

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

**DISSERTAÇÃO**

**PADRÕES DE COOCORRÊNCIA DE ESPÉCIES DE FORMIGAS  
DE SOLO EM REFLORESTAMENTO DE MATA ATLÂNTICA DE  
PEQUENA ESCALA ESPACIAL**

Ricardino da Conceição Neto

2021



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

**PADRÕES DE COOCORRÊNCIA DE ESPÉCIES DE FORMIGAS DE  
SOLO EM REFLORESTAMENTO DE MATA ATLÂNTICA DE  
PEQUENA ESCALA ESPACIAL**

**RICARDINO DA CONCEIÇÃO NETO**

*Sob a Orientação do Professor*

**Dr. Jarbas Marçal de Queiroz**

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

Seropédica, RJ  
Fevereiro de 2021

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

Ficha catalográfica elaborada com os dados fornecidos pelo autor

C744p

Conceição Neto, Ricardino da, 1989-  
Padrões de coocorrência de espécies de formigas de  
solo em reflorestamento de Mata Atlântica de pequena  
escala espacial / Ricardino da Conceição Neto. -  
Seropédica, 2021.  
48 f.: il.

Orientador: Jarbas Marçal de Queiroz.  
Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal Rural  
do Rio de Janeiro, Pós-Graduação em Biologia Animal,  
2021.

1. Filtros ambientais. 2. Competição. 3.  
Restauração. 4. Mata Atlântica. I. Queiroz, Jarbas  
Marçal de, 1968-, orient. II Universidade Federal  
Rural do Rio de Janeiro. Pós-Graduação em Biologia  
Animal III. Título.

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



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**



**TERMO Nº 141 / 2021 - PPGBA (12.28.01.00.00.00.42)**

**Nº do Protocolo: 23083.011368/2021-69**

**Seropédica-RJ, 18 de fevereiro de 2021.**

Seropédica, 15 de fevereiro de 2021

**RICARDINO DA CONCEIÇÃO NETO**

Dissertação submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre(a)**, no Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade Animal.

**DISSERTAÇÃO APROVADA EM 12/02/2021**

Conforme deliberação número 001/2020 da PROPPG, de 30/06/2020, tendo em vista a implementação de trabalho remoto e durante a vigência do período de suspensão das atividades acadêmicas presenciais, em virtude das medidas adotadas para reduzir a propagação da pandemia de Covid-19, nas versões finais das teses e dissertações as assinaturas originais dos membros da banca examinadora poderão ser substituídas por documento(s) com assinaturas eletrônicas. Estas devem ser feitas na própria folha de assinaturas, através do SIPAC, ou do Sistema Eletrônico de Informações (SEI) e neste caso a folha com a assinatura deve constar como anexo ao final da tese / dissertação.

JARBAS MARÇAL DE QUEIROZ  
(Orientador)

ANDRE FELIPPE NUNES DE FREITAS

ANDRÉ BARBOSA VARGAS - UNIFOA

RODOLFO CESAR REAL DE ABREU

**(Assinado digitalmente em 18/02/2021 16:26 )**

ANDRE FELIPPE NUNES DE FREITAS  
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR  
PPGPDS (12.28.01.00.00.00.00.28)  
Matrícula: 1481720

**(Assinado digitalmente em 18/02/2021 14:51 )**

JARBAS MARÇAL DE QUEIROZ  
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR  
DeptCAmb (12.28.01.00.00.00.00.29)  
Matrícula: 1356331

**(Assinado digitalmente em 18/02/2021 11:17 )**

RODOLFO CESAR REAL DE ABREU  
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR  
DeptCAmb (12.28.01.00.00.00.00.29)  
Matrícula: 3155350

**(Assinado digitalmente em 18/02/2021 13:43 )**

ANDRÉ BARBOSA VARGAS  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 077.074.477-00

Para verificar a autenticidade deste documento entre em  
<https://sipac.ufrj.br/public/documentos/index.jsp> informando seu número: **141**, ano:  
**2021**, tipo: **TERMO**, data de emissão: **18/02/2021** e o código de verificação: **4cf7512864**

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço aos meus pais, Silvio e Maria, por me apoiarem em todos os momentos da vida, em minhas escolhas e decisões mesmo com pouca compreensão do que é a vida acadêmica.

Ao Prof. Jarbas Marçal de Queiroz, por me receber e permitir o desenvolvimento deste trabalho em seu laboratório. Pelo investimento de seu tempo, tutoria, oportunidade e principalmente por todos os conselhos e ensinamentos que possibilitaram meu crescimento pessoal e acadêmico.

Ao meu orientador da graduação Prof. Carlos Alberto dos Santos Souza, pelos boas conversas, conselhos e apoio no decorrer da minha jornada acadêmica.

Aos meus companheiros do dia-a-dia no Laboratório de Ecologia, Conservação e Mirmecologia da UFRRJ. Paula, Eder, Adriano, Mariana Casimiro, Mariana Romanini, Bianca, Raquel, Vinicius, Mary e Rodrigo pela amizade e carinho, assim como pela ajuda na realização das atividades de campo, laboratório e muitos aprendizados proporcionados, e, pelos bons momentos de descontração.

À toda equipe da Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA), que foram de fundamental importância para a realização deste trabalho. Um agradecimento especial para os presidentes da reserva, Nicholas Locke e Raquel Locke, que sempre foram extremamente amáveis e solícitos.

À Dr<sup>a</sup>. Maria Elizabeth Fernandez Correa, por possibilitar o uso das instalações do Laboratório de Fauna de Solo – Embrapa Agrobiologia, e, em especial ao técnico de laboratório Roberto Silva, por me orientar e auxiliar no uso dos equipamentos do laboratório.

Aos Drs. Jacques Delabie e Rodrigo Machado Feitosa, e também aos integrantes do Laboratório de Sistemática e Biologia de Formigas da Universidade Federal do Paraná (UFPR). Sem a ajuda deles na devida identificação e confirmação taxonômica das espécies de formigas este trabalho não seria possível.

Ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal e a Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, pela oportunidade de realização do curso de mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado e pelo apoio financeiro.

Agradeço, também, aos membros da banca examinadora, pela disponibilidade e por enriquecer o trabalho através de suas sugestões.

Por fim, agradeço a todos que fizeram parte do desenvolvimento deste trabalho direta ou indiretamente.

## RESUMO

CONCEIÇÃO-NETO, Ricardino. **Padrões de coocorrência de espécies de formigas de solo em reflorestamento de Mata Atlântica de pequena escala espacial** 2021. 48p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2021.

O uso de modelos nulos na análise de padrões de coocorrência tornou-se uma alternativa viável para se avaliar a estrutura de comunidades. As comunidades locais são formadas a partir do pool regional de espécies sob a influência de vários fatores. Nosso estudo investigou alguns fatores que podem influenciar a formação da comunidade local de formigas de solo, utilizando matrizes de presença/ausência obtidas de uma floresta plantada no sudeste do Brasil. Analisamos os padrões de coocorrência de 52 espécies de formigas, de acordo com as guildas, tipos de habitat, períodos de amostragem e algoritmos de randomização. O padrão aleatório de distribuição das espécies predominou na comunidade, perfazendo 70% dos resultados, seguido pela segregação, com 21,7%, e padrão de agregação, com 8,3% dos resultados. Os padrões de coocorrência não aleatórios foram mais frequentes para formigas onívoras, habitats heterogêneos, período seco e algoritmo de randomização fixo-fixo. As frequências de agregação e segregação foram quase as mesmas entre as guildas de formigas, prevalecendo os padrões de segregação em todos os casos. Matrizes de habitat heterogêneos mostraram muito mais segregação do que agregação de pares de espécies, enquanto os resultados para as matrizes de habitat homogêneos eram dependentes das espécies de árvores. Quanto aos períodos de amostragem, encontramos apenas segregação no período chuvoso, enquanto no período seco, os padrões de agregação e segregação ocorreram com pequenas diferenças nas frequências. Padrões de coocorrência agregado dos pares formigas nunca foram encontrados no algoritmo fixo-fixo. Nossos resultados mostraram a importância de analisar vários fatores ao usar padrões de coocorrência de espécies para entender a formação de comunidades locais. Embora a comunidade de formigas demonstre na maioria dos casos uma estrutura aleatória na distribuição de pares de espécies, mesmo trabalhando em pequena escala espacial, encontramos evidências a favor da hipótese de especialização arbórea, sugerindo a importância do uso de diferentes espécies arbóreas em projetos de restauração para recuperar a diversidade de espécies de formigas fundamentais para o bom funcionamento do ecossistema.

**Palavras-chave:** filtros ambientais, competição, restauração, Mata Atlântica.

## ABSTRACT

CONCEIÇÃO-NETO, Ricardino. **Patterns of cooccurrence of species of soil ants in reforestation of small-scale Atlantic Forest** 2021. 48p. Dissertation (Master Science in Animal Biology). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2021.

The use of null models in analyzes of co-occurrence patterns has become a viable alternative to evaluate community structures. Local communities are formed from the regional species pool under the influence of several factors. Our study investigated some factors that may influence local ground-dwelling ant community formation using presence/absence matrices obtained from a planted forest in southeastern Brazil. We analyzed occurrence patterns of 52 ant species according to ant guilds, habitat types, sampling time, and randomization algorithms. The random pattern of species distribution predominated in the community, making up 70% of the results, followed by segregation, with 21.7%, and aggregation pattern, with 8.3% of the results. Non-random co-occurrence patterns were more frequent for omnivorous ants, heterogeneous habitats, dry period, and fixed-fixed randomization algorithm. The frequencies of aggregation and segregation were almost the same between ant guilds, with segregation patterns prevailing in all cases. Heterogeneous habitat matrices showed much more segregation than an aggregation of species pairs, whereas the results for the homogeneous habitat matrices were dependent upon tree species. Regarding the sampling time, we found only segregation in the rainy, whereas in the dry period, aggregation and segregation patterns occurred with small differences in frequencies. Aggregation species co-occurrence patterns of ants were never found in the fixed-fixed algorithm. Our results showed the importance of analyzing several factors when using species co-occurrence patterns to understand the formation of local communities. Although ant community demonstrates in most cases a random structure in the distribution of species pairs, even working on a small spatial scale, we found evidence in favor of the tree specialization hypothesis, suggesting the importance of using different tree species in restoration projects to recover the diversity of ant species that are fundamental for the good functional of the ecosystem.

