ribas *et al.*, 2003; Debuse *et al.*, 2007). No entanto, processos como perda de espécies de formigas no período anterior à restauração e a baixa dispersão das espécies para (re)colonização em cada área restaurada podem estar presentes e influenciar a riqueza, número de interações e remoções com frutos artificiais (Mezger & Pfeiffer, 2011). Outra explicação possível é que a dominância por algumas espécies de formigas impede o acesso de outras espécies e a avaliação

dos efeitos das variáveis avaliadas de forma precisa. Espécies altamente competitivas e dominantes como espécies de *Pheidole*, *Solenopsis invicta* e *Wasmannia auropunctata* (Rosumek, 2017; Ramalho *et al.*, 2022) foram frequentes nas interações.

A remoção representou cerca de 10% do total de frutos artificiais disponibilizados e foi realizada por menos de 30% das espécies de formigas observadas. Esse resultado se assemelha aos encontrados em outros estudos com frutos naturais (Pizo & Oliveira, 2000; Laviski *et al.*, 2021). A maior parte das espécies não é capaz de remover os diásporos nem realizar a limpeza por completo dos frutos artificiais (Bieber *et al.*, 2014). A maior parte da remoção nas áreas de estudo foi realizada por *Atta sexdens*, resultado surpreendente já que os frutos artificiais são ricos em lipídios e não em carboidratos, que são procurados por espécies cultivadoras de fungos (Christianini *et al.*, 2012). A dominância dessa espécie nas áreas restauradas mais novas aliada à falta de recursos vegetais de fácil acesso, como ausência de sub-bosque denso, pode ser a possível explicação para esse resultado. As áreas restauradas podem apresentar uma escassez de recursos maior devido ao processo de sucessão recente a que estão sujeitas (Holl, 1999; Pessoa *et al.*, 2017). Sendo assim, os frutos artificiais disponibilizados tendem a ser mais removidos por esta espécie por representarem um recurso energético e efêmero. Contudo, cabe ressaltar que não houve diferenças na remoção de frutos entre áreas de referência e restauradas, já que outras espécies realizaram a remoção nas áreas de referência, como *Ectatomma permagnum*, *Neoponera apicalis* e *Pachycondyla harpax*. Por serem espécies diferentes, o destino da semente e as etapas subsequentes da dispersão podem ser diferentes também. Mesmo que as sementes dispersas não sejam predadas por *Atta sexdens*, plântulas se desenvolvendo ao redor de ninhos da espécie sofrem com herbivoria e passam por um filtro de seleção pela espécie (Silva *et al.*, 2007; Garcia *et al.*, 2020). A espécie que interage com diásporos pode levar a mudanças de longo prazo na estrutura da comunidade vegetal (Meadley-Dunphy *et al.*, 2020)

As curvas de rarefação de espécies indicaram que as estações de frutos artificiais amostraram uma grande parte da riqueza de formigas interagindo com os frutos nas áreas. A riqueza de espécies estimada variou entre 10 a 14 formigas em cada área, com exceção da área 2008, com estimativa de aproximadamente 19 espécies. Era esperada uma variação nessas estimativas de acordo com a idade da restauração, no entanto, as análises não apresentaram efeito da idade sobre a riqueza de espécies de formigas nas estações. Em geral, a idade de restauração tem um efeito importante sobre vários fatores da estrutura da comunidade e sobre as interações realizadas dentro da comunidade (Holl, 1999; Zwiener *et al.*, 2012). Além disso, interações estão sujeitas a mudanças temporais nos parceiros das interações (Campagnoli &

Christianini, 2022). A ausência de efeito da idade sobre as interações com frutos artificiais pode ter ocorrido devido a alta atratividade desses frutos para formigas nas áreas restauradas, que sofrem mais com a escassez de recursos (Holl, 1999; Pessoa *et al.*, 2017). As áreas de referência tiveram as menores riquezas observadas e estimadas, que pode ser devido a exploração de outros recursos alimentares disponíveis nessas áreas, resultando em menor interação das espécies de formigas com frutos artificiais. Além disso, a área mais nova tinha oito anos de regeneração e todas já tinham estrutura florestal com fechamento do dossel.

A composição das espécies explorando os frutos artificiais se diferenciou entre os habitats de referência e os restaurados. Pouco mais de 40% das espécies interagindo com frutos foram encontradas nos dois ambientes (10 spp.; Tabela 1). A maioria delas foram espécies que costumam dominar iscas como espécies de *Pheidole*, *Solenopsis* e *Wasmannia* (Baccaro *et al.*, 2015; Rosumek, 2017). Estes mesmos gêneros são comuns em estudos com interações com frutos sintéticos (Bieber *et al.*, 2014), bem como com frutos naturais (Pizo *et al.*, 2000; Laviski *et al.*, 2021). Das espécies que removeram os frutos, apenas *Ectatomma permagnum* e *Pachycondyla harpax* realizaram a remoção em ambos habitats. A composição diferente entre habitats é esperada já que após a restauração o processo de recuperação de espécies é gradual com grupos funcionais de formigas sendo recuperados mais facilmente que as espécies de formigas (Casimiro *et al.*, 2019). No entanto, isso não comprometeu que as interações com frutos artificiais ocorressem de forma similar em ambos os habitats em relação a número de interações e remoções. O habitat restaurado teve composição mais heterogênea, provavelmente devido a alta atratividade dos frutos artificiais nesse habitat para muitas espécies de formigas e uma composição provavelmente mais heterogênea nesse habitat.

Apesar de aparecer em ambos os tipos de habitats, *Wasmannia auropunctata* foi a espécie indicadora do habitat de referência. Essa espécie nativa dos Neotrópicos e invasora em diversas regiões é considerada característica de ambientes mais abertos e perturbados (Baccaro *et al.*, 2015; Rosumek, 2017). Sua presença pode indicar que as áreas de referência, que são secundárias, ainda sofrem com alguma perturbação do entorno agrícola e pastoril. As espécies indicadoras das áreas restauradas foram *Pheidole subarmata* e *Atta sexdens*. *Pheidole subarmata* foi a única espécie de *Pheidole* interagindo, através da limpeza, com frutos artificiais em todas as áreas do estudo. Além da alta frequência, esta espécie é relatada por encontrar rapidamente iscas e depois podem ser substituídas por espécies mais dominantes (Perfecto & Vandermeer, 2011). Sua presença como espécie indicadora é provável devido ao fato do estudo ter se limitado a avaliar as interações após intervalo de apenas uma hora após a disponibilização

dos frutos. Já espécies de *Atta*, como discutido anteriormente, podem ser um problema em áreas recentemente restauradas por dificultar o estabelecimento de plântulas (Meyer *et al.*, 2011; Garcia *et al.*, 2020). Formigas cortadeiras são engenheiras de ecossistemas capazes de alterar a trajetória sucessional da vegetação e têm efeitos variados de acordo com diversos fatores (Christianini & Oliveira, 2009; Leal *et al.*, 2014) No entanto, uma pesquisa na área de estudo mostrou que *Atta sexdens* especificamente não altera significativamente o microclima ao redor de seus ninhos (Oliveira *et al.*, 2018). Sendo assim, pode não representar um problema nos estágios já alcançados nas áreas restauradas estudadas. Estudos específicos com essa espécie e sobre o desenvolvimento de plântulas ao redor de seus ninhos nas áreas estudadas trariam informações relevantes sobre essa questão.

Por fim, este estudo mostrou ausência de efeito da profundidade da serapilheira, abertura do dossel e idade de restauração sobre as interações e remoções de frutos artificiais com formigas. As interações nas áreas estudadas podem estar limitadas pela comunidade de formigas ainda em restauração e sob forte domínio de espécie generalistas dominantes já estabelecidas (Rosumek *et al.*, 2017; Casimiro *et al.*, 2019). A riqueza de espécies de formigas e o número de remoções foi similar entre os habitats de referência e restaurados, demonstrando que apesar da composição diferente, o processo ecológico está sendo realizado e pode ser considerado recuperado nas áreas restauradas. No entanto, etapas subsequentes como a germinação de sementes e o desenvolvimento de plântulas poderão ser afetadas por meios distintos considerando a composição de espécies de formigas a qual estarão sujeitos os diásporos vegetais disponíveis em cada habitat.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSEN, A. Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. **Journal of Animal Ecology**, 88: 350-362, 2019. doi: 10.1111/1365-2656.12907

BACCARO, F. B.; FEITOSA, R. M.; FERNANDEZ, F.; FERNANDES, I. O.; IZZO, T. J.; SOUZA, J. P. & SOLAR, R. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: INPA, 2015.

BIEBER, A. G. D.; SILVA, P. S. D.; SENDOYA, S. F. & OLIVEIRA, P. S. (2014). Assessing the impact of deforestation of the Atlantic rainforest on ant-fruit interactions: A field experiment using synthetic fruits. **PLoS ONE**, 9, e90369, 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0090369

BIHN, J.H.; VERHAAG, M.; BRÄNDLE, M. & BRANDL, R. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**, 141: 733-743, 2008. doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.028

CAMPAGNOLI, M. L. & CHRISTIANINI, A. V. Temporal consistency in interactions among birds, ants, and plants in a neotropical savanna. **Oikos**, 2022: e08231, 2022. doi: 10.1111/oik.08231

CASIMIRO, M. S.; SANSEVERO, J. B. B. & QUEIROZ, J. M. What can ants tell us about ecological restoration? A global meta-analysis. **Ecological Indicators**, 102: 593–598, 2019. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.03.018

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. doi: 10.1007/s00442-009-1349-2

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. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00822.x

DEBUSE, V. J.; KING, J. & HOUSE, A. P. N. Effect of fragmentation, habitat loss and within-patch habitat characteristics on ant assemblages in semi-arid woodlands of eastern Australia. **Landscape Ecology**, 22: 731-745, 2007. doi: 10.1007/s10980-006-9068-0

DERHÉ, M. A.; MURPHY, H.; MONTEITH, G. & MENÉNDEZ, R. Measuring the success of reforestation for restoring biodiversity and ecosystem functioning. **Journal of Applied Ecology**, 53: 1714–1724, 2016. doi: 10.1111/1365-2664.12728

FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. **Gap Light Analyzer (GLA):** Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 1999.

