

Relações alométricas entre os tamanhos de sementes artificiais removidas e de formigas em um fragmento florestal na Amazônia Central

Allometric relationships between artificial seeds size and ants size in dispersal events in a fragmented forest in Central Amazonia

Lilian Caroline Nunes de Matos^{I,II}  | Flavia Delgado Santana^{II}  | Fabricio Beggiate Baccaro^{III,IV} 

^IInstituto Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas, Brasil

^{II}Universidade Federal do Amazonas. Programa de Iniciação Científica. Manaus, Amazonas, Brasil

^{III}Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil

^{IV}Universidade Federal do Amazonas. Departamento de Biologia. Manaus, Amazonas, Brasil

Resumo: As formigas são os principais dispersores invertebrados de sementes encontradas no solo. No entanto, ainda conhecemos pouco sobre a história natural das espécies de formigas e como elas poderiam atuar na dispersão de sementes. Em busca de padrões alométricos entre formigas e sementes, que poderiam ser extrapolados para outros locais e outras espécies, comparamos modelos de sementes artificiais com tamanhos diferentes e os relacionamos com algumas medidas de tamanho das formigas. As sementes artificiais foram oferecidas em seis transectos com dez pontos de observação instalados no *campus* da Universidade Federal do Amazonas, em Manaus. Foram registradas 20 espécies de formigas interagindo com as sementes artificiais. Formigas do gênero *Ectatomma* removeram uma quantidade maior de sementes, seguidas por *Pheidole*, *Odontomachus* e *Pachycondyla*. A maior distância percorrida foi de 5,10 m, em um evento de dispersão por *E. brunneum* Smith, 1858. Formigas menores de 2 mm não removeram nenhum dos modelos de sementes artificiais, mas consumiram o arilo artificial no local onde a semente foi oferecida. Nossos resultados reforçam que a qualidade da dispersão de sementes é dependente da identidade do parceiro (espécie de formiga), mas que formigas maiores removem mais sementes e a distâncias maiores.

Palavras-chave: Comportamento. Mirmecocoria. Mutualismo. Floresta tropical.

Abstract: Ants are the main invertebrate seed dispersers found on the forest floor. However, we still know little about the natural history of ant species, and how they act on seed dispersal. Aiming to find allometric patterns between ants and seeds that could be extrapolated to other locations and different ant species, we compared artificial seed models with seed sizes and related them to ant size. Artificial seeds were placed in six transects, each with 10 observation spots, at the campus of the Federal University of Amazonas, Manaus. Twenty species of ants interacting with artificial seeds were recorded. Ants of the genus *Ectatomma* removed the larger amount of seeds, followed by genera *Pheidole*, *Odontomachus* and *Pachycondyla*. The longest dispersal distance recorded was 5.10 m, performed by *E. brunneum* Smith, 1858. Ants smaller than 2 mm did not remove any of the artificial seeds. In all interactions, the ants only cleaned the arils on the spot where the seed was offered. Our results reinforce that the quality of seed dispersal will depend on the identity of the partner (ant), and that larger ants may remove more seeds, and at greater distances, more often.

Keywords: Behavior. Myrmecochory. Mutualism. Tropical forest.

MATOS, L. C. N., F. D. SANTANA & F. B. BACCARO, 2020. Relações alométricas entre os tamanhos de sementes artificiais removidas e de formigas em um fragmento florestal na Amazônia Central. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 15(1): 155-164. DOI: <http://doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i1.283>.

Autor para correspondência: Fabricio Beggiate Baccaro. Universidade Federal do Amazonas. Instituto de Ciências Biológicas. Av. General Rodrigo Octávio, 6200 – Coroado I. Manaus, AM, Brasil. CEP 69077-000 (baccaro@ufam.edu.br).

Recebido em 19/02/2020

Aprovado em 10/04/2020

Responsabilidade editorial: Rony Peterson Santos Almeida



INTRODUÇÃO

Em regiões neotropicais, a maioria das sementes das plantas é dispersa por animais vertebrados (Pijl, 1982). Parte dessas sementes pode cair no chão, espontaneamente ou pela ação de vertebrados, podendo ser dispersas por invertebrados (Christianini & Oliveira, 2010). Alguns grupos de invertebrados podem proporcionar benefícios à planta, ao dispersarem secundariamente sementes desses frutos caídos no chão da floresta (Vander Wall & Longland, 2004; Christianini & Oliveira, 2009, 2010, 2013; Dausmann, 2008; Rico-Gray & Oliveira, 2007). Devido à alta diversidade e à abundância de formigas nos trópicos, acredita-se que esses organismos sejam os principais invertebrados dispersores de sementes encontradas no solo (Pizo *et al.*, 2005).