**Keywords:** environmental filters, competition, restoration, Atlantic forest.

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Lista de ocorrência de todas as espécies de formigas do estudo, por habitat e período de amostragem. Presença: 1, Ausência: 0; **GG:** *Guarea guidonia*, **IE:** *Inga edulis*, **PG:** *Piptadenia gonoacantha*, **NM:** *Nectandra membranacea*.....14
- Tabela 2.** Valores de mínimo, máximo, médio e erro padrão de formigas por espécie arbórea.....17
- Tabela 3.** Resumo das análises de coocorrência de assembleias de formigas em diferentes habitats durante os períodos seco e chuvoso, usando os algoritmos de randomização fixo-fixo (FF) e fixo-equiprovável (FE). P inferior da cauda (PIC) e P superior da cauda (PSC) mostram a probabilidade da cauda de obter, por acaso, um índice observado (IO), respectivamente, menor ou maior que a média do índice simulado (MIS). PIC <0,05 indica padrão de coocorrência significativamente agregado e PSC <0,05 indica padrão de coocorrência significativamente segregado.....18



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização geográfica da Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) no município de Cachoeiras de Macacu (22°27'3.41 "S, 42°46'28.17" O), estado do Rio de Janeiro, Região sudeste do Brasil.....4
- Figura 2.** A Reserva ecológica de Guapiaçu (REGUA) está inserida no Bioma de Mata Atlântica e apresenta fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa com variações de altitude entre 20 e 2000 metros acima do nível do mar.....5
- Figura 3.** Climograma para o ano de 2018, elaborado com base no conjunto de dados históricos de monitoramento climático mensal automático nas estações meteorológicas próximas à Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA). Os dados apresentados são baseados na média dos valores de precipitação (mm) e na média de temperatura (C°) mensal das estações Teresópolis (A618), Nova Friburgo (A624), Silva Jardim (A659) (distancias aproximadas em relação a REGUA de 22, 16 e 40 km, respectivamente); dados disponíveis em INMET (2021). As Barras representam os valores de precipitação (mm) e a linha com marcadores representa os valores médios de temperatura (C°). As coletas foram realizadas nos meses de \*abril (estações chuvosa) e \*setembro (estação seca).....6
- Figura 4.** Mapa da distribuição georreferenciada dos pontos de amostragem de formigas para cada habitat de estudo na REGUA (Reserva Ecológica de Guapiaçu). **GG:** *Guarea guidonia*; **IE:** *Inga edulis*; **NM:** *Nectandra membranacea*; **PG:** *Piptadenia gonoacantha*.....7
- Figura 5.** Processos da amostragem de formigas com auxílio de mini-Winkler. **A:** Coleta da serapilheira; **B:** Peneiração; **C:** Cabines de extração (a serapilheira coletada permaneceu por 48 horas no processo de extração das formigas).....9
- Figura 6.** Amostragem de formigas com auxílio de armadilhas do tipo *pitfall*. As armadilhas foram recolhidas após 48 horas no ambiente.....10
- Figura 7.** Processo de amostragem de formigas com auxílio de funis de Berlese-Tüllgren. **A:** Extração e armazenamento para transporte do solo; **B:** Funis de Berlese-Tüllgren. Na imagem, somente os que apresentam as luzes acessas estão com o solo coletado, logo são os que estão em processo de extração das formigas. A extração decorreu por 7 dias consecutivos.....10
- Figura 8.** Processamento em laboratório das formigas coletas em campo. **A:** Triagem e identificação das espécies de formigas; **B:** Caixa entomológica com as espécies de formigas identificadas.....11
- Figura 9.** Frequências de padrões não aleatórios (agregação e segregação) das 52 espécies de formigas submetidas a análises de coocorrência por modelos nulos em função da assembleia de formigas, tipo de habitat, período de amostragem e algoritmos de randomização das matrizes

nulas. Tipos de habitat - **GG:** *Guarea guidonia*, **IE:** *Inga edulis*, **PG:** *Piptadenia gonoacantha*,  
**NM:** *Nectandra membranacea*; Algoritmos de randomização – **FE:** Fixo-equiprovável, **FF:**  
Fixo-fixo.....21

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>4</b>
2.1	Local de Estudo .....	4
2.2	Amostragem de formigas .....	5
2.3	Gestão de dados.....	11
2.4	Análise de dados.....	12
<b>3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>14</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>22</b>
<b>5</b>	<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>26</b>
<b>6</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>27</b>

# 1 INTRODUÇÃO

As formigas são organismos frequentemente estudados quando se quer entender os possíveis fatores que regulam a formação das comunidades locais. A escolha destes organismos se deve à sua abundância, diversidade e importância funcional para os ecossistemas terrestres, especialmente nos trópicos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; ARMBRECHT et al., 2004; SUMPTER, 2006). Processos estocásticos e determinísticos estão envolvidos na formação e estruturação de comunidades locais a partir do pool de espécies regionais (VELLEND, 2016). A capacidade de dispersão de espécies (HAKALA et al., 2019) e filtros ambientais, através de fatores bióticos e abióticos (WALTHER, 2010; CALCATERRA et al., 2016; MITTELBAACH & MCGILL, 2019), entre outros, afetam a montagem de comunidades locais e seu estudo é um tema central em ecologia de comunidades (WEIHER & KEDDY, 2001).

Não é fácil estudar experimentalmente as regras que governam a montagem de comunidades de organismos com ciclo de vida complexo, como é o caso das formigas, e o uso de modelos nulos em análises de padrões de coocorrência, apesar das controvérsias, tornou-se uma alternativa viável (GOTELLI & GRAVES, 1996; GOTELLI, 2000). No entanto, a detecção imperfeita de espécies no ambiente pode se tornar um problema para o estudo de padrões comunitários (BESTELMEYER et al., 2000). A escala dimensional do estudo (BACCARO & FERRAZ, 2013), variações climáticas sazonais (LEVINGS, 1983; VARGAS et al., 2007) e técnicas de amostragem (DELABIE et al., 2000; AGOSTI et al., 2000) podem afetar a detecção de espécies no meio ambiente. Portanto, a amostragem em mais de uma estação e o uso de técnicas complementares são mais eficazes, reduzindo problemas devido à detecção imperfeita no estudo de assembleias de formigas (DELABIE et al., 2000; FISHER et al., 2000).

A maioria das espécies de formigas possui colônias com ninhos sésseis e o movimento das espécies no ambiente se deve principalmente à dispersão de jovens rainhas aladas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). As distâncias alcançadas na dispersão das formigas estão relacionadas às diferenças anatômicas e morfológicas de cada espécie (HAKALA et al., 2019), mas também podem ser influenciadas pelo tipo de habitat e pelas interações com outras espécies (COLE, 1983; CALCATERRA et al., 2016; HAKALA et al., 2019). Os efeitos dos filtros ambientais na formação de comunidades locais de formigas podem envolver interações como competição, predação e parasitismo (COLE, 1983; BUSCHINGER, 2009; CERDÁ & DEJEAN, 2011); além disso, a estrutura do habitat afeta o suprimento de recursos e as

condições abióticas que, juntas, podem influenciar a formação das comunidades locais (ANDERSEN, 1995; RÍOS-CASANOVA et al., 2006, LOPES & VASCONCELOS, 2008). Portanto, o conjunto de fatores que podem atuar na formação das comunidades locais de formigas é variado e avaliar quais são os mais importantes e em que condições é um grande desafio no estudo das assembleias de formigas (CERDÁ et al., 2013 )

Em geral, estudos que avaliaram a coocorrência de espécies de formigas geralmente são direcionados a um grupo ou estrato específico do ambiente e não a toda a comunidade (DÁTTILO & IZZO, 2012; DEJEAN et al., 2015; ELLWOOD et al., 2016; YUSAH et al., 2018). Formigas arbóreas têm recebido alguma atenção em estudos que visam entender a formação de comunidades locais de formigas por meio da análise de modelos nulos. As formigas nos estratos arbóreos estão geralmente distribuídas em mosaicos de espécies altamente dominantes e adaptadas a este habitat limitante (DEJEAN et al., 2015). Estudos com formigas arbóreas relataram resultados mostrando aleatoriedade, segregação ou agregação de pares de espécies (RIBAS & SCHOEREDER, 2002; CAMAROTA et al., 2016; RAHIM & OHKAWARA, 2019). Por outro lado, as florestas tropicais têm a maioria das espécies de formigas vivendo na interface entre a serapilheira e o solo (KASPARI, 1996; SILVA & BRANDÃO et al., 2010). O habitat das formigas que habitam o solo pode variar bastante em suas condições bióticas e abióticas (EHRENFELD, 2003; DONOSO et al., 2010; SILVA & BRANDÃO et al., 2010), o que supostamente poderia levar a diferentes resultados na análise da estrutura da comunidade.

Embora os estudos falhem em demonstrar as árvores como modelos para as comunidades de artrópodes da serapilheira (por exemplo, DONOSO et al., 2010), a ecologia das formigas prevê possíveis efeitos das características das árvores nas formigas que habitam o solo (KASPARI, 2000). Vários estudos sobre a diversidade de formigas que habitam o solo mostraram a importância da serapilheira para os padrões na estrutura da comunidade de formigas (por exemplo, VARGAS et al., 2007). A serapilheira é um recurso para as espécies de formigas, proporcionando alimento e abrigo, e a sua composição e a quantidade pode variar dependendo da espécie de árvore (EHRENFELD, 2003; DONOSO et al., 2010; MEJÍA-DOMÍNGUEZ et al., 2011). Variações sazonais nas características fenológicas de diferentes espécies de árvores (LOWMAN, 1988) podem resultar em impactos sobre fatores ambientais importantes para a comunidade de formigas, como disponibilidade de comida e abrigo. As diferenças na abertura do dossel entre espécies de árvores podem criar microsítios com variação na radiação solar e umidade do solo (MEJÍA-DOMÍNGUEZ et al., 2011), e é capaz de

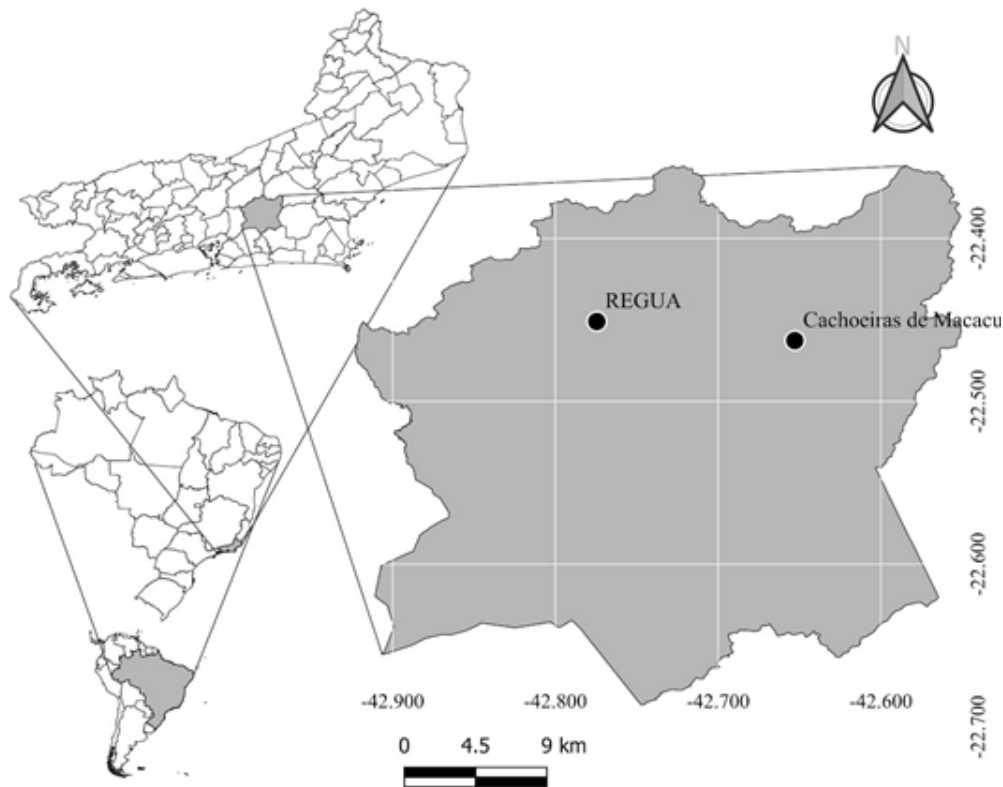
influenciar a comunidade de formigas (LEVINGS, 1983). Portanto, análises dos efeitos das árvores em outros componentes da biodiversidade podem ser especialmente relevantes para a ecologia de restauração das florestas.