GARCIA, J. M.; BORDIGNON, A. M.; GONZAGA, G. S. & TOREZAN, J. M. D. Tree seedling responses to leaf-cutting ants herbivory in Atlantic Forest restoration sites. **Biotropica**, 52: 884-895, 2020. doi: 10.1111/btp.12808

GILADI, I. Choosing benefits or partners : a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, 112: 481–492, 2006. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14258.x

HOLL, K. D. & HOII, K. D. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, and Soil. **Biotropica**, 31: 229–242, 1999. doi: 10.1111/j.1744-7429.1999.tb00135.x

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Mapa físico do Estado do Rio de Janeiro**. 2009. Disponível em: < www.ibge.gov.br > Acesso em 14/04/2020.

LAMEIRA, L. L.; FERREIRA, F. C. G.; FILARDI, R. A. E.; QUEIROZ, J. M. & SANSEVERO, J. B. B. Plant-canopy effects on natural regeneration in sites under restoration: Do tree species matter? **Floresta e Ambiente**, 26: e20180398, 2019. doi: 10.1590/2179-8087.039818

LAVISKI, B. F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J., & NUNES-FREITAS, A. F. Structure of ant-diaspore networks and their functional outcomes in a Brazilian Atlantic Forest. **Sociobiology**, 68: e7104, 2021. doi: 10.13102/SOCIOBIOLOGY.V68I3.7104

LEAL, I. R.; WIRTH, R. & TABARELLI, M. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. **Biotropica**, 46: 516–528, 2014. doi: 10.1111/btp.12126

LEAL, I. R.; LEAL, L. C. & ANDERSEN, A. N. The benefits of myrmecochory: A matter of stature. **Biotropica**, 47: 281–285, 2015. doi: 10.1111/btp.12213

LENGYEL, S.; GOVE, A. D.; LATIMER, A. M.; MAJER, J. D. & DUNN, R. R. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 12: 43–55, 2010. doi: 10.1016/j.ppees.2009.08.001

LUNA, P. & DÁTILLO, W. A new protocol using artificial seeds to evaluate dietary preferences of harvester ants in semi-arid environments. **Sociobiology**, 65: 149–154, 2018. doi: 10.13102/sociobiology.v65i2.1783

MEADLEY-DUNPHY, S. A.; PRIOR, K. M. & FREDERICKSON, M. E. Invasive ants disperse seeds farther than native ants, affecting the spatial pattern of seedling recruitment and survival. **Oecologia**, 192: 119-132, 2020. doi: 10.1007/s00442-019-04553-3

MEYER, S. T.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. & WIRTH, R. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. **Austral Ecology**, 36: 779–790, 2011. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02217.x

MEZGER, D. & PFEIFFER, M. Partitioning the impact of abiotic factors and spatial patterns on species richness and community structure of ground ant assemblages in four Bornean rainforests. **Ecography**, 34: 39–48, 2011. doi: 10.1111/j.1600–0587.2010.06538.x

OLIVEIRA, M. A.; DELLA-LUCIA, T. M. C.; MORATO, E. F.; AMARO, M. A. & MARINHO, C. G. S. Vegetation Structure and Richness: Effects on Ant Fauna of the Amazon – Acre, Brazil (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, 57: 471-486, 2011.

OLIVEIRA, M. V.; FRANÇA, E. C.; FEITOSA, R. M.; CORREIA, M. E. F. & QUEIROZ, J.M. Ninhos de *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) podem afetar a estrutura da assembleia de artrópodes do solo na Mata Atlântica? **Iheringia Serie Zoologia**, 108: 1-8, 2018. doi: 10.1590/1678-4766e2018009

PASSOS, L. & FERREIRA, S. O. Ant Dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiceae) Seeds in an Tropical Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. **Biotropica**, 28: 697–700, 1996. doi: 10.2307/2389055

PASSOS, L. & OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 19: 261–270, 2003. doi: 10.1017/S0266467403003298

PEREIRA, L. C. S. M.; OLIVEIRA, C. C. C. & TOREZAN, J. M. D. Woody Species Regeneration in Atlantic Forest Restoration Sites Depends on Surrounding Landscape. **Natureza & Conservação**, 11: 138-144, 2013. doi: 10.4322/natcon.2013.022

PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. Discovery Dominance Tradeoff: the Case of *Pheidole subarmata* and *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in Neotropical Pastures. **Environmental Entomology**, 40: 999-1006, 2011. doi: 10.1603/EN10190

PESSOA, M. S.; ROCHA-SANTOS, L.; TALORA, D. C.; FARIA, D.; MARIANO-NETO, E.; HAMBUCKERS, A. & CAZETTA, E. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. **Biotropica**, 49: 45–55, 2017. doi: 10.1111/btp.12359

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. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00623.x

RAIMUNDO, R. L. G.; GUIMARÃES-JR, P. R.; ALMEIDA-NETO, M. & PIZO, M. A. The Influence of Fruit Morphology and Habitat Structure on Ant-Seed Interactions: A Study with Artificial Fruits. **Sociobiology**, 44: 1–10, 2004.

RAMALHO, M. O.; MENINO, L.; SOUZA, R. F.; KAYANO, D. Y.; ALVES, J. M. C.; HARAKAVA, R.; NAGATANI, V. H.; SILVA, O. G. M.; BUENO, O. C. & MORINI, M. S. C. Fire ants: What do rural and urban areas show us about occurrence, diversity, and ancestral state reconstruction? **Genetics and Molecular Biology**, 45: e20210120, 2022. doi: 10.1590/1678-4685-GMB-2021-0120

RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H.; PIE, M. & SOARES, S. M. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. **Austral Ecology**, 28: 305-314, 2003. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x

RICO-GRAY, V. & OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2007.

ROSUMEK, F. B. Natural History of Ants: What We (do not) Know about Trophic and Temporal Niches of Neotropical Species. **Sociobiology**, 64: 244–255, 2017. doi: 10.13102/sociobiology.v64i3.1623

SANSEVERO, J. B. B.; PRIETO, P. V.; DE MORAES, L. F. D. & RODRIGUES, P. J. F. P. Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic forest: Community structure, diversity, and dispersal syndromes. **Restoration Ecology**, 19: 379–389, 2011. doi: 10.1111/j.1526-100X.2009.00556.x

SILVA, P. D., LEAL, I. R., WIRTH, R., & TABARELLI, M. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. **Revista Brasileira de Botânica**, 30: 553–560, 2007.

VARGAS, A. B.; NUNES, A. J. M.; QUEIROZ, J. M.; SOUZA, G. O. & RAMOS, E. F. Efeitos de Fatores Ambientais sobre a Mirmecofauna em Comunidade de Restinga no Rio

de Janeiro, RJ. **Neotropical Entomology**, 36: 28–37, 2007. doi: 10.1590/S1519-566X2007000100004

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: 933-942, 2012. doi: 10.15517/rbt.v60i2.4028

CAPÍTULO III

Densidade e distribuição de ninhos de *Ectatomma permagnum* e seus efeitos sobre fertilidade do solo e recrutamento de plântulas

1. RESUMO

Fatores como densidade e distribuição dos ninhos de formigas são importantes para o desenvolvimento e sobrevivência da colônia. Além disso, a atividade da colônia pode afetar o solo ao redor dos seus ninhos e aumentar a fertilidade do solo, assim como o recrutamento de plântulas. Algumas espécies de formigas, conhecidas por removerem sementes, podem favorecer o estabelecimento de novas plântulas. Neste capítulo, a espécie *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 foi estudada em relação a sua densidade e distribuição em três áreas da Reserva Ecológica Guapiaçu, sendo duas áreas restauradas e uma área de referência. Foi comparada a fertilidade do solo em parcelas nos ninhos e parcelas controle nas três áreas. A espécie *E. permagnum* é conhecida pela preferência por áreas abertas e pela atividade de forrageio com baixa competição. A hipótese é que a densidade dos ninhos de *E. permagnum* é maior em áreas restauradas, que são mais abertas, e a distribuição é aleatória (comum em espécies com baixa competitividade), com maior fertilidade, maiores riqueza e abundância de plântulas em parcelas nos ninhos. O estudo foi desenvolvido na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, no bioma da Mata Atlântica. Foram selecionadas duas áreas restauradas, plantadas em 2004 e 2013, e uma área de referência. Foram feitas quatro parcelas nas áreas para levantar a densidade e distribuição dos ninhos da espécie. Posteriormente foram selecionados 10 ninhos em cada uma das áreas, totalizando 30 ninhos. Em cada ninho foi estabelecido uma parcela pareada próxima ao ninho e distante 5 m e contado a riqueza e abundância de plântulas e coletado o solo para análises de nutrientes. Os resultados mostraram baixa densidade de ninhos, mas a área restaurada mais recente possuiu maior densidade de ninhos. Os ninhos apresentaram distribuição aleatória, como esperado. As parcelas próximas aos ninhos não diferiram na concentração de nutrientes das parcelas sem ninhos. Contudo, apesar da ausência de efeito dos ninhos de *E. permagnum* na fertilidade dos solos, as áreas dos ninhos tiveram maior abundância de plântulas. A maior abertura das áreas recentemente restauradas pode levar a maior densidade de ninhos nessas áreas. A distribuição aleatória pode ocorrer devido a baixa densidade de ninhos e baixa competição intraespecífica da espécie. Os ninhos de *E. permagnum* não possuem concentração de nutrientes no solo maior do que áreas adjacentes, diferente de outras espécies de formigas. Isso pode ser devido aos ninhos serem pouco conspicuos e de tamanho reduzido. Contudo, os ninhos de *E. permagnum* aumentaram a abundância de plântulas em relação às áreas controle. A atividade de remoção de sementes da espécie pode aumentar a deposição das sementes disponíveis na área dos ninhos, favorecendo sua germinação e desenvolvimento. Portanto, apesar de limitações na densidade e ausência de diferenças na fertilidade dos solos, a espécie *E. permagnum* favorece o desenvolvimento de plântulas em seus ninhos, sendo positiva sua presença em áreas restauradas.