A dispersão de sementes por formigas, ou mirmecocoria, é uma das interações animal-planta mais estudadas ao longo das últimas décadas (Leal, 2003). As formigas removem as sementes do chão, logo abaixo da planta-mãe, levam-nas para a colônia, se alimentam do arilo descartando-as no lixo do formigueiro, onde as sementes germinam (Gorb & Gorb, 1999; Giladi, 2006). Em alguns casos, durante o transporte para o formigueiro, algumas sementes podem ser perdidas pelas formigas, germinando e se estabelecendo em outros locais fora dos formigueiros, mas afastados da planta-mãe (Beattie, 1985). A dispersão secundária por formigas favorece o rearranjo das sementes depositadas pelos dispersores primários e a proteção contra predação, quando levadas para o formigueiro, influenciando o sucesso reprodutivo e a estrutura espacial das populações locais das plantas (Horvitz, 1981; Robert & Heithaus, 1986; Pizo *et al.*, 2005).

O tamanho das formigas geralmente determina a maneira como elas carregam as sementes, além de ser um bom preditor da distância de dispersão nas interações especialistas de mirmecocoria (Ness *et al.*, 2004) e de dispersão de sementes não mirmecocóricas (Leal, 2003). Estudos de dispersão de sementes não mirmecocóricas por formigas, realizados em diferentes ecossistemas,

têm mostrado que a relação entre o peso das sementes e o tamanho da formiga é um dos principais fatores de mediação tanto da qualidade quanto da quantidade dessas interações (e.g. Cerrado, Leal & Oliveira, 1998; Caatinga, Leal, 2003; e Floresta Atlântica, Pizo & Oliveira, 2000). Comparativamente, sementes pequenas tendem a ser removidas independentemente do tamanho da formiga, enquanto sementes grandes são removidas com mais frequência por formigas grandes (Gorb & Gorb, 1995; Ness *et al.*, 2004; Peternelli *et al.*, 2004). As formigas grandes geralmente têm mais facilidade de carregar as sementes, dispersando maior quantidade delas, a maiores distâncias; por isso, costumam ser apontadas como dispersores mais eficientes (Pizo & Oliveira, 2000; Pizo *et al.*, 2005). Uma das hipóteses é a de que a maior eficácia na remoção de sementes por formigas maiores esteja relacionada à sua morfologia (*i.e.* tamanho da mandíbula, tamanho do tarso, comprimento do corpo) (Pizo *et al.*, 2005; Giladi, 2006). Embora seja reconhecida a importância das formigas como o principal grupo de dispersores secundários nas regiões neotropicais, ainda são poucos os estudos que investigaram as relações alométricas das interações formiga-sementes não mirmecocóricas.

Sementes artificiais são especialmente úteis em estudos alométricos, onde é possível criar sementes com tamanhos e pesos diferentes, mas com mesma composição de arilo. Os estudos com sementes artificiais ainda são poucos, mas a escolha pela utilização de sementes artificiais está geralmente associada às amostragens rápidas da comunidade de formigas dispersoras ou a comparações de assembleias de formigas entre ambientes (Raimundo *et al.*, 2004; Henao-Gallego *et al.*, 2011; Bieber *et al.*, 2014; Rabello *et al.*, 2015). O objetivo desta pesquisa foi investigar as relações entre os tamanhos da semente artificial e da formiga em eventos de dispersão de sementes artificiais em um fragmento florestal urbano. Mais precisamente, são investigadas as seguintes hipóteses: i) a remoção de sementes artificiais é determinada pelo tamanho da formiga; e ii) a distância percorrida pela formiga

no evento de dispersão está relacionada com o peso da semente artificial e o tamanho da formiga.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado no *campus* universitário da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), localizado na cidade de Manaus (3,0964 S; 59,9648 O). O *campus* da UFAM possui área de aproximadamente 600 hectares e é considerado um dos maiores fragmentos urbanos de floresta tropical do Brasil. A paisagem do *campus* é formada por platôs, vertentes e baixios, sendo coberta por floresta tropical de terra firme, por florestas de crescimento secundário, por campinaranas e áreas desmatadas (Nery *et al.*, 2004; Borges & Guilherme, 2000). Os experimentos de remoção de sementes foram realizados em áreas de platô e baixo em floresta de terra firme, ao redor do setor sul do *campus*. A floresta, nessa área, não é secundária, mas muitas árvores grandes foram retiradas durante a construção do *campus* (Nery *et al.*, 2004).