Projetos de restauração ecológica são uma grande oportunidade para investigar padrões e mecanismos no processo de montagem de comunidades (YOUNG et al., 2001). As áreas de reflorestamento representam ambientes com uma história conhecida, o que pode facilitar a interpretação de padrões na ocorrência de espécies de formigas nas comunidades locais. Neste trabalho, estudamos a formação da comunidade local de formigas em uma floresta tropical restaurada, analisando os padrões de coocorrência de espécies de formigas que habitam o solo. A região tem um histórico de perda de floresta para produção agrícola (AZEVEDO et al., 2018), o que torna o monitoramento da comunidade de formigas uma ferramenta valiosa para entender o desempenho dos processos de restauração florestal, visto que a comunidade de formigas pode indicar a qualidade ambiental (ANDERSEN & MAJER, 2004; CASIMIRO et al., 2019). As espécies de formigas que habitam o solo são membros importantes da teia alimentar marrom, participam do processo de ciclagem de nutrientes através da decomposição da matéria orgânica da serapilheira, além de serem consideradas engenheiras de ecossistemas por sua capacidade de manter ou restaurar a qualidade do solo (DONOSO et al., 2010, FOLGARAIT, 1998, LOBRY DE BRUYN, 1999), tornando seu estudo relevante para a ecologia dos ecossistemas florestais. Portanto, concentramos nosso estudo em possíveis fatores que podem influenciar a distribuição de espécies nas assembleias de formigas que habitam o solo, tentando desvendar os efeitos de vários componentes ambientais. Utilizamos a abordagem de modelos nulos, testando dois algoritmos de randomização, para estudar a influência das espécies das árvores e o período de amostragem nos padrões de coocorrência de espécies de diferentes guildas de formigas. O estudo teve por objetivo investigar como diferentes fatores ambientais atuam sobre a coocorrência de espécies de formigas que habitam o solo. Os objetivos específicos consistiram em avaliar os padrões de coocorrência das espécies na comunidade de formigas de solo em função: de diferentes espécies de árvores utilizadas em reflorestamento de Mata Atlântica; do período de coleta, considerando as diferenças sazonais; da distribuição das espécies na comunidade e estruturação intraguilda; dos algoritmos de randomização empregados na formação de matrizes nulas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Local de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA), localizada no município de Cachoeiras de Macacu ( $22^{\circ}27'3.41''\text{S}$ ,  $42^{\circ}46'28.17''\text{O}$ ), estado do Rio de Janeiro, região sudeste do Brasil (Figura 1). A região apresenta verões chuvosos e invernos secos. A precipitação anual é de 2.050 mm, variando entre 60 mm em julho e 338 mm em fevereiro, sendo janeiro o mês mais quente ( $25,3^{\circ}\text{C}$ ) e julho o mais frio ( $17,9^{\circ}\text{C}$ ) (AZEVEDO et al., 2018). A REGUA encontra-se no bioma Mata Atlântica, apresentando fitofisionomias características da floresta Ombrófila Densa, com altitudes que variam de 20 a 2.000 m acima do nível do mar (VELOSO et al., 1991). A cobertura florestal das áreas baixas é bastante fragmentada, sendo intercalada com pastagens, áreas agrícolas e áreas em processo de restauração florestal (ROCHA et al., 2007, ALMEIDA-GOMES & ROCHA 2014, AZEVEDO et al., 2018) (Figura 2).



**Figura 1.** Localização geográfica da Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) no município de Cachoeiras de Macacu ( $22^{\circ}27'3.41''\text{S}$ ,  $42^{\circ}46'28.17''\text{O}$ ), estado do Rio de

Janeiro, Região sudeste do Brasil.



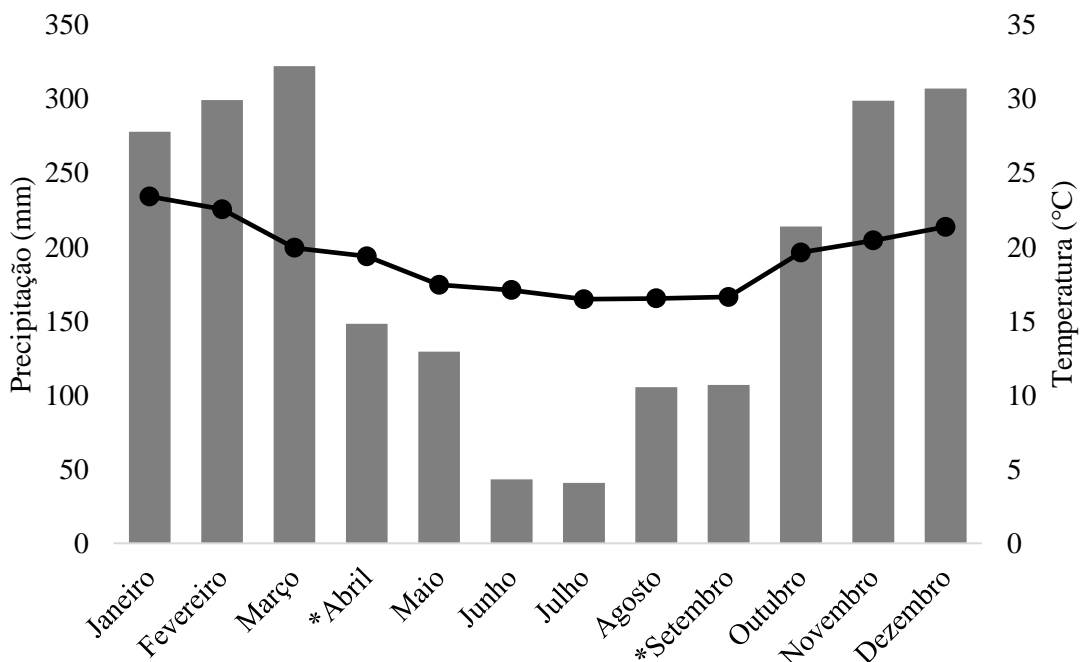
**Figura 2.** A Reserva ecológica de Guapiaçu (REGUA) está inserida no Bioma de Mata Atlântica e apresenta fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa com variações de altitude entre 20 e 2000 metros acima do nível do mar.

## 2.2 Amostragem de formigas

O estudo foi realizado em uma área de restauração florestal com 12 anos de idade e 3,4 hectares de tamanho (ver mais detalhes em AZEVEDO et al., 2018). As coletas de formigas foram realizadas no ano de 2018, em abril e setembro (estação chuvosa e seca, respectivamente) (Figura 3). Foram coletadas amostras no solo/serapilheira abaixo do dossel de 44 árvores distribuídas em quatro espécies: *Guarea guidonia* (L.) Sleumer (GG) (n = 12); *Inga edulis* Mart (IE) (n = 12); *Nectandra membranacea* (Swartz) Giseb. (NM) (n = 10); e *Piptadenia gonoacantha* (Mart) JF Marc. (PG) (n = 10) (Figura 4). Foram escolhidas árvores com circunferência superior a 30 cm a altura do peito. Para garantir que a maior parte da serapilheira fosse composta por material da árvore focal, todas as amostras foram coletadas a uma distância de 1 m do tronco da árvore (de acordo com DONOSO et al., 2010); com uma distância variável entre as árvores conforme disposição dos indivíduos na matriz ambiental (Figura 4), porém mantivemos a distância mínima de 5 m para aqueles indivíduos com maior proximidade e selecionamos as árvores com pouca ou nenhuma sobreposição de copas com as árvores

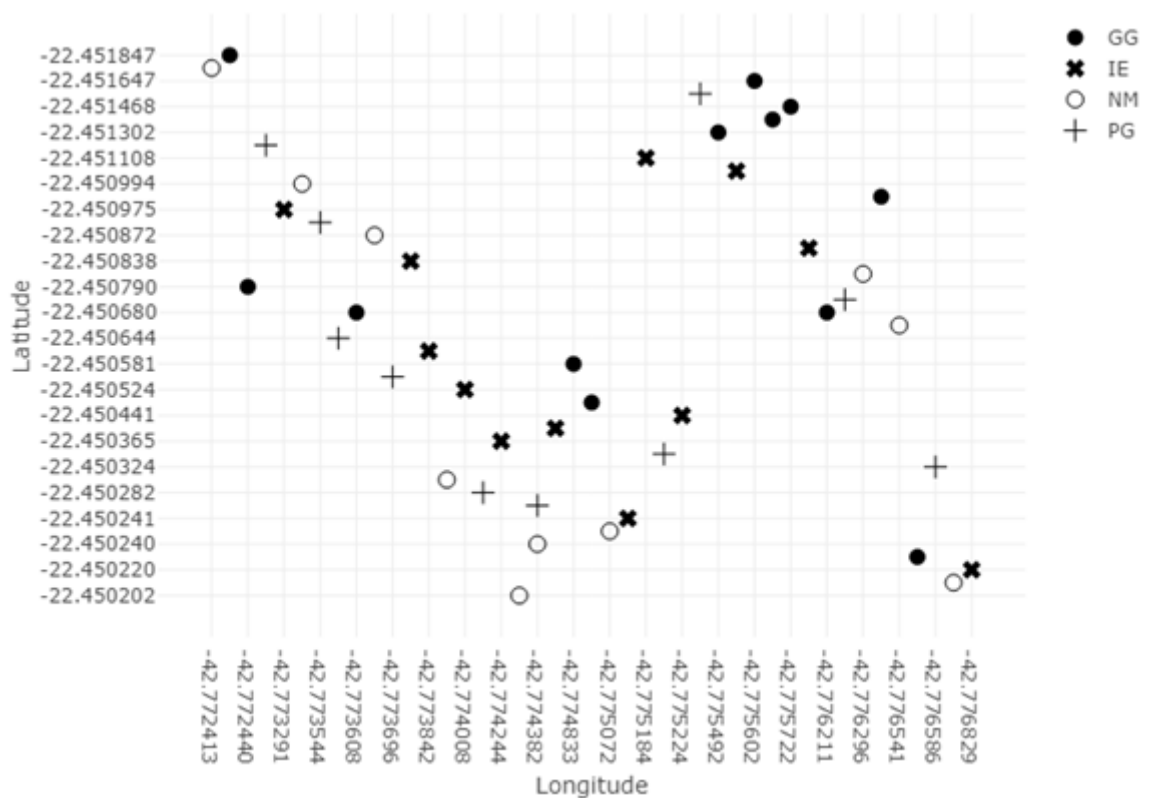


circundantes. Consideramos as espécies arbóreas como habitats distintos entre si, por possuírem características próprias para cada espécie. *Inga edulis* e *Piptadenia gonoacantha* são pioneiras, semidecíduas, pertencentes à família Fabaceae e apresentam a capacidade de fixação de nitrogênio no solo por associação com bactérias e nectários extraflorais; *I. edulis* apresenta floração de outubro à janeiro e seus frutos amadurecem a partir de maio; *P. gonoacantha* floresce ao final do mês de outubro, podendo estender a floração até janeiro, a maturação de seus frutos vai de setembro à março (LORENZI, 1992; LORENZI, 1998; MARCON et al., 2013; TAMASHIRO & ESCOBAR, 2016; PIREDA et al., 2018); *Guarea guidonia* é pioneira, perene, pertencente à família Meliaceae, sua floração é conhecida para os meses de dezembro à março, com frutos maduros em novembro-dezembro (LORENZI, 1992; SILVA et al., 2019; SILVA et al., 2020); e *Nectandra membranacea* é secundária, perene, pertencente à família Lauraceae, floresce entre os meses de janeiro e maio, com frutos maduros de outubro a dezembro não sendo incomum que apresente floração e frutos na mesma época (BAITELLO, 2003; MANTOVANI et al., 2005; SÁ et al., 2012). São árvores comuns na Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro e são frequentemente utilizadas na restauração florestal (NÓBREGA et al., 2008; SANSEVERO et al., 2011; AZEVEDO et al., 2018).