Palavras-chave: dispersão direcionada; nutrientes do solo; restauração ecológica

2. ABSTRACT

Factors such as ant nest density and distribution are important for colony development and survival. Furthermore, the colony affects the soil around its nests and can increase soil fertility as well as seedling recruitment. Some ant species, known to remove seeds, may favor the establishment of new seedlings. In this chapter, the species *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 was studied and its density and distribution identified in three areas of the Guapiaçu Ecological Reserve, two restored areas and one reference area. Soil fertility was compared in nest plots and control plots in the three areas. The species *E. permagnum* is known for its preference for open areas and foraging activity with low competition. The hypothesis is that the density of *E. permagnum* nests is higher in restored areas, which are more open, and the distribution is random (found in species with low competitiveness), with higher fertility in nest plots, leading to higher seedling richness and abundance. The study was carried out at the Guapiaçu Ecological Reserve, in Cachoeiras de Macacu, in the Atlantic Forest biome. Two restored areas, planted in 2013 and 2004, and a reference area were selected. Four plots were made in the areas to survey the density and distribution of the species' nests. Afterwards, 10 nests were selected throughout all areas, totaling 30 nests. In each nest, a plot close to the nests and a plot distant were established and the richness and abundance of seedlings were counted and the soil was collected for nutrient analysis. The results showed a low density of nests, but the most recently restored area had a higher density of nests. The nests showed random distribution, as expected. Areas close to the nests did not differ in nutrient concentration from distant areas. However, despite the lack of effect of *E. permagnum* nests on soil fertility, the areas of the nests had a higher abundance of seedlings. The higher openness of recently restored areas may lead to higher nest density in these areas. Random distribution may occur due to the low density of nests and low intraspecific competition of the species. *Ectatomma permagnum* were not able to change the concentration of nutrients in the soil of the nests, unlike other ant species. This could be due to the inconspicuous and undersized nests. However, the nests of *E. permagnum* increased the abundance of seedlings in relation to the control areas. The activity of removing seeds of the species can increase the available seeds in the area of the nests, favoring their germination and development. Therefore, despite limitations in density and absence of differences in soil fertility, the species *E. permagnum* favors the development of seedlings in their nests, with a positive presence in restored areas.

Keywords: directed dispersal; nest soil nutrients; ecological restoration

3. INTRODUÇÃO

Formigas são organismos abundantes e que provêm uma série de serviços importantes para o funcionamento dos ecossistemas, como dispersão de sementes, controle biológico, ciclagem de nutrientes e movimento do solo (Del Toro *et al.*, 2012; Rosumek 2017). Esses serviços se tornam ainda mais importantes considerando os impactos antrópicos da atualidade e seus efeitos negativos sobre grandes organismos (Markl *et al.*, 2012; Beck *et al.*, 2013; Del Toro *et al.*, 2015). Entender a biologia de espécies de formigas, como se distribuem e seu efeito sobre a comunidade é importante para identificar espécies capazes de prover serviços ecológicos (Del-Toro *et al.*, 2012; Rosumek, 2017).

O gênero *Ectatomma* possui 15 espécies reconhecidas, ocorrendo na região Neotropical, com 10 espécies ocorrendo no Brasil (Feitosa *et al.*, 2008; Baccaro *et al.*, 2015). São encontradas em diversos habitats como florestas úmidas e savanas (Baccaro *et al.*, 2015). Os ninhos das espécies do gênero são terrícolas e com arquitetura simples, com os ninhos de *Ectatomma permagnum* possuindo um máximo de quatro câmaras (Paiva & Brandão, 1989; Poteaux *et al.*, 2015). A maioria das espécies do gênero é predadora generalista, mas também consomem líquidos açucarados (Pie, 2004; Baccaro *et al.*, 2015). Muitas espécies são encontradas em plantações, onde são dominantes (Schatz & Lachaud, 2008). *Ectatomma permagnum* pertence a um clado de espécies da América do Sul que incluem também *E. lugens*, *E. brunneum* e *E. opaciventre* (Nettel-Hernanz *et al.*, 2015). A espécie *E. permagnum* possui um padrão de atividade primariamente diurno com dieta composta principalmente de formigas dos gêneros *Pheidole* e *Camponotus* (Paiva & Brandão, 1989). Já foi relatada a remoção de sementes por *E. permagnum* (Peternelli *et al.*, 2009; Laviski *et al.*, 2021)

Um fator muito importante afetando colônias de formigas é a localização do seu ninho e como os recursos estão distribuídos ao redor (Schatz & Lachaud, 2008). Além disso, a competição intraespecífica e interespecífica também influencia mudanças na densidade de ninhos (Adams & Tschinkel, 1995). Muitas espécies de *Ectatomma* possuem altas densidades de ninhos e preferência por áreas mais abertas (Schatz & Lachaud, 2008; Santamaría *et al.*, 2009; Dominguez-Haydar *et al.*, 2018), incluindo *E. permagnum* (Paiva & Brandão, 1989). Algumas características importantes para a presença de altas densidades de ninhos de *Ectatomma* são pequenos tamanhos da colônia e superfície do território, comportamento pouco agressivo em relação a indivíduos coespecíficos e grande amplitude alimentar, o que diminui competição (Schatz & Lachaud, 2008).

A distribuição dos ninhos de formigas pode seguir um padrão aleatório, regular ou agregado de distribuição (Schatz & Lachaud, 2008). A competição é um forte fator influenciando a distribuição espacial dos ninhos (Adams & Tschinkel, 1995; Dominguez-Haydar *et al.*, 2018), apesar de ser possível a presença de outras restrições influenciando a distribuição dos ninhos, como estação do ano e idade de restauração (Dominguez-Haydar *et al.*, 2018). A distribuição de ninhos em áreas com alta densidade, e provável alta competição, tendem a ter distribuição regular, como uma forma de diminuir ao máximo a competição (Adams & Tschinkel, 1995; Schatz & Lachaud, 2008; Santamaría *et al.*, 2009; Dominguez-Haydar *et al.*, 2018). Já em áreas com baixa densidade, e pouca competição, a distribuição dos ninhos costuma ser aleatória (Adams & Tschinkel, 1995; Schatz & Lachaud, 2008; Santamaría *et al.*, 2009).

Ninhos de formigas podem aumentar a fertilidade do solo, elevando a concentração de diversos nutrientes e cátions importantes para as plantas como nitrogênio, carbono orgânico, fósforo, potássio, magnésio e cálcio (Passos & Oliveira, 2002; 2004; Farji-Brener & Werenkraut, 2017; Almeida *et al.*, 2019; Pirk *et al.*, 2020). Por esse motivo, solos de ninhos são considerados hotspots de fertilidade do solo e o material de refugo tem papel chave sobre esse efeito (Farji-Brener & Werenkraut, 2017). Os efeitos sobre o solo podem variar de acordo com as espécies, sem necessariamente ter relação com o hábito alimentar delas (Farji-Brener & Werenkraut, 2017; Pirk *et al.*, 2020). Em espécies de poneromorfos conhecidas por removerem sementes, como *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata*, também há um efeito positivo das espécies sobre a fertilidade do solo dos ninhos (Passos & Oliveira, 2002; 2004; Almeida *et al.*, 2019). Contudo, nem sempre isso ocorre e pode ser devido a variação local e entre habitats na fertilidade do solo (Magalhães *et al.*, 2018).

Um estudo de metanálise apontou que o crescimento das partes verdes e das raízes de plântulas são maiores em ninhos de formigas, contudo não houve efeito significativo dos ninhos sobre a densidade e riqueza de espécies vegetais (Farji-Brener & Werenkraut, 2017). Contudo, o efeito sobre plântulas pode ser variável de acordo com as espécies de formigas (Pirk *et al.*, 2020). Espécies poneromorfos, como *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*, aumentam a riqueza e abundância de plântulas em seus ninhos quando comparadas a áreas controle (Passos & Oliveira, 2002; 2004; Bottcher *et al.*, 2016; Magalhães *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019). A maior concentração de nutrientes pode ser responsável pelo aumento do recrutamento de plântulas nos ninhos (Almeida *et al.*, 2019; Pirk *et al.*, 2020). Nos ninhos, as plântulas também podem se beneficiar da proteção das formigas contra inimigos naturais

(Passos & Oliveira, 2004; Almeida *et al.*, 2019). A ação das formigas pode ter forte influência na comunidade de plântulas, incluindo áreas com ação antropogênica (Almeida *et al.*, 2019).

Os objetivos do trabalho foram avaliar a densidade e distribuição de ninhos de *E. permagnum* em diferentes áreas, comparando áreas restauradas e controle e analisar a fertilidade do solo e riqueza e abundância de plântulas em áreas de ninhos e controle. As hipóteses são que áreas restauradas, por serem mais abertas, possuem maior densidade de ninhos. A distribuição dos ninhos, devido ao comportamento da espécie, deve ser aleatória. Parcelas nos ninhos deve favorecer o acúmulo de nutrientes em comparação às parcelas controle. E a maior fertilidade dos ninhos deve favorecer o estabelecimento de uma comunidade de plântulas mais rica e abundante. Para investigar essas hipóteses, o trabalho foi desenvolvido em três áreas na Mata Atlântica, sendo duas áreas restauradas e uma área de referência.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

A Reserva Ecológica do Guapiaçu (REGUA) possui área de 7380 ha e localiza-se na comunidade agrícola de Guapiaçu, no município de Cachoeiras de Macacu, RJ. A REGUA encontra-se no bioma Mata Atlântica e possui remanescentes florestais em estado primário e secundário de conservação. A área apresenta formações de floresta ombrófila densa (FOD) com diferentes altitudes e relevo variado, com topografia do plano ao escarpado e presença de afloramentos rochosos (IBGE, 2004; 2009). O clima da região é tropical com verões chuvosos e invernos secos. Em 2013, a área foi reconhecida como Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN). As áreas de menores altitudes têm um histórico de ocupação e uso do solo por agricultura. Desde 2004 já foram restauradas mais de 300 ha, a partir de diferentes iniciativas e em diferentes anos.