EXPERIMENTO DE INTERAÇÃO FORMIGA-SEMENTE

Utilizamos sementes artificiais de diferentes tamanhos. Após vários testes, o protocolo mais adequado para a produção das sementes artificiais foi: misturar gordura vegetal hidrogenada (75,5% em relação ao peso total), frutose (5%), sacarose (5%), glicose (4,7%), glutamina (6,8%) e carbonato de cálcio (3%); aquecer a mistura a 200 °C por 30 segundos no micro-ondas e deixá-la esfriar em temperatura ambiente. Depois de frio, o arilo artificial foi cortado e colocado nos polos dos diferentes modelos

de miçangas (que representam a semente) (Figura 1A). A textura do arilo artificial ficou pegajosa o suficiente para que ele permanecesse acoplado à miçanga (Figura 1B). Esse protocolo foi adaptado de Rabello *et al.* (2015), produzido no Laboratório de Biologia Animal da Pós-Graduação da Universidade Federal do Amazonas (UFAM).

Antes da realização dos experimentos em campo, foi realizada a pesagem das sementes artificiais (miçangas) com e sem arilo. O peso médio das sementes artificiais foi determinado após a pesagem de pelo menos 20 miçangas de cada modelo. Os modelos de sementes artificiais com arilo foram classificados, pelo tamanho, em pequeno, médio e grande, de acordo com os pesos médios de sementes naturais encontrados na literatura (Tabela 1).

Para a realização dos experimentos de remoção, estabelecemos seis transectos de 100 m, com dez pontos de observação. Em cada ponto, oferecemos dez sementes, sendo cinco sementes grandes e cinco sementes médias ou pequenas, a cada 10 m. Ou seja, em cada ponto, foram

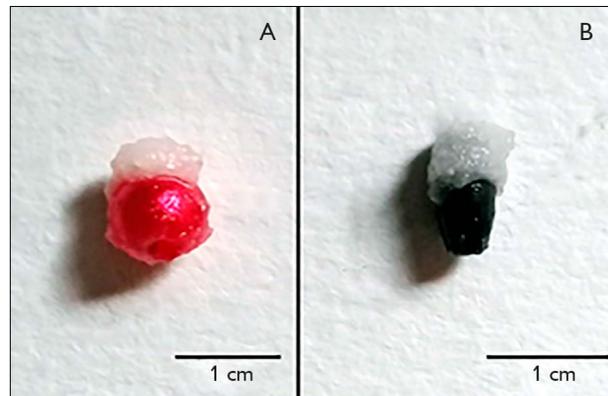


Figura 1. A) Miçangas usadas para elaboração das sementes artificiais e posição do arilo artificial nos polos das miçangas: A) semente artificial com tamanho médio; B) semente artificial com tamanho pequeno. Fotos: Lilian Matos (2019).

Tabela 1. Peso dos diferentes modelos de sementes artificiais, distância média e quantidade de remoções.

Semente	Peso médio com arilo (g)	Peso médio sem arilo (g)	Distância média (cm)	Número de remoções (%)
Pequena	0,04	0,02	184	36,0
Média	0,05	0,03	169	38,6
Grande	0,09	0,03	204	49,5

oferecidos às formigas dois tamanhos de sementes. No total, foram 100 sementes por transecto (25 sementes pequenas, 25 sementes médias e 50 sementes grandes). As sementes foram depositadas diretamente no solo da floresta, e foi feito o monitoramento no período de 60 minutos ou até todas as sementes serem transportadas pelas formigas. Seguimos todas as formigas que carregaram as sementes artificiais até a entrada do ninho, ou até o local onde a semente foi abandonada. Logo em seguida, medimos a distância linear entre o ponto de observação (onde a semente foi oferecida) e a entrada no ninho ou o local onde a semente foi abandonada. Ao longo do experimento, as espécies de formigas que interagiram com as sementes foram coletadas e armazenadas em álcool 70%, para posterior identificação. Consideramos interação quando a operária consumiu o arilo artificial sem remover a semente, recrutou outras operárias ou tentou remover (pegando e soltando a semente). Os experimentos de remoção ocorreram entre 8:00 e 16:00 h.