**Figura 3.** Climograma para o ano de 2018, elaborado com base no conjunto de dados históricos de monitoramento climático mensal automático nas estações meteorológicas próximas à Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA). Os dados apresentados são

baseados na média dos valores de precipitação (mm) e na média de temperatura (C°) mensal das estações Teresópolis (A618), Nova Friburgo (A624), Silva Jardim (A659), com distâncias aproximadas em relação a REGUA de 22, 16 e 40 km, respectivamente (dados disponíveis em INMET, 2021). As coletas foram realizadas nos meses de \*abril (estações chuvosa) e \*setembro (estação seca). As barras representam os valores de precipitação (mm) e a linha com marcadores representa os valores médios de temperatura (C°).



**Figura 4.** Mapa da distribuição georreferenciada dos pontos de amostragem de formigas para cada habitat de estudo na REGUA (Reserva Ecológica de Guapiaçu). **GG:** *Guarea guidonia*; **IE:** *Inga edulis*; **NM:** *Nectandra membranacea*; **PG:** *Piptadenia gonoacantha*.

A fim de aumentar a probabilidade de detecção de espécies de formigas na área, utilizamos, em associação, extratores mini-Winkler, *pitfalls* (BESTELMEYER et al., 2000; SILVA et al., 2013), e funis de Berlese-Tüllgren (AQUINO et al., 2006). As amostras de serapilheira foram obtidas em áreas de 0,25 m<sup>2</sup> e, após peneiradas, permaneceram 48 horas em extratores mini-Winkler (Figura 5). Os *pitfalls* consistiam em copos de plástico com capacidade de 400 ml, com 10 cm de altura e 7,5 cm de diâmetro. Os copos foram enterrados com a parte superior ao nível do solo preenchidos até a metade com solução de água, sal e detergente (Figura

6). Cada ponto de amostragem recebeu um *pitfall* por 48 horas. Para o uso dos funis de Berlese-Tüllgren, foram extraídos três blocos de solo equidistantes 1 m, com dimensões de 17,5 cm de profundidade e 8 cm de diâmetro, utilizando um extrator manual. Os blocos de terra foram misturados em uma bandeja, reservando um terço dessa mistura em um saco plástico, formando uma amostra (Figura 7A). Posteriormente, as amostras foram submetidas aos funis de Berlese-Tüllgren, em laboratório, por sete dias consecutivos para extração de formigas (Figura 7B). Todo material coletado foi acondicionado em álcool 70 e levado ao laboratório para triagem e identificação das formigas (Figura 8). A identificação foi realizada utilizando as chaves encontradas na literatura (KEMPF, 1951; MAYHÉ-NUNES & MENEGUETE, 2000; LONGINO, 2007; SOSA-CALVO & SCHULTZ, 2010; DASH, 2011; FEITOSA, 2011; BACCARO, et al., 2015; JOHNSON, 2015; JEŠOVNIK & SCHULTZ, 2017).



**Figura 5.** Processos da amostragem de formigas com auxílio de mini-Winkler. **A:** Coleta da serapilheira; **B:** Peneiração; **C:** Cabines de extração. A serapilheira coletada permaneceu por 48 horas nas cabines para a extração das formigas.



**Figura 6.** Amostragem de formigas com auxílio de armadilhas do tipo *pitfall*. As armadilhas ativas no local de amostragem por 48 horas.



**Figura 7.** Processo de amostragem de formigas com auxílio de funis de Berlese-Tüllgren.

**A:** Extração e armazenamento para transporte do solo; **B:** Funis de Berlese-Tüllgren. Na imagem B, somente os funis que apresentam luzes acesas estão com as amostras do solo coletadas e em processo de extração das formigas. A extração decorreu por sete dias consecutivos.



**Figura 8.** Processamento em laboratório das formigas coletas em campo. **A:** Triagem e identificação das espécies de formigas; **B:** Caixa entomológica com as espécies de formigas identificadas.

### 2.3 Gestão de dados

Matrizes de presença/ausência das espécies de formigas foram construídas para analisar o padrão de estruturação da comunidade de acordo com as guildas de formigas, tipos de habitat, período de

amostragem e algoritmos de randomização. As matrizes de presença/ausência são geralmente usadas para evitar superestimação da abundância de certas espécies que podem ter uma grande representação de indivíduos em determinadas amostras (LONGINO et al., 2002; GOTELLI et al., 2011).

Para avaliar o padrão de distribuição das espécies em diferentes assembleias, as espécies de formigas foram classificadas em guildas de acordo com características morfológicas e ecológicas, seguindo a proposta de Brandão et al. (2012). Para testar os possíveis padrões de estruturação intraguilda, foram utilizados os conjuntos de espécies de formigas consideradas generalistas e especialistas (guildas de onívoras e predadoras, respectivamente). Após analisar a lista de espécies de formigas obtidas em diferentes momentos e por diferentes técnicas de coleta, foram excluídas das análises todas as espécies que foram amostradas apenas uma vez (*singletons*) ou duas vezes (*doubletons*) e as espécies não pertencentes às guildas de predadoras e generalistas.

Nas matrizes, as espécies de formigas foram organizadas nas linhas e os pontos de amostragem nas colunas. Considerou-se que a espécie formiga estava ocorrendo em um determinado local quando sua presença foi detectada por qualquer uma das técnicas de coleta. Removemos as colunas e linhas vazias das matrizes (GOTELLI, 2000); matrizes com menos de três linhas e três colunas não foram analisadas (LAVENDER et al., 2016).

Matrizes foram criadas contendo todas as espécies de formigas; apenas espécies onívoras ou apenas espécies predadoras; para cada período de amostragem (período chuvoso e seco); e matrizes com colunas contendo árvores de diferentes espécies (matrizes de habitat heterogêneos) ou matrizes com colunas contendo apenas árvores da mesma espécie (matrizes de habitat homogêneos). Obtivemos um total de 30 matrizes diferentes combinando assembleia de formigas, tipo de habitat e período de amostragem.

## 2.4 Análise de dados

As matrizes contendo dados de presença/ausência das espécies de formigas foram submetidas a análise de coocorrência usando o índice C-score. O índice C-score quantifica o grau de coocorrência de cada par de espécies para os pontos de amostragem na matriz (STONE & ROBERTS, 1990); C-score é apropriado para detectar não aleatoriedade na comunidade, além de ser menos suscetível a erros do tipo I e II (GOTELLI, 2000). O índice C-score é calculado para o par de espécies através da equação  $C_{ij} = (r_i - S_{ij}) * (r_j - S_{ij})$ , onde  $r_i$  representa a soma do total de colunas que a espécie  $i$  ocorre na matriz,  $r_j$  é a soma do total de colunas para espécie  $j$ ,  $S_{ij}$  é equivalente ao número total de locais em que ambas as espécies ocorrem

simultaneamente.

Um valor de C-score foi calculado para cada uma das 30 matrizes de dados (índice observado). O C-score do índice observado é comparado com uma média de índices simulados. Para calcular a média e variância dos índices simulados, cada uma das 30 matrizes de presença/ausência foi randomizada 5000 vezes. Utilizamos dois algoritmos para as randomizações: SIM 9 ou fixo-fixo (FF) e SIM 2 ou fixo-equiprovável (FE); ambos menos propensos a erros do tipo I e II (GOTELLI, 2000). No algoritmo FF, o número de frequências de ocorrência de cada espécie de formiga, bem como cada ponto de amostragem representado na matriz observada, é mantido nas 5000 matrizes aleatórias (linhas e colunas fixas); na FE, o número de espécies de formigas permanece (linhas fixas), mas a frequência de ocorrência de espécies de formigas para cada ponto de amostragem pode variar (colunas equiprováveis) (GOTELLI & ELLISON, 2002). Esses dois algoritmos de randomização são preferidos porque os testes de coocorrência são muito sensíveis à variação nas frequências de ocorrência de espécies (GOTELLI, 2000).

Todas as análises foram realizadas utilizando o programa estatístico R versão 3.6.1 (R CORE TEAM, 2019), com o auxílio dos pacotes EcoSimR versão 1.00 (GOTELLI & ELLISON, 2013), plotly para R (SIEVERT, 2018). O mapa de localização do REGUA foi gerado no programa QGIS versão 3.10.1 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2018).



### 3 RESULTADOS

No estudo, foram coletadas 103 espécies/morfoespécies de formigas, correspondendo a 29 gêneros. No entanto, após a remoção de espécies raras (*singletons* e *dobletons*) e restrição as guildas de predadoras e onívoras, as análises de coocorrência por modelos nulos foram restritas a 52 espécies (14 gêneros) (Tabela 1). O número médio de ocorrência de espécies de formigas por árvore no período chuvoso foi de 7,7, enquanto no período seco foi de 9,4. A guilda de formigas onívoras apresentou 33 espécies (8 gêneros) e as formigas predadoras 19 espécies (6 gêneros). O número de espécies de formigas por árvore variou entre as espécies de árvores (Tabela 2).

**Tabela 1.** Lista de ocorrência de todas as espécies de formigas do estudo, por habitat e período de amostragem. Presença: 1, Ausência: 0; **GG:** *Guarea guidonia*, **IE:** *Inga edulis*, **PG:** *Piptadenia gonoacantha*, **NM:** *Nectandra membranacea*. (Continua)

Guilda	Espécies/morfoespécies de formigas	Habitat				Período de amostragem	
		GG	IE	PG	NM	Seco	Chuvoso
Onívoras	<i>Brachymyrmex admotus</i> Mayr, 1887	1	1	1	1	1	1
	<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	1	0	1	1	1	1
	<i>Brachymyrmex</i> sp1	0	1	1	1	1	1
	<i>Brachymyrmex</i> sp2	1	1	0	1	1	1
	<i>Brachymyrmex</i> sp3	1	1	0	1	1	1
	<i>Brachymyrmex</i> sp4	0	1	1	0	1	1
	<i>Carebara</i> sp1	1	1	1	1	1	1
	<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007	1	1	1	1	1	1
	<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	1	1	1	1	1	1
	<i>Nylanderia</i> sp1	0	0	1	1	1	0
	<i>Nylanderia</i> sp2	0	1	1	1	0	1
	<i>Nylanderia</i> sp3	0	0	1	1	1	1
	<i>Nylanderia steinheili</i> Forel, 1893	1	1	1	1	1	1
	<i>Pheidole aff mendicula</i>	1	1	0	1	1	1
	<i>Pheidole obscurithorax</i> Naves, 1985	1	0	0	1	1	1
	<i>Pheidole rosae</i> Forel, 1901	1	0	1	1	0	1
	<i>Pheidole sensitiva</i> Borgmeier, 1959	1	0	0	1	1	1
	<i>Pheidole</i> sp1	1	1	0	1	1	1
	<i>Pheidole</i> sp2	1	1	0	1	1	0
	<i>Pheidole</i> sp5	0	1	1	1	1	0
<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	1	1	1	1	1	1	
<i>Rogeria germani</i> Emery, 1894	1	1	1	1	1	1	