4.2. Amostragem

Neste estudo foram utilizadas três áreas, sendo duas áreas restauradas e uma área de referência com floresta secundária em condições similares de altitude e relevo às demais. As áreas de floresta secundária possuem histórico de corte seletivo – apenas algumas árvores eram cortadas para abrir caminho nas trilhas -, cultivo de algumas culturas como bananeiras e tem cerca de 40 anos de regeneração. As áreas restauradas iniciaram o processo de restauração ativa em 2004 e 2013 e serão chamadas de área 2004 e área 2013.

4.3.Densidade e distribuição espacial de ninhos

Em cada área foram feitas quatro parcelas de 10 x 20 m distantes entre si de 50 a 80 m. Obter amostras com a mesma idade de restauração dentro de uma mesma paisagem é uma dificuldade e a pseudoreplicação é comum em estudos desse tipo (Davies & Gray, 2015). Nossa área de estudo tem áreas restauradas de tamanhos pequenos o que agrava ainda mais a questão de falta de independência. Contudo, diante do cenário limitado da área de estudo, acreditamos que podemos acrescentar informações importantes à biologia da espécie, apesar das análises deverem ser interpretadas com bastante cautela e sabendo das limitações de inferência. Foram distribuídas iscas de sardinha a cada 2 m dentro da parcela ao longo de um dia. Ao ser observada a presença de formigas *Ectatomma permagnum* nas iscas, estas foram acompanhadas para determinar a localização do ninho. Os ninhos foram marcados e suas posições nas parcelas marcadas em papel quadriculado. O total de ninhos foi contado e as distâncias para o ninho mais próximo foram medidas.

4.4.Efeitos dos ninhos sobre plântulas e solo

Foram selecionados 10 ninhos de *Ectatomma permagnum* em cada uma das três áreas (Figura 1, 2 e 3). Como a entrada dos ninhos da espécie é única, simples e sem amostras de solo escavado do lado de fora e normalmente coberta por serapilheira (Figura 4), foram distribuídas iscas de sardinha ao longo das áreas distantes 5 m uma das outras e observado após 10 min a presença da espécie, que era acompanhada até o ninho e coletada para confirmar sua identificação. A abundância e riqueza de plântulas (5-50 cm) foi contada em parcelas de 50 x 50 cm colocadas sobre os ninhos da espécie e em parcelas controle pareadas dispostas a uma distância aleatória de 5 m do ninho (Figura 5), pois foi observado que a espécie forrageava em distâncias menores que esta. Em cada parcela foi medida a penetrabilidade do solo soltando uma haste pontiaguda de ferro de 30 cm da altura de 1,5 m por dentro de um cano para padronizar a entrada da haste verticalmente no solo (Magalhães *et al.*, 2018). Foi medido a quantidade de centímetros que a haste penetrava no solo.

Em cada ninho foram colocadas iscas de sardinha a 15 cm da entrada entre 10h e 15:30h, horário em que foi observada maior atividade da espécie. As iscas foram observadas por 10 minutos e o número de formigas atraídas foi usado como uma estimativa da atividade dos ninhos amostrados.

Em cada parcela (ninho ou controle) foram coletadas seis amostras de 5 cm em diâmetro e 10 cm em profundidade com uma estrutura metálica oca semelhante a um trado. As amostras

eram misturadas em um balde e cerca de 500 g de solo eram armazenados em sacolas plásticas e levadas para o laboratório para análises químicas. As amostras foram secas ao ar e peneiradas para obtenção da terra fina. Foram medidos o pH, concentração de carbono, matéria orgânica, fósforo, sódio, cálcio, magnésio, potássio, alumínio e saturação com bases, seguindo os métodos descritos em EMBRAPA (1997).

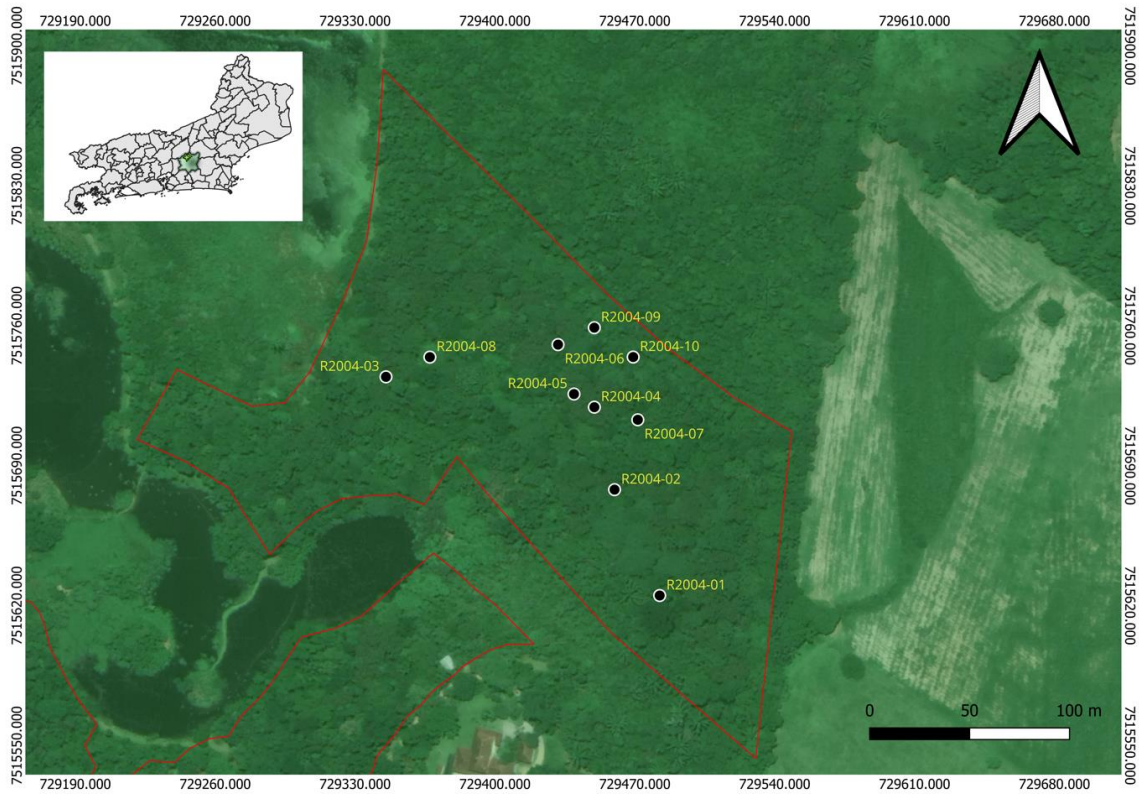


Figura 1 – Ninhos de *Ectatomma permagnum* marcados na área restaurada em 2004 na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ. Cada ninho foi numerado de 01 a 10

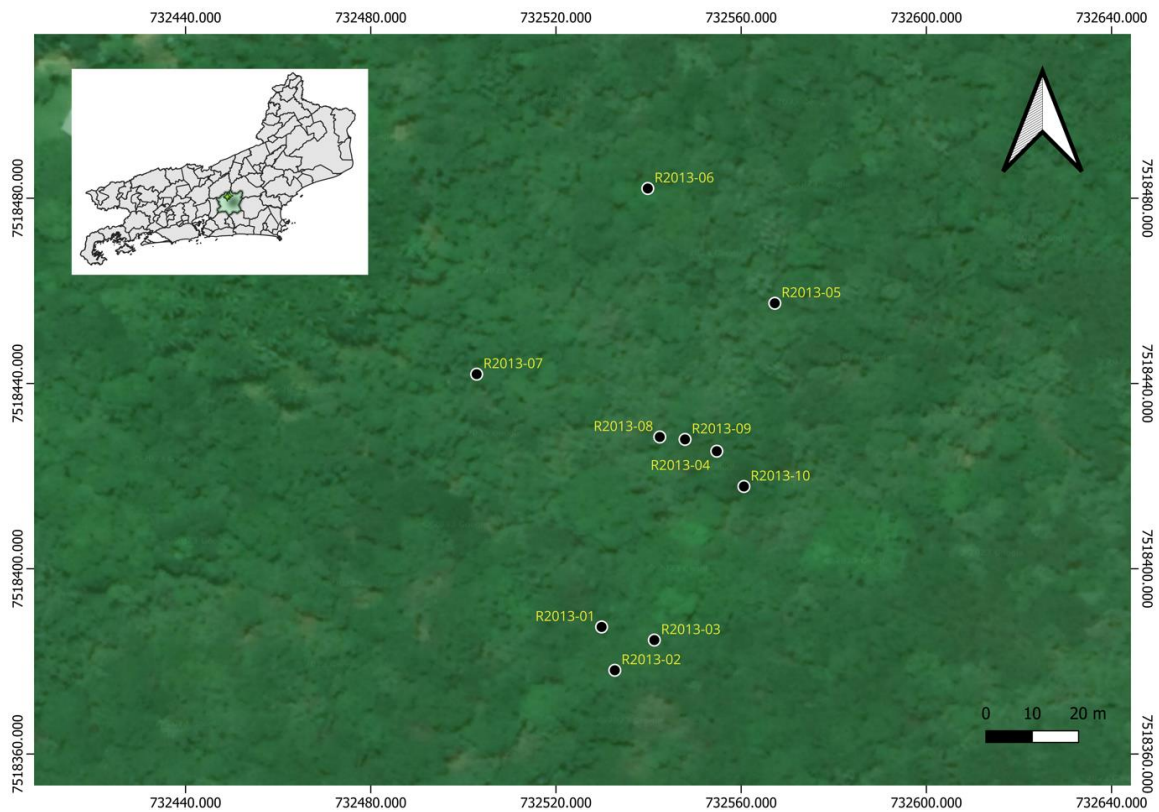


Figura 2 – Ninhos de *Ectatomma permagnum* marcados na área restaurada em 2013 na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ. Cada ninho foi numerado de 01 a 10