Usamos o comprimento de Weber como medida do tamanho da formiga. O comprimento de Weber é a medida em linha reta considerando-se a extensão da base occipital (junção entre a cabeça e o mesossoma) à base do mesossoma (Figura 2). O comprimento de Weber é frequentemente usado em estudos com formigas, pois desconsidera possíveis efeitos fisiológicos momentâneos, como o estado nutricional (Parr *et al.*, 2017). Foram

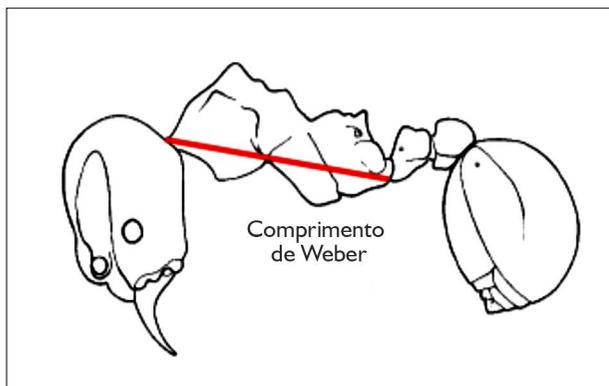


Figura 2. Vista lateral de uma formiga indicando o comprimento de Weber. Adaptado de Baccaro *et al.* (2015).

medidos exemplares capturados em cada ponto de coleta, independente da espécie. Ou seja, todos os espécimes da mesma espécie amostrados em cada ponto de observação foram medidos. Posteriormente, calculamos a média do comprimento de Weber para cada espécie.

ANÁLISE DOS DADOS

Usamos um modelo generalizado misto (GLMM), com distribuição binomial dos resíduos, para investigar se a remoção de sementes artificiais está positivamente relacionada com o tamanho da formiga. Nessa análise, a variável independente foi o tamanho da operária e a variável dependente foi o resultado da interação com as sementes artificiais (removeu ou não removeu). A unidade amostral foi a interação entre a semente e a operária. Declaramos o ponto de observação como variável randômica para controlar a autocorrelação espacial entre os pontos de observação.

Para investigar se o peso da semente artificial e o tamanho da formiga estão relacionados com a distância percorrida pela formiga no evento de dispersão, usamos um GLMM com distribuição gaussiana nos resíduos. Nessa análise, a variável dependente foi a distância percorrida no evento de remoção e as variáveis independentes foram o peso da semente e o tamanho da formiga. Como o tamanho das formigas variou bastante, dividimos a distância percorrida pelo tamanho médio do corpo da formiga. Dessa forma, a distância percorrida durante o evento de dispersão foi expressa em termos de comprimento do corpo. Fizemos essa transformação para padronizar os dados de distância, já que formigas grandes andam maiores distâncias e cobrem maior área de vida (Baccaro & Ferraz, 2011). Nessa análise, a unidade amostral também foi o evento de remoção, e declaramos o ponto de observação como variável randômica para controlar possíveis correlações entre os pontos de observação. Calculamos o R^2 marginal e condicional para cada GLMM, para medir a importância da variável aleatória (local onde a semente foi oferecida) em nossos resultados. O R^2 marginal fornece a

variação explicada apenas pelos efeitos fixos, enquanto o R^2 condicional fornece a variação explicada pelos efeitos fixos e aleatórios no modelo (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

Todas as análises foram realizadas no programa estatístico R (R Core Team, 2019), com a ajuda dos pacotes *lme4* (Bates *et al.*, 2015) e *lmerTest* (Kuznetsova *et al.*, 2017). Os gráficos foram gerados por meio dos pacotes *visreg* (Breheny & Burchett, 2017) e *ggplot2* (Wickham, 2016).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nós registramos 20 espécies de formigas pertencentes a sete gêneros interagindo com as sementes artificiais (Tabela 2). A riqueza de espécies que interagiram com as sementes artificiais pode ser considerada relativamente

alta, se comparada a outros estudos realizados em floresta ombrófila (Camargo *et al.*, 2016; Santana *et al.*, 2016; Bieber *et al.*, 2013). No entanto, entre as 20 espécies de formigas, apenas oito removeram as sementes.