**Tabela 1.** Continuação.

	<i>Rogeria scobinata</i> Kluger, 1994	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp1	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp2	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp3	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp4	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp5	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp6	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp7	1	1	1	1	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp9	1	1	0	1	1	1
	<i>Wasmannia auropunctata</i> Roger, 1863	1	1	1	1	1	1
<b>Predadoras</b>	<i>Ectatomma permagnum</i> Olivier, 1782	1	1	1	1	1	1
	<i>Gnamptogenys mediatrix</i> Brown, 1958	0	1	1	1	1	1
	<i>Hypoponera distinguenda</i> (Emery, 1890)	1	1	1	1	1	1
	<i>Hypoponera parva</i> (Forel, 1909)	1	1	1	1	1	1
	<i>Hypoponera</i> sp1	0	1	1	1	0	1
	<i>Hypoponera</i> sp2	1	0	1	1	1	1
	<i>Hypoponera</i> sp3	1	1	1	1	1	1
	<i>Hypoponera</i> sp4	1	1	1	0	1	1
	<i>Hypoponera</i> sp5	1	1	1	0	1	1
	<i>Hypoponera</i> sp6	1	1	1	1	1	1
	<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	1	1	1	1
	<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	1	1	1	1	1	1
	<i>Pachycondyla striata</i> (Smith, 1858)	1	1	1	1	1	1
	<i>Strumigenys denticulata</i> Mayr, 1887	1	1	1	1	1	1
	<i>Strumigenys eggerti</i> Emery, 1890	1	1	1	1	1	1
	<i>Strumigenys elongata</i> Roger, 1863	0	1	1	1	1	1
	<i>Strumigenys louisianae</i> Roger, 1863	1	1	1	0	1	1
	<i>Strumigenys</i> sp1	1	1	0	1	0	1
	<i>Strumigenys subdentata</i> Mayr, 1887	1	1	1	1	1	1
<b>Demais espécies</b>	<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1	0	1	1
	<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	1	1	0	1	1	1
	<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870	1	0	0	0	0	1
	<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894	1	0	0	0	1	0
	<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius, 1775)	1	0	0	0	1	0
	<i>Camponotus</i> sp1	1	1	0	1	1	0
	<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	1	1	0	0	1	0
	<i>Crematogaster aff longispinosa</i>	1	1	0	0	0	1
	<i>Crematogaster brasiliensis</i> Mayr, 1878	1	0	0	0	0	1
	<i>Crematogaster limata</i> Smith, 1858	1	1	0	0	0	1
	<i>Cyphomyrmex hamulatus</i> Weber, 1938	1	1	1	1	1	1
	<i>Cyphomyrmex major</i> Forel, 1901	1	1	1	1	1	1
	<i>Cyphomyrmex</i> sp1	1	1	1	0	1	1
	<i>Dolichoderus attelaboides</i> (Fabricius, 1775)	1	0	0	1	0	1
	<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, 1858	1	0	1	0	1	1
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	1	1	0	0	0	1

**Tabela 1.** Continuação.

<i>Gnamptogenys moelleri</i> (Forel, 1912)	1	1	0	0	1	0
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1884	1	0	1	0	0	1
<i>Hypoponera schmalzi</i> (Emery, 1896)	1	1	0	0	1	0
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	1	1	1	1	1	1
<i>Labidus praedator</i> (Smith, 1858)	1	1	0	0	0	1
<i>Linepithema iniquum</i> (Mayr, 1870)	1	0	0	1	0	1
<i>Linepithema micans</i> (Forel, 1908)	1	1	0	0	1	1
<i>Megalomyrmex drifti</i> Kempf, 1961	1	0	0	0	0	1
<i>Megalomyrmex goeldii</i> Forel, 1912	1	0	0	0	1	0
<i>Megalomyrmex iheringi</i> Forel, 1911	1	0	1	0	0	1
<i>Mycetarotes parallelus</i> (Emery, 1906)	1	0	1	0	1	0
<i>Mycocepurus goeldii</i> (Forel, 1893)	1	1	1	1	1	1
<i>Mycocepurus smithii</i> (Forel, 1893)	1	1	1	1	1	1
<i>Neoponera curvinodis</i> (Forel, 1899)	1	1	0	0	1	0
<i>Neoponera verenae</i> Forel, 1922	1	0	0	0	0	1
<i>Nylanderia</i> sp4	1	1	0	0	0	1
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892	1	1	0	0	1	0
<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905	1	1	0	1	0	1
<i>Pheidole alpinensis</i> Forel, 1912	1	0	1	0	1	0
<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863	1	0	1	0	0	1
<i>Pheidole</i> sp3	1	1	0	0	1	0
<i>Pheidole</i> sp4	1	0	0	1	1	1
<i>Pseudomyrmex pupa</i> (Forel, 1911)	1	0	0	1	1	0
<i>Pseudomyrmex rufiventris</i> (Forel, 1911)	1	1	0	0	0	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp3	1	1	0	0	0	1
<i>Rogeria</i> sp1	1	0	0	0	1	0
<i>Strumigenys</i> sp2	1	1	0	0	1	0
<i>Strumigenys</i> sp3	1	0	0	1	1	1
<i>Strumigenys</i> sp5	1	0	0	1	0	1
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius, 1793)	1	0	0	1	1	0
<i>Trachymyrmex</i> sp1	1	1	0	0	0	1
<i>Typhlomyrmex prolatus</i> Brown, 1965	1	1	0	0	1	1
<i>Typhlomyrmex pusillus</i> Emery, 1894	1	1	0	1	1	0
<i>Wasmannia affinis</i> Santschi, 1929	1	0	0	0	0	1
<i>Wasmannia lutzii</i> Forel, 1908	1	1	0	0	0	1

**Tabela 2.** Valor mínimo, máximo, médio e erro padrão de espécies de formigas por espécie arbórea.

Espécies de árvores	Todas as formigas		Predadoras		Onívoras	
	Mín-Máx	Média±EP	Mín-Máx	Média±EP	Mín-Máx	Média±EP
<i>Guarea guidonia</i>	4-13	7,5±0,4	0-5	2,1±0,3	3-10	5,5±0,4
<i>Inga edulis</i>	2-14	8,7±0,7	0-6	2,2±0,3	1-11	6,5±0,5
<i>Nectandra</i>						
<i>membranacea</i>	5-14	9,6±0,7	1-5	2,8±0,3	3-12	6,9±0,6
<i>Piptadenia</i>						
<i>gonoachanta</i>	4-14	8,7±0,7	0-7	3,0±0,4	3-9	5,7±0,4

O padrão aleatório de distribuição dos pares de espécies de formigas predominou nas análises de modelo nulo, constituindo 70% das matrizes de dados analisadas. A segregação foi o segundo padrão mais representativo com 21,7% dos resultados, e a agregação de pares de espécies foi encontrada em 8,3% dos resultados. Os padrões de coocorrência não aleatórios foram 75% menos frequentes para formigas predadoras do que para onívoras. Foram encontrados mais padrões não aleatórios quando combinamos diferentes espécies de árvores nas mesmas matrizes (matrizes de habitat heterogêneo) do que quando separamos espécies de árvores em diferentes matrizes (matrizes de habitat homogêneas). O período seco teve o dobro do número de matrizes resultando em um padrão não aleatório de ocorrência de pares de espécies quando comparado com período chuvoso. O algoritmo de randomização FF (fixo-fixo) obteve 25% a mais de resultados não aleatórios do que o algoritmo FE (fixo-equiprovável) (Tabela 3).

**Tabela 3.** Resumo das análises de coocorrência de assembleias de formigas em diferentes habitats durante os períodos seco e chuvoso, usando os algoritmos de randomização fixo-fixo (FF) e fixo-equiprovável (FE). P inferior da cauda (PIC) e P superior da cauda (PSC) mostram a probabilidade da cauda de obter, por acaso, um índice observado (IO), respectivamente, menor ou maior que a média do índice simulado (MIS). PIC <0,05 indica padrão de coocorrência significativamente agregado e PSC <0,05 indica padrão de coocorrência significativamente segregado. (Continua).

Assembleia	Habitat	Período de amostragem	Algoritmo	IO	MIS	PIC	PSC
<b>Todas as formigas</b>	Todas as árvores	Chuvoso	FF	20,6180	20,2130	0,9898	<b>0,0106</b>
			FE	20,6180	20,1280	0,9076	0,0928
		Seco	FF	27,6400	27,1610	0,9962	<b>0,0038</b>
			FE	27,6400	28,7090	<b>0,0174</b>	0,9826
	GG	Chuvoso	FF	3,0903	3,0553	0,8082	0,2036
			FE	3,0903	2,9091	0,9444	0,0586
		Seco	FF	3,3563	3,2985	0,8648	0,1438
			FE	3,3563	3,3514	0,4696	0,5362
	IE	Chuvoso	FF	2,8556	2,7771	0,9578	<b>0,0486</b>
			FE	2,8556	2,7746	0,7722	0,2346
		Seco	FF	3,0397	3,0645	0,3056	0,7084
			FE	3,0397	3,4551	<b>0,0042</b>	0,9958
	NM	Chuvoso	FF	2,4050	2,3225	0,9712	<b>0,0302</b>
			FE	2,4050	2,4209	0,3844	0,6202
		Seco	FF	3,0740	3,0523	0,7352	0,2768
			FE	3,0740	3,0635	0,4966	0,5084
	PG	Chuvoso	FF	2,2046	2,2370	0,2308	0,7846
			FE	2,2046	2,2604	0,2648	0,7442
		Seco	FF	2,6025	2,5138	0,9770	<b>0,0232</b>
			FE	2,6025	2,7678	0,0678	0,9346

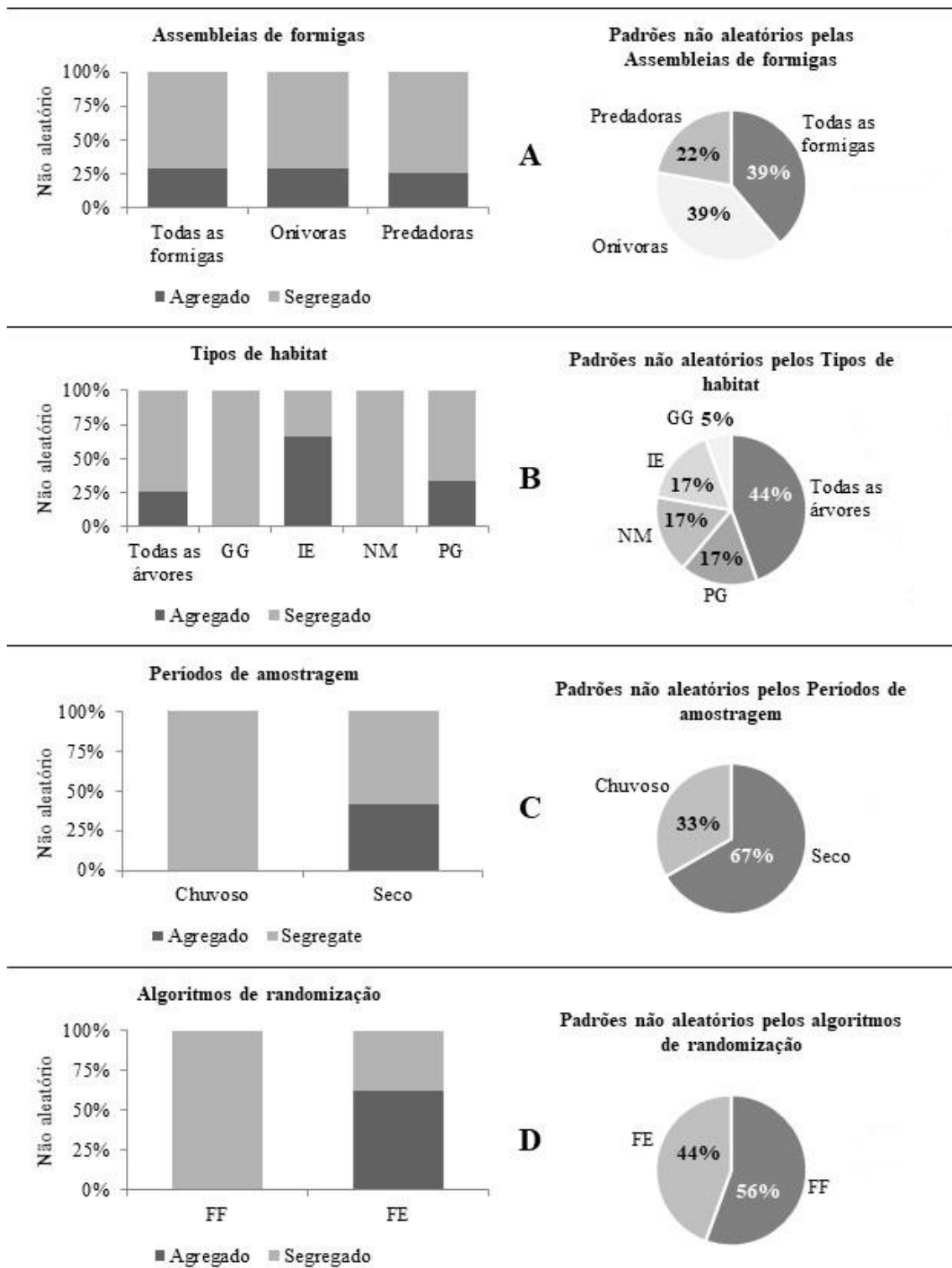
**Tabela 3.** Continuação.