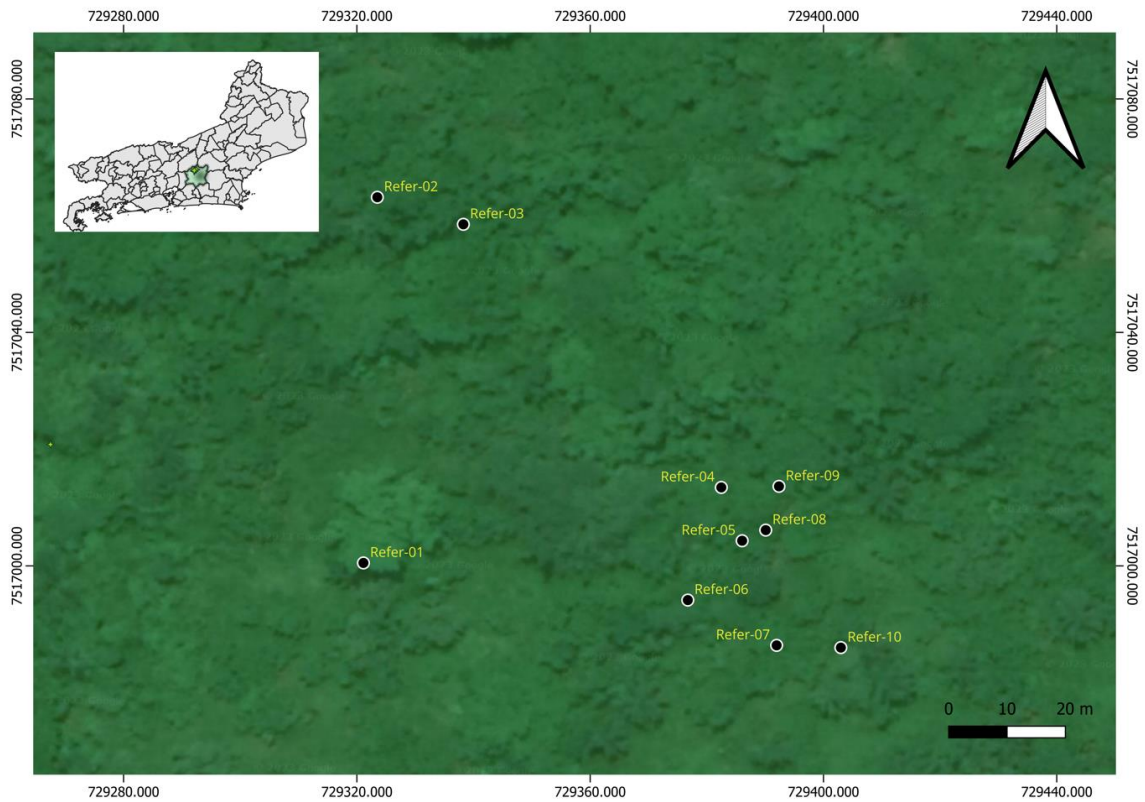


Figura 3 – Ninhos de *Ectatomma permagnum* marcados na área de referência na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ. Cada ninho foi numerado de 01 a 10.



Figura 4 – Entrada do ninho de *Ectatomma permagnum* ao centro da imagem na área restaurada em 2004, na Reserva Ecológica Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ



Figura 5 – Parcela de 50 x 50 cm sobre ninho de *Ectatomma permagnum* na qual foram medidas a riqueza e abundância de plântulas e retirado solo para análises químicas

4.5. Análises estatísticas

4.5.1. Densidade e distribuição espacial de ninhos

A densidade de ninhos entre as áreas foi avaliada através do teste de Kruskal-Wallis, considerando que os dados não tiveram normalidade. E, após, foi realizado o teste de comparação múltipla de Nemenyi. Para avaliar a distribuição espacial dos ninhos foi calculado os índices de agregação R do vizinho mais próximo de Clark & Evans (1954), considerando efeito local, e índice de Morisita, considerando efeito a nível de área, para as áreas 2004, 2013 e área de referência. O índice R do vizinho mais próximo (Clark & Evans, 1954) é definido como $R = \frac{R_0}{R_e}$, onde R_0 é a média das distâncias observadas entre os ninhos mais próximos e R_e é a média esperada, sendo R_e calculada como $R_e = 0,5 \sqrt{n/a}$, onde n é o número de ninhos e a é a área da parcela. O índice R possui valores menores do que 1 quando os ninhos têm distribuição agregada, se aproxima de 1 quando os ninhos têm distribuição aleatória e valores maiores do que 1 quando têm distribuição regular. O índice R foi testado sobre sua significância através da variável normal padronizada Z , em que $Z = (R_0 - R_e) / \sigma R_e$, onde o erro padrão de

Re é calculado em $\sigma Re = 0,26136/\sqrt{nd}$, sendo d é a densidade de ninhos. Se $Z < -1,96$ ou $Z > 1,96$, a variável é significativa ao nível de 5% de significância (Clark & Evans, 1954). O índice de Morisita é calculado como $I_{mor} = n * (\sum(x_i^2) - \sum(x_i)) / (\sum(x_i)^2 - \sum(x_i))$, onde n é o número de parcelas e x_i é o número de ninhos na parcela i . O índice de Morisita foi calculado através da função *dispindmorisita* do pacote *vegan* no software R. A função fornece ainda o índice de Morisita padronizado (Smith-Gill, 1975). O índice de Morisita padronizado varia de -1 a 1 e valores entre -0,5 e 0,5 indicam distribuição aleatória; valores menores que -0,5 indicam distribuição regular e valores acima de 0,5 indicam distribuição agregada.

4.5.2. Efeitos dos ninhos sobre plântulas e solo

Foram utilizados modelos lineares de efeito misto e modelos lineares generalizados de efeito misto para analisar o efeito dos ninhos sobre nutrientes do solo e abundância e riqueza de plântulas. Foram feitos 13 modelos alterando a variável dependente e mantendo as variáveis independentes. As variáveis independentes fixas foram tipo de solo (ninho x controle) e atividade dos ninhos. A variável independente aleatória foi a área (2004, 2013 e referência). As variáveis dependentes usadas nos modelos lineares mistos generalizados foram riqueza e abundância de plântulas. As variáveis dependentes usadas nos modelos mistos lineares foram penetrabilidade, pH, concentração de carbono, fósforo, sódio, cálcio, magnésio, potássio, alumínio e saturação com bases. Foram realizadas transformações logarítmicas das variáveis dependentes quando necessário para normalização dos dados. As análises foram realizadas com as funções *glmer* e *lmer* no pacote *lme4* no software R v. 4.0.2.

5. RESULTADOS

5.1. Densidade e distribuição espacial de ninhos

Ao todo, a área 2004 apresentou 10 ninhos de *Ectatomma permagnum*, a área 2013 teve 12 ninhos e a área de referência teve apenas 2 ninhos. Os ninhos apresentaram densidades diferentes de acordo com as áreas (KW $\chi^2 = 7,13$; $p = 0,03$). As áreas 2013 e referência se mostraram diferentes entre si com maior densidade na área restaurada ($p = 0,04$; Figura 6). O índice R de vizinho mais próximo mostrou que as parcelas na área 2004 variaram sua distribuição local entre regular, agregada e aleatória, enquanto na área 2013 todas as parcelas tiveram distribuição aleatória (Tabela 1). O índice de Morisita padronizado mostrou que todas as três áreas apresentam distribuição aleatória dos ninhos (Tabela 2).

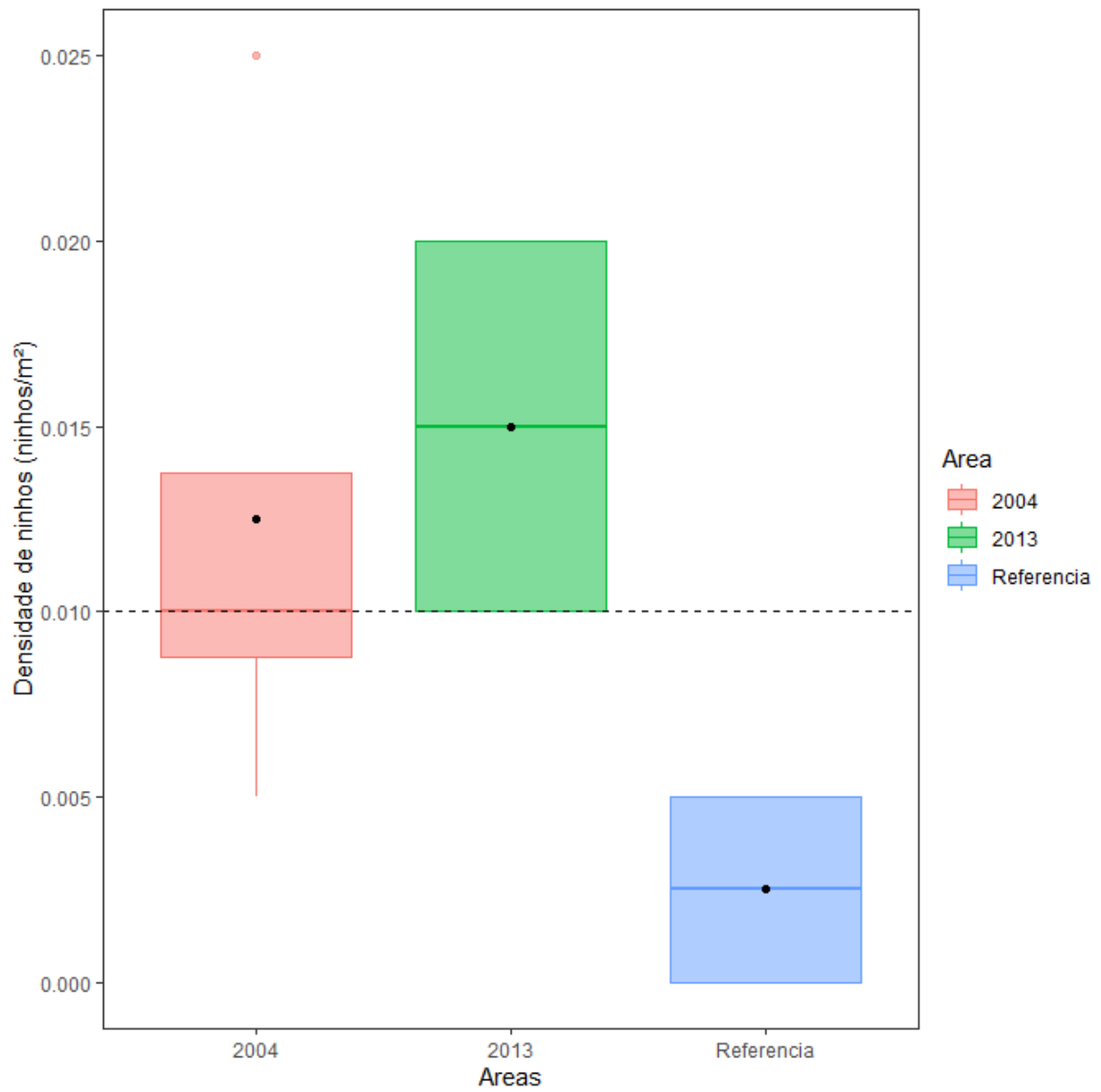


Figura 6 – Densidade de ninhos de *Ectatomma permagnum* (ninhos/m²) nas áreas restauradas 2004 e 2013 e na área de referência (n = 4). Os pontos pretos nos box-plots representam a média de ninhos na área e a linha tracejada a média geral de ninhos na área de estudo. Área 2013 e referência foram significativamente diferentes ($p = 0,04$)

Tabela 1 – Distribuição espacial dos ninhos de *Ectatomma permagnum* em escala local em áreas na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: n: número de ninhos; R: índice de vizinho mais próximo de Clark & Evans; Z: teste de significância.