<b>Onívoras</b>	Todas as árvores	Chuvoso	FF	22,8070	22,1630	0,9932	<b>0,0068</b>
			FE	22,8070	21,5470	0,9710	<b>0,0296</b>
		Seco	FF	30,9570	30,3210	0,9874	<b>0,0130</b>
			FE	30,9570	32,4630	<b>0,0414</b>	0,9588
	GG	Chuvoso	FF	3,6784	3,6541	0,6998	0,3326
			FE	3,6784	3,2848	0,9806	<b>0,0220</b>
		Seco	FF	3,1775	3,1638	0,6212	0,3914
			FE	3,1775	3,2688	0,3056	0,7020
	IE	Chuvoso	FF	3,4476	3,4459	0,5972	0,4344
			FE	3,4476	3,2175	0,8892	0,1160
		Seco	FF	2,9058	2,9139	0,5014	0,5202
			FE	2,9058	3,6387	<b>0,0016</b>	0,9984
	NM	Chuvoso	FF	2,4143	2,3236	0,8632	0,1454
			FE	2,4143	2,6088	0,1202	0,8826
		Seco	FF	3,0172	3,0079	0,6188	0,3998
			FE	3,0172	3,0060	0,4906	0,5176
	PG	Chuvoso	FF	2,4052	2,3585	0,7936	0,2352
			FE	2,4052	2,1924	0,8872	0,1216
		Seco	FF	3,0936	2,9349	0,9908	<b>0,0112</b>
			FE	3,0936	3,0093	0,6432	0,3702
<b>Predadoras</b>	Todas as árvores	Chuvoso	FF	17,1930	17,1180	0,6316	0,3778
			FE	17,1930	16,9960	0,5922	0,4116
		Seco	FF	21,8680	20,8540	0,9772	<b>0,0242</b>
			FE	21,8680	21,4620	0,6424	0,3598
	GG	Chuvoso	FF	2,2879	2,1432	0,8868	0,1336
			FE	2,2879	2,3120	0,4526	0,5702
		Seco	FF	3,7857	3,7605	0,6448	0,4290
			FE	3,7857	3,2172	0,8876	0,1328

**Tabela 3.** Continuação.

IE	Chuvoso	FF	1,9359	1,9713	0,4636	0,5930
		FE	1,9359	1,9897	0,3748	0,6484
	Seco	FF	3,3030	3,1604	0,9048	0,1110
		FE	3,3030	3,0557	0,7984	0,2190
NM	Chuvoso	FF	2,2967	2,2750	0,6660	0,3856
		FE	2,2967	2,1233	0,8154	0,2054
	Seco	FF	3,8889	3,5435	0,9754	<b>0,0334</b>
		FE	3,8889	3,2143	0,9676	<b>0,0406</b>
PG	Chuvoso	FF	2,1515	2,2196	0,2090	0,8640
		FE	2,1515	2,2044	0,3698	0,6556
	Seco	FF	2,0286	1,9921	0,7144	0,3168
		FE	2,0286	2,4444	<b>0,0420</b>	0,9606

Considerando apenas os padrões de coocorrência não aleatória, as frequências de agregação e segregação foram quase as mesmas entre as guildas de formigas, prevalecendo em todos os casos os padrões de segregação (Figura 9A). Matrizes de habitat heterogêneos mostraram muito mais segregação do que agregação de pares de espécies; enquanto os resultados para as matrizes de habitat homogêneos foram dependentes das espécies arbóreas (Figura 9B). Quanto à estação de amostragem, encontramos apenas segregação no período chuvoso, enquanto no período seco, os padrões de agregação e segregação ocorreram com pequenas diferenças nas frequências (Figura 9C). Os algoritmos utilizados para a randomização das matrizes produziram resultados diferentes para os padrões de coocorrência das espécies de formigas. Os padrões de agregação na coocorrência das espécies de formigas nunca foram encontrados no algoritmo fixo-fixo (Figura 9D).



**Figura 9.** Frequências de padrões não aleatórios (agregação e segregação) das 52 espécies de formigas submetidas a análises de coocorrência por modelos nulos em função da assembleia de formigas, tipo de habitat, período de amostragem e algoritmos de randomização das matrizes nulas. Tipos de habitat - **GG:** *Guarea guidonia*, **IE:** *Inga edulis*, **PG:** *Piptadenia gonoacantha*, **NM:** *Nectandra membranacea*; Algoritmos de randomização – **FE:** Fixo-equiprovável, **FF:** Fixo-Fixo.



## 4 DISCUSSÃO

A comunidade de formiga estudada pode ser considerada como estando em um estágio inicial a intermediário de desenvolvimento. Nossa área de estudo foi reflorestada pelo plantio de árvores nativas, há 12 anos (ano de 2009), mas a recuperação da comunidade de formigas pode levar 20-40 anos (DUNN, 2004). O bioma Mata Atlântica é reconhecido como um dos pontos críticos para a conservação da biodiversidade no mundo (CARNAVAL et al., 2009), abrangendo vários estados do Brasil; no estado do Rio de Janeiro, onde nosso estudo foi realizado, 485 espécies nativas de formigas já foram registradas (ANTMAPS, 2021). Neste estudo, registramos um total de 103 espécies/morfoespécies, distribuídas em 29 gêneros. Analisamos os padrões de coocorrência de 52 espécies (14 gêneros) distribuídas em guildas de predadoras e onívoras (seguindo BRANDÃO et al., 2012). Os gêneros de formigas coletados são comuns para o ambiente de floresta tropical (BACCARO et al., 2015) e algumas espécies poucos frequentes nas coletas estão relacionadas ao estrato arbóreo, não sendo eficientemente coletadas através das técnicas aqui empregadas (AGOSTI et al. 2000).

O estágio de restauração em que se encontra nossa área de estudo pode ter influenciado nos padrões de coocorrência dos pares de espécie de formigas. Drake et. al., (1999) sugeriram que as comunidades atingiriam um status de auto-organização pela estabilidade e constância ecológica, o que não é o caso de nossa floresta plantada com 12 anos de idade, dado que os próprios sistemas ecológicos são sistemas não-equilibrados (DRAKE et al., 1994; GROVER & LAWTON, 1994). No entanto, descobrimos que a maioria das matrizes analisadas resultou em um padrão aleatório de coocorrência de espécies. Nossos resultados corroboram com os de outros autores que demonstraram que um padrão aleatório de coocorrência de pares de espécies de formigas predominava em escala local para diferentes habitats e ecossistemas (por exemplo, GOTELLI & ELLISON, 2002; WARD & BEGGS, 2007; CAMAROTA et al., 2016; FICHAUX et al., 2019). Portanto, é possível que não apenas o grau de perturbação do sistema, mas também a escala espacial da análise, sejam importantes para determinar os padrões de coocorrência de espécies de formigas em diferentes situações.

No entanto, também fomos capazes de demonstrar que os tipos de habitat, assembleia de formigas e os períodos de amostragem analisados influenciaram as proporções dos padrões de coocorrência aleatória e não aleatória, bem como as proporções dos padrões de segregação e agregação. Estudos anteriores sugeriram a competição (por exemplo, CAMAROTA et al.,

2016) e o habitat (por exemplo, FICHAUX et al., 2019) como fatores importantes na estruturação das comunidades de formigas. Quando a competição é importante, devemos esperar ver mais segregação entre pares de espécies dentro da guilda de formigas, já que espécies do mesmo grupo têm semelhanças na busca ou no uso de recursos (BRANDÃO et al., 2012). Em nosso estudo, as formigas consideradas mais especialista no uso de recursos, as predadoras, apresentaram maior aleatoriedade na distribuição das espécies. Encontramos mais segregação para formigas generalistas no uso dos recursos, as onívoras, mas não para predadoras. Talvez, como as formigas onívoras tendem a ser mais generalistas em itens alimentares do que as predadoras (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), as interações negativas entre as espécies poderiam ser mais frequentes no primeiro caso, sugerindo que os padrões de coocorrência das espécies seriam dependentes das associações de formigas.

Ao analisar a comunidade de acordo com os tipos de habitat, foi descoberto que os resultados não aleatórios se concentravam principalmente nas matrizes compostas por habitats heterogêneos (ou seja, entre espécies de árvores). Nesse caso, os resultados não aleatórios mostraram segregação e agregação entre espécies de formigas, sendo a primeira mais frequente. Os resultados sugerem que as espécies arbóreas podem atuar como filtros ambientais para formigas que habitam o solo, conforme previsto na hipótese das árvores como modelos para comunidade de artrópodes da serapilheira (DONOSO et al., 2010). Entre os habitats homogêneos, os resultados variaram amplamente entre segregação e agregação. Para *Guarea guidonia* e *Nectandra membranacea*, apenas segregação foi encontrada, enquanto para *Inga edulis* e *Piptadenia gonoachantha*, foram encontradas segregação e agregação. As características da serapilheira produzida pelas diferentes árvores em nosso estudo podem ter afetado o acesso e o monopólio dos alimentos pelas espécies de formigas (MCGLYNN & KIRKSEY, 2000), resultando nas diferenças observadas nos padrões de coocorrência de formigas entre as espécies de árvores. Também é possível que o grau de heterogeneidade dentro de cada espécie arbórea, embora menor que as variações entre as espécies arbóreas, também esteja influenciando os padrões de coocorrência encontrados; são esperadas variações quanto a incidência de radiação solar em função das diferenças na densidade e cobertura do dossel entre as espécies arvores, levando a diferenças na umidade do solo e da serapilheira (MEJÍA-DOMÍNGUEZ et al., 2011), seria então a comunidade de formigas afetada pela disposição variável das condições pontuais desencadeadas por estas condições (LEVINGS, 1983), logo a comunidade de formigas apresentaria diferenças para os padrões de estruturação em função da distribuição das espécies de formigas devido às variações de micro-habitat (SOARES &

SCHOEREDER, 2001; DONOSO et al., 2010).

Verificamos que a distribuição dos pares de espécies foi afetada pelo período de amostragem. O período seco apresentou menos aleatoriedade na distribuição das espécies que o período chuvoso. Os padrões de segregação foram encontrados nas duas estações, mas a agregação ocorreu apenas no período seco. A estrutura da comunidade de formigas pode variar entre os períodos de amostragem em resposta a variações que ocorreram em condições abióticas que afetam direta e indiretamente as espécies de formigas. Por exemplo, as comunidades de formigas podem ser afetadas diretamente pelas variações de precipitação e temperatura (SILVA et al., 2011; LEVINGS, 1983). Os efeitos indiretos podem atingir espécies de formigas através de variações nas características da serapilheira. A serapilheira é de fundamental importância para a presença e manutenção da comunidade de formigas nas florestas tropicais; na serapilheira, as formigas encontram recursos alimentares, locais para abrigo e nidificação (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). No entanto, a serapilheira não é um continuum em sua composição, disponibilidade e distribuição por estações do ano e pode apresentar variações devido a fatores climáticos (REED et al., 2007). Considerando as diferenças fenológicas das espécies arbóreas do estudo, são esperadas diferenças na deposição do material foliar, floral, frutos e sementes em diferentes períodos do ano (LORENZI, 1992; LORENZI, 1998; BAITELLO, 2003; MANTOVANI et al., 2005; SÁ et al., 2012), a presença e atividades das espécies de formigas tem relação com a disponibilidade dos recursos alimentares (CRIST & MACMAHON, 1992; PIZO & OLIVEIRA, 2000; WILLOT et al., 2000; POL et al., 2011), logo a época de maior disponibilidade de um recurso, como frutos, poderia concentrar maior atividade (WILBY & SHACHAK, 2000) e possíveis interações para certos grupos de formigas, afetando assim os padrões de ocorrência na comunidade. Portanto, os resultados sugerem que a amostragem em diferentes períodos do ano é importante para entender a estruturação da comunidade de formigas e evitar resultados com viés devido a diferenças puramente climáticas.

As proporções de resultados não aleatórios mostraram valores próximos entre os algoritmos de randomização, mas os padrões de estruturação foram diferentes em cada algoritmo. O algoritmo FF (fixo-fixo) mostrou apenas segregação, enquanto que com as randomizações de FE (fixo-equiprovável), foram encontrados padrões de segregação e agregação na distribuição das espécies. Estudos que analisaram a comunidade de formigas por meio de algoritmos de randomização FF e FE também encontraram estruturação, tanto por agregação quanto segregação em comunidades de formigas (GOTELLI & ELLISON, 2002) e outros organismos (KRASNOV et al., 2006; PITZALIS et al., 2017). O algoritmo FF é

considerado conservador, pois mantém a frequência de ocorrência de cada espécie e o número de espécies por ponto de amostragem; no nosso caso, cada árvore manteria a riqueza de espécies de formigas na randomização e formação das matrizes nulas, o que levou a alguns pares de espécies fora da aleatoriedade e outras não coocorrendo (CONNOR & SIMBERLOFF, 1979; GOTELLI, 2000); o algoritmo FE trata todos os pontos de amostragem como equivalentes na probabilidade de ocorrência de espécies de formigas, permitindo, no nosso caso, cada árvore apresentar todas as espécies de formigas no estudo ou não apresentar espécies (HAUKISALMI & HENTTONEN, 1998; GOTELLI, 2000), possivelmente os resultados para segregação e agregação, observados em FE, estão relacionados ao algoritmo possibilitar que as diferenças para cada local não sejam mantida nas matrizes simuladas, o que seria apropriado para encontrar padrões de estruturação principalmente quando características do ambiente são similares para cada local de amostragem, entendendo que a possibilidade de colonização de todos os locais de amostragem seria igualmente viável para todas as espécies de formigas. Quando as comunidades são compostas principalmente por espécies sésseis, o algoritmo FF representa uma condição real na ausência de deslocamento. Nas comunidades de formigas temos em grande parte espécies com colônias apresentando ninhos fixos para um determinado ponto no ambiente (BACCARO et al., 2015), na construção das matrizes do algoritmo FF a colonização de cada espécie no ambiente não é aleatória em relação aos locais e as diferenças para cada local são mantidas, o que torna possível a detecção de estruturação causados por interações entre as espécies, como seria esperado, por exemplo, na exclusão competitiva entre certas espécies em comunidades de formigas (GOTELLI, 2000). Nossos resultados sugerem que o uso dos dois algoritmos traz mais confiabilidade ao observar os possíveis padrões de estruturação na comunidade de formigas (GOTELLI, 2000), uma vez que o uso de apenas um deles pode resultar na omissão de variações nos padrões de estruturação.

## 5 CONCLUSÕES

Em conclusão, nossos resultados mostraram a importância de analisar diferentes fatores (guildas de formigas, tipos de habitat, períodos de amostragem e algoritmos de randomização) ao usar modelos nulos em busca de padrões de coocorrência de espécies quando se quer entender a formação de comunidades locais de formigas no solo. Em geral, a comunidade de formigas demonstra uma estrutura predominantemente aleatória na distribuição das espécies, mas nossos resultados mostram que a comunidade também se estrutura em padrões de segregação e agregação.

Nossos resultados não-aleatórios para o tipo de habitat indicam evidências a favor da hipótese de especialização das árvores para as espécies de árvores abordadas no estudo, que nos permite concluir sobre a importância do uso de diferentes espécies de árvores em projetos de restauração para recuperar a diversidade de espécies de formigas.

As espécies de formigas mais generalistas no uso de recursos estão distribuídas de forma menos aleatória que as especialistas e apresentam mais segregação que a agregação para seus pares de espécies mesmo com hábito onívoro.

Quanto ao período de amostragem, as características fenológicas sazonais das árvores doadoras do material depositado sobre o solo possivelmente afetam a distribuição das espécies de formigas de solo e conseqüentemente os padrões de estruturação da comunidade, mostrando a importância de coletas em mais de um período do ano.

Os padrões de coocorrência apresentaram resultados diferentes quanto ao algoritmo aplicado na randomização das matrizes nulas, portanto concluímos que a aplicação de mais de um algoritmos seja a forma mais prudente na interpretação dos possíveis padrões que a comunidade formigas pode apresentar em sua estruturação.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E. **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2000.

ALMEIDA-GOMES, M.; ROCHA, C. F. D. Landscape connectivity may explain anuran species distribution in an Atlantic forest fragmented area. **Landscape Ecology**, v. 29, n. 1, p. 29–40, 2014.

ANDERSEN, A. N. A Classification of Australian Ant Communities, Based on Functional Groups Which Parallel Plant Life-Forms in Relation to Stress and Disturbance. **Journal of Biogeography**, v. 22, n. 1, p. 15–29. 1995.

ANDERSEN, A. N.; MAJER, J. D. Ants Show the Way Down Under: Invertebrates as Bioindicators in Land Management. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 2, n. 6, p. 291, ago. 2004.

ANTMAP. Disponível em: <<http://www.antmaps.org>>. Acesso em 24 de fev. 2021.

AQUINO, A. M. et al. Amostragem da Mesofauna Edáfica utilizando Funis de Berlese-Tüllgren Modificado. **Embrapa**, p. 4. 2006.

ARMBRECHT, I. Enigmatic Biodiversity Correlations: Ant Diversity Responds to Diverse Resources. **Science**, v. 304, n. 5668, p. 284–286. 2004.

AZEVEDO, A. D. et al. Estoque de Carbono em Áreas de Restauração Florestal da Mata Atlântica. **FLORESTA**, v. 48, n. 2, p. 183. 2018.

BACCARO, F. B.; FERRAZ, G. Estimating density of ant nests using distance sampling. **Insectes Sociaux**, v. 60, n. 1, p. 103–110. 2013.

BACCARO, F. B. et al. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: Editora INPA,

2015.

BAITELLO, J. B. Lauraceae. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo**. São Paulo: Fapesp/RiMa, 2003. p. 149–223.

BESTELMEYER, B. T. et al. Field Techniques for the Study of Ground-Dwelling Ants: An Overview, Description and Evaluation. In: AGOSTI, D. et al. (Eds.). . **Ants : Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 122–144.

BRANDÃO, C. R. F.; SILVESTRE, R.; DELABIE, J. H. C. Neotropical Ants (Hymenoptera) Functional Groups. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management**. CRC Press, 2012. p. 213–236.

BUSCHINGER, A. Social parasitism among ants: A review (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 12, p. 219–235. 2009.

CALCATERRA, L.; CABRERA, S.; BRIANO, J. Local co-occurrence of several highly invasive ants in their native range: are they all ecologically dominant species? **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 3, p. 407–419. 2016.

CAMAROTA, F. et al. Co-occurrence patterns in a diverse arboreal ant community are explained more by competition than habitat requirements. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 24, p. 8907–8918. 2016.

CARNAVAL, A. C. et al. Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 785–789. 2009.

CASIMIRO, M. S.; SANSEVERO, J. B. B.; QUEIROZ, J. M. What can ants tell us about ecological restoration? A global meta-analysis. **Ecological Indicators**, v. 102, p. 593–598. 2019.

CERDÁ, X.; ARNAN, X.; RETANA, J. Is competition a significant hallmark of ant

(Hymenoptera: Formicidae) ecology? **Myrmecological News**, v. 18, n. 1, p. 131–147. 2013.

CERDÁ, X.; DEJEAN, A. Predation by ants on arthropods and other animals. In: NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES (U.S.) (Ed.). **Predation in the Hymenoptera: An Evolutionary Perspective**, 2011. p. 39–78.

COLE, B. J. Assembly of Mangrove Ant Communities: Patterns of Geographical Distribution. **The Journal of Animal Ecology**, v. 52, n. 2, p. 339–347. 1983.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132–1140. 1979.

CRIST, T. O.; MACMAHON, J. A. Harvester Ant Foraging and Shrub-Steppe Seeds: Interactions of Seed Resources and Seed Use. **Ecology**, v. 73, n. 5, p. 1768–1779, out. 1992.

DASH, S. T. **A taxonomic revision of the new world Hypoponera Santschi, 1938 (Hymenoptera: Formicidae)**. The University of Texas at El Paso. 2011.

DÁTTILO, W.; IZZO, T. J. Temperature Influence on Species Co-Occurrence Patterns in Treefall Gap and Dense Forest Ant Communities in a Terra-Firme Forest of Central Amazon, Brazil. **Sociobiology**, v. 59, n. 2, p. 351. 2014.

DEJEAN, A. et al. How territoriality and host-tree taxa determine the structure of ant mosaics. **The Science of Nature**, v. 102, n. 5–6, p. 33. 2015.

DELABIE, J. H. C. et al. Sampling effort and choice of methods. In: AGOSTI, D. et al. (Eds.). **. Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 145–154.

DONOSO, D. A.; JOHNSTON, M. K.; KASPARI, M. Trees as templates for tropical litter arthropod diversity. **Oecologia**, v. 164, n. 1, p. 201–211. 2010.

DRAKE, J. A.; FLUM, T.; HUXEL, G. R. On Defining Assembly Space: A Reply to Grover



and Lawton. **The Journal of Animal Ecology**, v. 63, n. 2, p. 488, abr. 1994.

DRAKE, J. A. et al. On the nature of the assembly trajectory. In: WEIHER, E.; KEDDY, P. A. (Eds.). . **Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats**. [s.l.] Cambridge University Press, 1999. p. 233–250.