Área	Parcela	n	R	Z	p-valor	Distribuição
2004	1	2	0,30	-2,69	< 0,05	agregada
	2	2	1,78	2,12	< 0,05	regular
	3	1	-	-	-	-
	4	5	1,15	0,63	n.s.	aleatória
2013	1	2	0,38	-1,68	n.s.	aleatória
	2	4	0,70	-1,13	n.s.	aleatória
	3	4	0,98	-0,06	n.s.	aleatória
	4	2	0,88	-0,32	n.s.	aleatória
Referência	1	1	-	-	-	-
	2	0	-	-	-	-
	3	0	-	-	-	-
	4	1	-	-	-	-

Tabela 2 – Distribuição espacial dos ninhos de *Ectatomma permagnum* na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ, em escala de áreas, de acordo com índice de Morisita (Imoris). Imoris-pad: índice de Morisita padronizado.

Área	Imoris	Imoris-pad	p-valor	Distribuição
2004	1,07	0,05	0,31	aleatória
2013	0,85	-0,30	0,72	aleatória
Referência	0	-0,18	0,57	aleatória

5.2. Efeitos dos ninhos sobre plântulas e solo

A riqueza média de plântulas nas parcelas sobre os ninhos foi de 2,3 e nas parcelas controle 2,13. A riqueza de plântulas não diferiu entre as parcelas ($z = 0,684$; $p = 0,494$). A abundância média de plântulas nas parcelas nos ninhos foi de 3,8 e nas parcelas controle foi 3,0. Parcelas nos ninhos de formigas tiveram maior abundância de plântulas do que parcelas controle ($z = 2,226$ $p = 0,026$), cerca de 27% maior. A atividade dos ninhos variou de 0 a 108 formigas/hora na área 2004; de 0 a 90 formigas/hora na área 2013; e de 6 a 90 formigas/hora na área de referência. A maior atividade dos ninhos aumentou a penetrabilidade dos solos ($t = 2,398$; $p = 0,020$). Nenhuma das características químicas do solo diferiram entre solo dos ninhos e controle. Os resultados estatísticos das análises se encontram na tabela 3.

Tabela 3 – Resultados dos modelos lineares (lmm e glmm) para comunidade de plântulas e características do solo nas parcelas sobre ninhos de *Ectatomma permagnum* e parcelas controle na REGUA, Cachoeiras de Macacu, RJ. Siglas utilizadas: Transf: transformação usada na variável dependente; Interc: valor do intercepto.

Variável dependente	Transf	Interc	Solo:Ninho			Atividade		
			Estatística	P		Estatística	P	
Riqueza de plântulas	-	0,73	0,15	z = 0,68	0,49	-0,01	z = -0,53	0,59
Abundância de plântulas	-	1,02	0,39	z = 2,23	0,03	-0,03	z = -1,39	0,16
Penetrabilidade	log	1,47	-0,07	t = -1,15	0,25	0,02	t = 2,40	0,02
pH	log	1,41	-0,006	t = -0,23	0,81	0,001	t = 0,29	0,77
Carbono	log	4,56	0,09	t = 0,90	0,37	0,001	t = 0,10	0,92
Fósforo	log	2,19	-0,08	t = -0,54	0,59	-0,004	t = -0,27	0,79
Sódio	log	-2,80	-0,24	t = -1,34	0,19	-0,002	t = -0,09	0,93
Cálcio	log	0,23	0,08	t = 0,41	0,68	-0,002	t = -0,09	0,93
Magnésio	log	-0,24	0,09	t = 0,53	0,59	0,008	t = 0,44	0,66
Potássio	log	-1,43	-0,03	t = -0,20	0,84	-0,007	t = -0,40	0,69
Alumínio	-	1,58	-0,18	t = -0,72	0,47	-0,01	t = -0,44	0,66
% saturação de bases	sqrt	4,63	-0,008	t = -0,02	0,98	0,01	t = 0,38	0,70

6. DISCUSSÃO

A maior densidade de ninhos ocorreu na área 2013, a restauração mais recente em relação a área de referência. A distribuição dos ninhos, em geral, foi aleatória. Os solos dos ninhos e controle não diferiram em suas características químicas, contudo o solo dos ninhos teve uma maior abundância de plântulas. Além disso, ninhos com maior atividade tiveram os solos com maior penetrabilidade. A maior densidade de ninhos em áreas recentemente restauradas pode ser um facilitador no caso de espécies dispersando sementes porque pode resultar em uma remoção maior na área e *Ectatomma permagnum* já é uma espécie conhecida por interagir com frutos (Peternelli *et al.*, 2004; Laviski *et al.*, 2021). A espécie foi observada removendo frutos na área de estudo. No entanto, sementes dispersas para os arredores dos ninhos de *Ectatomma permagnum* não se beneficiaram pela hipótese de dispersão direcionada (Giladi, 2006), já que os ninhos não foram microsítios enriquecidos em nutrientes. O solo dos ninhos nem sempre constitui uma vantagem para o desenvolvimento das plântulas (Horvitz & Schemske, 1986; Rice & Westoby, 1986).

A densidade de ninhos de *Ectatomma permagnum* nas áreas foi baixa de forma geral, similar a encontrada na espécie *E. opaciventre* em área de Cerrado (Pie, 2004). A área 2013 apresentou a maior densidade entre as áreas estudadas, com média de 0,015 ninhos por m², diferente da área de referência, que apresentou densidade menor. Em estudo com *E. ruidum* em áreas restauradas de mineração, a densidade de ninhos foi igual entre áreas restauradas de nove e vinte anos e áreas de referência em estação chuvosa (Dominguez-Haydar *et al.*, 2018). Contudo, esse estudo foi desenvolvido em floresta estacional seca, restringindo a densidade dos ninhos de *E. ruidum* na estação seca (Dominguez-Haydar *et al.*, 2018). A área restaurada mais recente em nosso estudo possui a maior abertura do dossel e isso pode facilitar a maior densidade de ninhos nesta área, já que espécies de *Ectatomma* preferem áreas com menor cobertura florestal (Zelikova & Breed, 2008; Schatz & Lachaud, 2008; Santamaría *et al.*, 2009). No entanto, esses dados devem ser analisados de forma cuidadosa já que nossos dados não devem ser extrapolados devido a limitações da amostragem.

A densidade encontrada nas áreas estudadas é cerca de 10 vezes menor do que os valores já encontrados para a espécie *E. permagnum* por Paiva & Brandão (1989). No entanto, o estudo com alta densidade de ninhos foi realizado em área urbana (Paiva & Brandão, 1989). A alta densidade de ninhos é uma característica marcante no gênero *Ectatomma* e muitas espécies tem preferência por áreas abertas, com baixa cobertura vegetal e/ou sistemas agrícolas (Zelikova & Breed, 2008; Schatz & Lachaud, 2008; Santamaría *et al.*, 2009). Ao contrário de outros gêneros,

capazes de realizar dispersão de sementes, e mais comuns em áreas sombreadas, como *Pachycondyla* e *Odontomachus* (Santamaría *et al.*, 2009; Almeida *et al.*, 2019). As áreas estudadas estão em restauração, e, apesar da área mais recente ter menor cobertura florestal, as áreas recuperaram parte da sua estrutura e características de uma floresta (Lameira *et al.*, 2019) e isso pode ser uma restrição para densidades de ninhos da espécie maiores do que as registradas. Contudo, nas áreas com tempo menor de restauração a espécie pode apresentar densidades maiores.

A localização dos ninhos pode ser um dos fatores de sucesso, ou não, da colônia, visto que isso é impactado pela abundância de recursos alimentares e pela competição local (Traniello & Levings, 1986; Schatz & Lachaud, 2008). Áreas com alta densidade de ninhos de uma espécie, onde a competição intraespecífica pode ser alta, favorecem uma distribuição regular, em que os ninhos tendem a se afastar mais para conseguir espaço adequado de forrageamento e evitar interações competitivas (Schatz & Lachaud, 2008). A distribuição aleatória dos ninhos é sugerida na ocorrência de baixa densidade de ninhos (Adams & Tschinkel, 1995; Schatz & Lachaud, 2008), o que ocorre neste estudo com *Ectatomma permagnum*. Apesar de, na distribuição local dos ninhos, a área 2004, com 19 anos de restauração, haver uma parcela com distribuição regular e outra com distribuição agregada, isso parece ser devido apenas ao baixo número de ninhos dessas parcelas (2 ninhos apenas em cada). A baixa densidade de ninhos limita as análises de distribuição e esses dados devem ser interpretados com cautela.

A ausência de distribuição regular não necessariamente significa ausência de competição (Adams & Tschinkel, 1995; Schatz & Lachaud, 2008). Contudo, Hubbel & Johnson (1977) relatam que abelhas com alta agressividade e com forrageamento com uso de feromônios apresentam distribuição regular, enquanto espécies com baixa agressividade apresentam distribuição aleatória ou regular. Outros trabalhos confirmaram essa hipótese (Schatz & Lachaud, 2008). *Ectatomma* é reconhecido como um gênero de espécies predadoras generalistas, mas não são dominantes em iscas, não interferindo no fluxo de outras espécies que chegam nas iscas, comportamento presente em *E. permagnum* (Silvestre *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2015). Portanto, a baixa dominância da espécie pode diminuir o número de interações antagonísticas entre indivíduos de ninhos diferentes e facilitar a distribuição aleatória dos ninhos.

Solo de ninhos de formigas geralmente são mais ricos em nutrientes que solos sem ninhos adjacentes (Farji-Brener & Werenkraut, 2017; Almeida *et al.*, 2019; Pirk *et al.*, 2020).

Isso ocorre devido ao acúmulo de materiais trazidos pelas formigas para os ninhos, que vão se decompor e aumentar a fertilidade do solo (Farji-Brener & Werenkraut, 2017; Almeida *et al.*, 2019). No entanto, esse não foi o resultado encontrado neste estudo. Ninhos de *E. permagnum* não foram mais ricos em nutrientes do que as áreas controle. Isso pode ser devido ao tamanho reduzido dos ninhos, que leva a um menor efeito dessa espécie sobre o solo. Diferente de espécies com ninhos extremamente grandes que apresentam um efeito acentuado sobre a fertilidade, como as cortadeiras (Moutinho *et al.*, 2003; Farji-Brener & Werenkraut, 2015; Farji-Brener & Werenkraut, 2017). A ausência de material de refugo externo pode ser uma variável que afetou nossos resultados, considerando que as lixeiras são o local com maior acúmulo de nutrientes (Farji-Brener, 2000; Farji-Brener & Werenkraut, 2017) e nosso estudo coletou o solo apenas superficialmente por ser o que está primeiramente disponível às plântulas (Farji-Brener & Werenkraut, 2017). Outro possível fator é a dieta carnívora de *E. permagnum* (Paiva & Brandão, 1989), com baixa coleta de materiais de origem vegetal, que aumentam mais a fertilidade do solo do que materiais de origem animal (Farji-Brener & Werenkraut, 2017). Contudo, a espécie coleta materiais de origem vegetal como frutos e sementes (Paternelli *et al.*, 2004; Laviski *et al.*, 2021).

A maior atividade das formigas esteve relacionada com o aumento da penetrabilidade dos solos dos ninhos de *E. permagnum*. Contudo, o solo dos ninhos não teve maior penetrabilidade. Isso pode ter ocorrido pela variação da atividade das formigas entre os ninhos da espécie (0 a 108 formigas/hora). Outros estudos encontraram maior penetrabilidade no solo de ninhos de espécies como *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* (Bottcher *et al.*, 2016; Magalhães *et al.*, 2018; Passos & Oliveira, 2004). Espécies com ninhos maiores tem maiores taxas de forrageio (Flanagan *et al.*, 2012) e é provável que isso ocorra com ninhos maiores da mesma espécie. Ninhos maiores levam a maior bioturbação do solo pela atividade das formigas (Nkem *et al.*, 2000; Almeida *et al.*, 2019).

Solo de ninhos aumentam o crescimento das plantas, mas possuem densidade e riqueza de plantas similar ao solo adjacente (Farji-Brener & Werenkraut, 2017). Contudo, solo de ninhos das formigas cortadeiras possuem efeitos similares sobre performance das plântulas, ou até mesmo negativos (Silva *et al.*, 2012; Farji-Brener & Werenkraut, 2015). De qualquer forma, espécies de cortadeiras mostram ter efeitos variados dependendo da espécie de planta (Meyer *et al.*, 2011; Farji-Brener & Tadey, 2017). Estudos com formigas coletoras e dispersoras secundárias de sementes mostram um efeito positivo na riqueza e abundância de plântulas em solos de ninhos (Passos & Oliveira, 2002; 2004; Magalhães *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019;

Pirk *et al.*, 2020). A maior abundância de plântulas nos ninhos de *E. permagnum* pode ser favorecida pela atividade de remoção de sementes realizada pela formiga, já que não é resultado da fertilidade do solo dos ninhos. A atração de espécies de *Ectatomma* para recursos açucarados pode ser um facilitador para a remoção de sementes não-mirmecocóricas na Mata Atlântica (Cogni *et al.*, 2000; Santamaría *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2017). Nesse bioma há diversas espécies, como do gênero *Miconia*, que não são ricas em lipídios, principal atrativo das formigas. A densidade de plântulas nos ninhos pode afetar negativamente a sobrevivência das plântulas de acordo com a mortalidade dependente da densidade (Almeida *et al.*, 2019) e deve ser um fator a ser considerado. Contudo, a sobrevivência de plântulas nos ninhos pode variar de acordo com a espécie de formiga e não ser afetada negativamente (Passos *et al.*, 2002).

Ninhos de *Ectatomma permagnum* apresentam baixa densidade em área de Mata Atlântica, com maiores densidades em áreas recentemente restauradas. A distribuição dos ninhos é aleatória. Esses resultados demonstram uma baixa dominância da espécie, como já indicado por Silvestre *et al.* (2003). Os ninhos de *E. permagnum* são inconspícuos e não alteram a fertilidade do solo, logo sementes levadas aos ninhos não são beneficiadas pela hipótese de dispersão direta (Giladi, 2006). Contudo, nossos resultados demonstram maior abundância de plântulas nos ninhos do que áreas controles, indicando a importância da atividade dessa formiga na remoção de diásporos. Mortalidade de plântulas devido a alta densidade nos ninhos deve ser um fator a ser analisado em trabalhos futuros. Outras espécies de poneromorfas já mostraram ter importante papel na dispersão em áreas de Mata Atlântica, principalmente em áreas que sofreram com impacto de atividades humanas (Passos & Oliveira, 2002; 2004; Almeida *et al.*, 2019). Assim, apesar das limitações quanto à densidade, podemos considerar *E. permagnum* uma espécie importante para o bom desenvolvimento de áreas restauradas.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, E. S. & TSCHINKEL, W. R. Density-dependent competition in fire ants: effects on colony survivorship and size variation. **Journal of Animal Ecology**, 64: 315-324, 1995. doi: 10.2307/5893

ALMEIDA, A.M. & R.A. FIGUEIREDO. Ants visit nectaries of *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae) in a Brazilian rainforest: effects on herbivory and pollination. **Brazilian Journal of Biology**, 63: 551-558, 2003. doi: 10.1590/S1519-69842003000400002

ALMEIDA, F.S.; ELIZALDE, L.; SILVA, L.M.S. & QUEIROZ, J.M. The effects of two abundant ant species on soil nutrients and seedling recruitment in Brazilian Atlantic Forest. **Revista Brasileira de Entomologia**, 63: 296-301, 2019. doi: 10.1016/j.rbe.2019.08.001

BACCARO, F. B.; FEITOSA, R. M.; FERNANDEZ, F.; FERNANDES, I. O.; IZZO, T. J.; SOUZA, J. P. & SOLAR, R. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: INPA, 2015.

BECK, H.; SNODGRASS, J. W. & THEBPANYA, P. Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. **Biological Conservation**, 163: 115–121, 2013. doi: 10.1016/j.biocon.2013.03.012

BLÜTHGEN, N.; VERHAAGH, M.; GOITÍA, W.; JAFFÉ, K.; MORAWET, W. & BARTHLOTT, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. **Oecologia**, 125: 229-240, 2000. doi: 10.1007/s004420000449

BOTTCHER, C.; PEIXOTO, P. E. C.; SILVA, W. R. & PIZO, M. A. Drivers of Spatial Variation in the Role of Ants as Secondary Seed Dispersers. **Environmental Entomology**, 1–8, 2016. doi:10.1093/ee/nvw058

CLARK, P. J. & EVANS, F. C. (1954). Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. **Ecology**, 35: 445-453, 1954. doi: 10.2307/1931034.

COGNI, R.; RAIMUNDO, R. L. G. & FREITAS, A. V. L. Daily activity of ants associated with the extrafloral nectaries of *Turnera ulmifolia* (Turneraceae) in a suburban area in Southeast Brazil. **Entomologist's Monthly Magazine**, 136: 141-147, 2000.

DAVIES, G. M. & GRAY, A. Don't let spurious accusations of pseudoreplication limit our ability to learn from natural experiments (and other messy kinds of ecological monitoring). **Ecology and Evolution**, 5: 5295-5304, 2015. doi: 10.1002/ece3.1782.

DEL-TORO, I.; RIBBONS, R. R.; PELINI, S. L. & FOREST, H. The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, 17: 133-146, 2012.

DEL TORO, I.; RIBBONS, R. R. & ELLISON, A. M. Ant-mediated ecosystem functions on a warmer planet: Effects on soil movement, decomposition and nutrient cycling. **Journal of Animal Ecology**, 84: 1233–1241, 2015. doi: 10.1111/1365-2656.12367

DOMINGUEZ-HAYDAR, Y.; GUTIERREZ-RAPALINO, B. & JIMÉNEZ, J. J. Density and Spatial Distribution of Nests of *Ectatomma ruidum* and *Pheidole fallax* (Hymenoptera: Formicidae), as Response to the Recovery of Coal Mine Areas. **Sociobiology**, 65: 415–421, 2018. doi: 10.13102/sociobiology.v65i3.2880

EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Serviço Nacional de levantamento e conservação de solos. *In: Manual de Métodos de Análise de Solo*. EMBRAPA, Rio de Janeiro, 1997.

FARJI-BRENER, A. G. The Importance of Where to Dump the Refuse : Seed Banks and Fine Roots in Nests of the Leaf-Cutting Ants *Atta cephalotes* and *A . colombica*. **Biotropica**, 32: 120–126, 2000. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00454.x

FARJI-BRENER, A. G. & TADEY, M. Consequences of leaf-cutting ants on plant fitness: integrating negative effects of herbivory and positive effects from soil improvement. **Insectes Sociaux**, 64: 45-54, 2017. doi: 10.1007/s00040-016-0510-2

FARJI-BRENER, A. G. & WERENKRAUT, V. A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. **Ecological Entomology**, 40: 150–158, 2015. doi:10.1111/een.12169

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

FEITOSA, R. M.; HORA, R. R.; DELABIE, J. H. C.; VALENZUELA, J. & FRESNEAU, D. A new social parasite in the ant genus *Ectatomma* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Zootaxa**, 1713: 47–52, 2008.