DUNN, R. R. Recovery of Faunal Communities During Tropical Forest Regeneration. **Conservation Biology**, v. 18, n. 2, p. 302–309. 2004.

EHRENFELD, J. G. Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. **Ecosystems**, v. 6, n. 6, p. 503–523. 2003.

ELLWOOD, M. D. F. et al. Competition can lead to unexpected patterns in tropical ant communities. **Acta Oecologica**, v. 75, p. 24–34. 2016.

FEITOSA, R. DOS S. M. **Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae)**. Ribeirão Preto: Universidade de São Paulo, 20 2011.

FICHAUX, M. et al. Habitats shape taxonomic and functional composition of Neotropical ant assemblages. **Oecologia**, v. 189, n. 2, p. 501–513. 2019.

FISHER, B. L. et al. Applying the ALL Protocol: Selected Case Study. In: AGOSTI, D. et al. (Eds.). . **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 207–214.

FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, n. 9, p. 1221–1244, set. 1998.

GOTELLI, N. J. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. **Ecology**, v. 81, n. 9, p. 2606–2621, 2000.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. Biogeography at a Regional Scale: Determinants of Ant Species Density in New England Bogs and Forests. **Ecology**, v. 83, n. 6, p. 1604–1609, 2002.

GOTELLI, N. J. et al. Counting ants (Hymenoptera: Formicidae): Biodiversity sampling and statistical analysis for myrmecologists. **Myrmecological News**, v. 15, p. 13–19. 2011.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null Models in Ecology**. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 1996.

GOTELLI, N. J.; HART, E. M.; ELLISON, A. M. EcoSimR: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. 2015

GROVER, J. P.; LAWTON, J. H. Experimental Studies on Community Convergence and Alternative Stable States: Comments on a Paper by Drake et al. **The Journal of Animal Ecology**, v. 63, n. 2, p. 484, abr. 1994.

HAKALA, S. M.; SEPPÄ, P.; HELANTERÄ, H. Evolution of dispersal in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review on the dispersal strategies of sessile superorganisms. **Myrmecological News**, v. 29, p. 35–55. 2019.

HAUKISALMI, V.; HENTTONEN, H. Analysing interspecific associations in parasites: alternative methods and effects of sampling heterogeneity. **Oecologia**, v. 116, n. 4, p. 565–574. 1998.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press. 1990.

INMET. Disponível em: <<https://portal.inmet.gov.br/>>. Acesso em 24 de fev. 2021.

JEŠOVNIK, A.; SCHULTZ, T. R. Revision of the fungus-farming ant genus *Sericomyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). **ZooKeys**, v. 670, p. 1–109. 2017.

JOHNSON, R. A. A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part I. **Zootaxa**, v. 4029, n. 1, p. 001–142. 2015.

KASPARI, M. Litter ant patchiness at the 1-m<sup>2</sup> scale: disturbance dynamics in three Neotropical forests. **Oecologia**, v. 107, n. 2, p. 265–273. 1996.

KASPARI, M. A primer on ant ecology. In: AGOSTI, D. et al. (Eds.). . **Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 9–24.

KEMPF, W. W. F. A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae). **Cornell University**. 1951.

KRASNOV, B. R.; STANKO, M.; MORAND, S. Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 6, p. 1330–1339. 2006.

LAVENDER, T. M.; SCHAMP, B. S.; LAMB, E. G. The Influence of Matrix Size on Statistical Properties of Co-Occurrence and Limiting Similarity Null Models. **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, p. e0151146. 2016.

LEVINGS, S. C. Seasonal, Annual, and Among-site Variation in the Ground Ant Community of a Deciduous Tropical Forest: Some Causes of Patchy Species Distributions. **Ecological Monographs**, v. 53, n. 4, p. 435–455. 1983.

LOBRY DE BRUYN, L. A. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. In: **Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes**. [s.l.] Elsevier, 1999. p. 425–441.

LONGINO, J. T. A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the aurita group. **Zootaxa**, v. 1491, n. 1, p. 1–63. 2007.

LONGINO, J. T.; CODDINGTON, J.; COLWELL, R. K. The Ant Fauna of a Tropical Rain Forest: Estimating Species Richness Three Different Ways. **Ecology**, v. 83, n. 3, p. 689–702. 2002.

LOPES, C. T.; VASCONCELOS, H. L. Evaluation of three methods for sampling ground-dwelling Ants in the Brazilian Cerrado. **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 4, p. 399–405. 2008.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1992.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1998.

LOWMAN, M. D. Litterfall and Leaf Decay in Three Australian Rainforest Formations. **The Journal of Ecology**, v. 76, n. 2, p. 451. 1988.

MANTOVANI, M. et al. Diversidade de espécies e estrutura sucessional de uma formação secundária da floresta ombrófila densa. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, n. 67, p. 14–26. 2005.

MARCON, T. R. et al. Guia ilustrado de Leguminosae Juss. arbóreas do Corredor de Biodiversidade Santa Maria - PR. **Biota Neotropica**, v. 13, n. 3, p. 350–373. 2013.

MAYHÉ-NUNES, A. J. Definição de termos para as projeções mesossomais das operárias de *Mycocepurus* Forel, 1893 (Hymenoptera, Formicidae). **Contribuições Avulsas sobre a História natural do Brasil. Série Zoologia**, v. 27, p. 1–7. 2000.

MCGLYNN, T. P.; KIRKESY, S. E. The effects of food presentation and microhabitat upon resource monopoly in a ground-foraging ant (Hymenoptera: Formicidae) community. **Revista de Biología Tropical**, v. 48, p. 629–642. 2000.

MEJÍA-DOMÍNGUEZ, N. R. et al. Individual Canopy-tree Species Effects on Their Immediate Understory Microsite and Sapling Community Dynamics. **Biotropica**, v. 43, n. 5, p. 572–581. 2011.

MITTELBACH, G. G.; MCGILL, B. J. **Community Ecology**. Oxford University Press, 2019.

NÓBREGA, A. M. F. DA et al. Regeneração natural em remanescentes florestais e áreas reflorestadas da várzea do rio Mogi-Guaçu, Luiz Antônio - SP. **Revista Árvore**, v. 32, n. 5, p. 909–920. 2008.

PIREDA, S. et al. Morpho-anatomical and ultrastructural analysis of extrafloral nectaries in *Inga edulis* (Vell.) Mart. (Leguminosae). **Nordic Journal of Botany**, v. 36, n. 7, p. e01665. 2018.

PITZALIS, M. et al. The effects of biome and spatial scale on the co-occurrence patterns of a group of Namibian beetles. **Acta Oecologica**, v. 83, p. 29–37. 2017.

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 5, p. 669–674. 1998.

POL, R. G.; LOPEZ DE CASENAVE, J.; PIRK, G. I. Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the foraging behaviour of harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) in the central Monte desert, Argentina. **Austral Ecology**, v. 36, n. 3, p. 320–328. 2011.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. 2018.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019.

RAHIM, A.; OHKAWARA, K. Invasive Ants Affect Spatial Distribution Pattern and Diversity of Arboreal Ant Communities in Fruit Plantations, in Tarakan Island, Borneo. **Sociobiology**, v. 66, n. 4, p. 527–535. 2019.

REED, S. C.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Controls Over Leaf Litter and Soil Nitrogen Fixation in Two Lowland Tropical Rain Forests. **Biotropica**, v. 39, n. 5, p. 585–592.

2007.

RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H. Are all ant mosaics caused by competition? **Oecologia**, v. 131, n. 4, p. 606–611. 2002.

RÍOS-CASANOVA, L.; VALIENTE-BANUET, A.; RICO-GRAY, V. Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. **Acta Oecologica**, v. 29, n. 3, p. 316–323. 2006.

ROCHA, C. F. D. et al. A survey of the leaf-litter frog assembly from an Atlantic forest area (Reserva Ecológica de Guapiaçu) in Rio de Janeiro State, Brazil, with an estimate of frog densities. **Tropical Zoology**, v. 20, p. 99–108. 2007.

SÁ, D. et al. Estrutura e grupos ecológicos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no Triângulo Mineiro, Brasil. **Caminhos de geografia**, v. 13, n. 44, p. 89–101. 2012.

SANSEVERO, J. B. B. et al. Natural Regeneration in Plantations of Native Trees in Lowland Brazilian Atlantic Forest: Community Structure, Diversity, and Dispersal Syndromes. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 3, p. 379–389. 2011.

SIEVERT, C. Interactive Web-Based data visualization with R, plotly, and shiny. Chapman and Hall/CRC Florida. 2020.

SILVA, B. F. et al. Ants Promote Germination of the Tree *Guarea guidonia* by Cleaning its Seeds. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, e20180151. 2019.

SILVA, B. F. et al. Diaspore Abundance Promotes more Interaction with Ants in a Brazilian Atlantic Forest. **Floresta e Ambiente**, v. 27, n. 4, e20180238. 2020.

SILVA, F. H. O. et al. Mini-Winkler Extractor and Pitfall Trap as Complementary Methods to Sample Formicidae. **Neotropical Entomology**, v. 42, n. 4, p. 351–358. 2013.

SILVA, P. S. D. et al. Do leaf-litter attributes affect the richness of leaf-litter ants? **Neotropical**

**Entomology**, v. 40, n. 5, p. 542–547. 2011.

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 1, p. 107–124. 2010.

SOARES, S. M.; SCHOEREDER, J. H. Ant-nest distribution in a remnant of tropical rainforest in southeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v. 48, n. 3, p. 280–286. 2001.

SOSA-CALVO, J.; SCHULTZ, T. R. Three Remarkable New Fungus-Growing Ant Species of the Genus *Myrmicocrypta* (Hymenoptera: Formicidae), With a Reassessment of the Characters That Define the Genus and Its Position Within the Attini. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 103, n. 2, p. 181–195. 2010.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, v. 85, n. 1, p. 74–79. 1990.

SUMPTER, D. J. . The principles of collective animal behaviour. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 361, n. 1465, p. 5–22. 2006.

TAMASHIRO, J.Y. & ESCOBAR, N.A.G.E.. **Mimosoideae** In: Tozzi, A.M.G.A., et. al. Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 8, pp: 84-166. 2016.

VARGAS, A. B. et al. Efeitos de fatores ambientais sobre a mirmecofauna em comunidade de restinga no Rio de Janeiro, RJ. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 1, p. 28–37. 2007.

VELLEND, M. **The Theory of Ecological Communities (MPB-57)**. Princeton: Princeton University Press, 2016.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

WALTHER, G.-R. Community and ecosystem responses to recent climate change.

**Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1549, p. 2019–2024. 2010.

WARD, D.; BEGGS, J. Coexistence, habitat patterns and the assembly of ant communities in the Yasawa islands, Fiji. **Acta Oecologica**, v. 32, n. 2, p. 215–223. 2007.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. **Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats**. Cambridge University Press, 2001.

WILBY, A.; SHACHAK, M. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. **Oecologia**, v. 125, n. 4, p. 495–503. 2000.

WILLOTT, S. J.; COMPTON, S. G.; INCOLL, L. D. Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. **Oecologia**, v. 125, n. 1, p. 35–44. 2000.

YOUNG, T. P.; CHASE, J. M.; HUDDLESTON, R. T. Succession and assembly as conceptual bases in community ecology and ecological restoration. **Ecological Restoration**, v. 19, p. 5–19, 2001.

YUSAH, K. M. et al. Ant mosaics in Bornean primary rain forest high canopy depend on spatial scale, time of day, and sampling method. **PeerJ**, v. 6, p. e4231, 2018.