FLANAGAN, T. P.; LETENDRE, K.; BURNSIDE, W. R.; FRICKE, G. M. & MOSES, M. E. Quantifying the Effect of Colony Size and Food Distribution on Harvester Ant Foraging. **PLoS ONE**, 7: e39427, 2012. doi: 10.1371/journal.pone.0039427

GILADI, I. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, 112: 481–492, 2006. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14258.x

HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. **Oecologia**, 70: 318–320, 1986. doi: 10.1007/BF00379258

HUBBELL, S.P. & L.K. JOHNSON. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. **Ecology**, 58: 949-963, 1977. doi: 10.2307/1936917

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Mapas de Biomas do Brasil**. 2004. Disponível em: < www.ibge.gov.br > Acesso em 10/06/2019.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Mapa físico do Estado do Rio de Janeiro**. 2009. Disponível em: < www.ibge.gov.br > Acesso em 14/04/2020.

LAMEIRA, L. L.; FERREIRA, F. C. G.; FILARDI, R. A. E.; QUEIROZ, J. M. & SANSEVERO, J. B. B. Plant-canopy effects on natural regeneration in sites under restoration: Do tree species matter? **Floresta e Ambiente**, 26: e20180398, 2019. doi: 10.1590/2179-8087.039818

LAVISKI, B. F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J. & NUNES-FREITAS, A. F. Structure of ant-diaspore networks and their functional outcomes in a Brazilian Atlantic Forest. **Sociobiology**, 68: e7104, 2021. doi: 10.13102/SOCIOBIOLOGY.V68I3.7104

MAGALHÃES, V. B.; ESPÍRITOSANTO, N. B.; SALLES, L. F. P.; SOARES-JR, H. & OLIVEIRA, P. S. Secondary seed dispersal by ants in Neotropical cerrado savanna: species-specific effects on seeds and seedlings of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae). **Ecological Entomology**, 43: 665–674, 2018. doi:10.1111/een.12640

MARKL, J. S.; SCHLEUNING, M.; FORGET, P. M.; JORDANO, P.; LAMBERT, J. E.; TRAVESET, A.; WRIGHT, S. J. & BÖHNING-GAESE, K. Meta-Analysis of the Effects of Human Disturbance on Seed Dispersal by Animals. **Conservation Biology**, 26: 1072–1081, 2012. doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01927.x

MEYER, S. T.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. & WIRTH, R. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. **Austral Ecology**, 36: 779–790, 2011. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02217.x

MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. A. Influence of Leaf-Cutting Ant Nests on Secondary Forest Growth and Soil Properties in Amazonia. **Ecology**, 84: 1265-1276, 2003. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[1265:IOLANO]2.0.CO;2

NETTEL-HERNANZ, A.; LACHAUD, J-P.; FRESNEAU, F.; LÓPEZ-MUÑOZ, R. A. & POTEAUX, C. Biogeography, cryptic diversity, and queen dimorphism evolution of the

Neotropical ant genus *Ectatomma* Smith, 1958 (Formicidae, Ectatomminae). **Organisms Diversity & Evolution**, 15: 543-553, 2015. doi: 10.1007/s13127-015-0215-9

NKEM, J.N.; BRUYN, L.A.L.; GRANT, C.D. & HULUGALLE, N.R. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. **Pedobiologia**, 44: 609-621, 2000. doi: 10.1078/S0031-4056(04)70075-X

PAIVA, R. V. S. & BRANDÃO, C. R. F. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 49: 783-792, 1989.

PASSOS, L. & OLIVEIRA, P.S. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, 90: 517-528, 2002. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00687.x

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. doi: 10.1007/s00442-004-1531-5

PETERNELLI, E. F. O.; LUCIA, T. M. C. D. & MARTINS, S. V. Espécies de formigas que interagem com as sementes de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). **Revista Árvore**, 28: 733–738, 2004.

PIE, M. R. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, 38: 717-729, 2004. doi: 10.1080/0022293021000041699

PIRK, G.I.; ELIZALDE, L.; LESCANO, M.N & WERENKRAUT, V. Essential but invisible: non-apparent but widespread ant nests favour soil nutrients and plant growth in semi-arid áreas. **Ecological Entomology**, 45: 1408-1417, 2020. doi: 10.1111/een.12925

POTEAUX, C.; PRADA-ACHIARDI, F. C.; FERNÁNDEZ, F. & LACHAUD, J. -P. Diversidade genética e fenotípica no gênero *Ectatomma*. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (Orgs.). **As formigas poneromorfas do Brasil**. Editus: Ilhéus-BA, 2015.

RICE, B. & WESTOBY, M. Evidence against the hypothesis that ant-dispersed seed reach nutriente-enriched microsites. **Ecology**, 67: 1270-1274, 1986. doi: 10.2307/1938682

ROSUMEK, F. B. Natural History of Ants: What We (do not) Know about Trophic and Temporal Niches of Neotropical Species. **Sociobiology**, 64: 244–255, 2017. doi: 10.13102/sociobiology.v64i3.1623

SANTAMARÍA, C.; ARMBRECH, I. & LACHAUD, J. P. Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. **Sociobiology**, 53: 517-541, 2009.

SCHATZ, B. & LACHAUD, J-P. Effect of High Nest Density on Spatial Relationships in Two Dominant Ectatommine Ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, 51: 623-643, 2008.

SILVA, P. S. D.; LEAL, I. R.; WIRTH, R.; MELO, F. P. L. & TABARELLI, M. Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, 28: 361–368, 2012. doi: 10.1017/S0266467412000259

SILVA, R.R.; SILVESTRE, R.; BRANDÃO, C.R.F.; MORINI, M.S.C. & DELABIE, J.H.C. Grupos tróficos e guildas em formigas poneromorfas. *In*: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (Orgs.). **As formigas poneromorfas do Brasil**. Editus: Ilhéus-BA, 2015

SILVA, E.O.; FEIO, A.C.; CARDOSO-GUSTAVSON, P.; MILWARD-DE-AZEVEDO, M.A.; SANTOS, J.U.M. & DIAS, A.C.A.A. Extrafloral nectaries and plant–insect interactions in *Passiflora* L. (Passifloraceae). **Brazilian Journal of Botany**, 40: 331–340, 2017. doi:10.1007/s40415-016-0329-0

SILVESTRE, R.; BRANDÃO, C.R.F. & SILVA, R.R. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. *In*: FERNÁNDEZ, F. (ed). **Introducción a las Hormigas de la región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt: Bogotá, Colombia, 2003.

SMITH-GILL, S.J. Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog *Rana pipiens*. II. Wild type and mutant cell-specific patterns. **Journal of Morphology**, 146: 35-54, 1975. doi: jmor.1051460103

TRANIELLO, J.F.A. & LEVINGS, S.C. Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. **Oecologia**, 69: 413-419, 1986. doi: 10.1007/BF00377064

ZELIKOVA, T. J. & BREED, M. D. Effects of habitat disturbance on ant community composition and seed dispersal by ants in a tropical dry forest in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, 24: 309–316, 2008. doi: 10.1017/S0266467408004999

3. CONCLUSÕES GERAIS

O estudo mostrou que o processo de dispersão secundária por formigas está sendo recuperado nas áreas restauradas e se encontra de forma semelhante às áreas de referência de 40 anos. As interações com diásporos naturais são influenciadas por vários fatores estruturais da vegetação e da comunidade de artrópodes. A dominância das interações por *Solenopsis invicta*, espécie altamente generalista, indica que as interações de diásporos com formigas ainda estão em recuperação e limitados pela alta dominância da espécie. Poucas espécies de plantas foram centrais nas redes em áreas restauradas e sugerem o uso de mais espécies de plantas zoocóricas, que possam ser usadas por formigas e outros dispersores e facilitar o processo de recuperação das áreas.

O uso de frutos artificiais para avaliação das interações com formigas mostrou, similarmente ao capítulo 1, que as interações ocorrem em número similar em ambos habitats – restaurados e referências – estando limitadas pela comunidade de formigas em recuperação e dominadas por poucas espécies altamente generalistas. A dominância por poucas espécies de formigas pode ser um fator limitante para a remoção dos frutos. A ausência de diferenças entre os habitats demonstra que o serviço ecossistêmico está sendo realizado em toda paisagem, seguindo seu processo de recuperação. Contudo, a composição diferente de espécies nas interações pode indicar que etapas subsequentes da dispersão podem ter destinos diferentes em cada habitat. Estudos futuros que analisem o efeito da presença de espécies dominantes sobre as interações, seja com frutos naturais ou artificiais, podem esclarecer o papel dessas espécies com alta frequência e seus efeitos sobre a comunidade de plântulas.

A análise dos ninhos de *Ectatomma permagnum* mostrou que a espécie ocorre em baixa densidade na área de estudo e com distribuição aleatória, indicando baixa competição intraespecífica. A área recentemente restaurada apresentou maior densidade de ninhos do que as outras áreas provavelmente devido à maior abertura do dossel nesta área, já que *E. permagnum* tem preferência por áreas abertas. A espécie não alterou os nutrientes no solo dos ninhos comparado a áreas controle, não sendo uma espécie que intensifica a fertilidade do solo, diferente de outras já estudadas. Contudo, *E. permagnum* aumenta o número de plântulas em áreas dos ninhos, favorecendo o recrutamento de plântulas. Sua atividade com remoção de sementes deve criar condições para o maior estabelecimento de plântulas nos ninhos. Sendo assim, a espécie parece ter papel positivo na dispersão de plantas e na restauração de áreas. Estudos futuros que verifiquem efeitos dos ninhos da espécie sobre outros nutrientes do solo e se outras espécies do gênero *Ectatomma* podem contribuir para esse papel podem ser úteis para

esclarecer a contribuição dessas espécies para comunidade de plântulas. Ainda mais considerando paisagens que já sofreram impactos, onde outras espécies dispersoras não são tão frequentes.