Os gêneros/espécies de formigas registrados são os que comumente são descritos interagindo com sementes naturais em ecossistemas brasileiros, como as espécies dos gêneros *Ectatomma* e *Pheidole*. No nosso estudo, espécies desses gêneros foram responsáveis pelo maior número de remoções das sementes artificiais (Tabela 2). Espécies de *Ectatomma* e *Pheidole* são atraídas principalmente por arilos ricos em lipídio e carboidrato (Santana *et al.*, 2013; Pizo & Oliveira, 2000), principais ingredientes do arilo artificial utilizado no nosso estudo. Os pontos onde foram

Tabela 2. Lista de espécies, tamanho médio da formiga (baseado no comprimento de Weber), maior distância percorrida carregando a semente, número de eventos de remoção registrados e número de sementes removidas no *campus* da UFAM.

Espécie	Tamanho médio (mm)	Maior distância (cm)	Número de eventos de remoção	Número de sementes removidas
<i>Ectatomma brunneum</i>	3,49	510	31	227
<i>Monomorium</i> sp1	0,78	0	0	0
<i>Monomorium</i> sp2	0,75	0	0	0
<i>Monomorium</i> sp3	0,75	0	1	0
<i>Neoponera</i> sp.	3,76	186	1	1
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892	3,16	51	1	2
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	3,45	113	1	6
<i>Pachycondyla</i> sp1	2,43	36	1	1
<i>Pachycondyla striata</i> Smith, 1858	2,46	40	1	4
<i>Pheidole</i> sp1	0,75	0	1	0
<i>Pheidole</i> sp2	1,2	360	2	10
<i>Pheidole</i> sp3	0,79	0	1	0
<i>Pheidole</i> sp4	0,88	0	1	0
<i>Pheidole</i> sp5	1,07	120	1	10
<i>Pheidole</i> sp6	0,81	0	2	0
<i>Pheidole</i> sp7	1,2	0	0	0
<i>Solenopsis</i> sp2	0,71	0	4	0
<i>Solenopsis</i> sp3	0,91	0	1	0
<i>Solenopsis</i> sp4	0,91	0	1	0
<i>Solenopsis</i> sp5	0,57	0	2	0

registradas espécies dos gêneros *Odontomachus*, *Neoponera* e *Pachycondyla* tiveram pouca remoção, o que difere de outros estudos onde geralmente as formigas desses gêneros são relatadas como principais dispersoras de sementes (Pizo *et al.*, 2005). Como foi observado por Bieber *et al.* (2013), os gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* são menos frequentes em florestas antropizadas, por isso, é possível que o padrão esteja relacionado ao fato de os nossos experimentos terem ocorrido em áreas com algum nível de perturbação antrópica. Em alguns casos, as formigas somente consumiram o arilo, sem retirar as sementes do local, como ocorreu com espécies dos gêneros *Monomorium*, *Pheidole* e *Solenopsis* (majoritariamente pequenas: comprimento de Weber < 1,5 mm).

Sementes das três classes de tamanho foram removidas em proporções similares (Tabela 1). Na maioria dos casos, as formigas carregaram as sementes até o formigueiro, mas, em alguns eventos, somente coletavam o arilo no ponto de observação, sem remover a semente (Figura 3). A espécie *Ectatomma brunneum*, que está entre as maiores e mais abundantes formigas no nosso estudo, conseguiu remover todos os tipos de

sementes artificiais. Formigas da espécie *E. brunneum* são consideradas dispersoras de sementes de alta qualidade (Zelikova & Breed, 2008; Leal *et al.*, 2013) pelo tamanho de suas mandíbulas e pernas, que facilitam o transporte das sementes e o deslocamento a distâncias maiores (Gómez *et al.*, 2005). A espécie *Pheidole* sp2, apesar de ser relativamente menor, também removeu sementes de diferentes tamanhos até seu formigueiro (Tabela 2).

O tamanho da formiga foi um fator determinante nas remoções de sementes. Formigas menores do que 1,5 mm praticamente não removeram sementes, apenas se alimentaram do arilo (Figura 3), a exemplo da maioria das espécies dos gêneros *Pheidole*, *Solenopsis* e *Monomorium* (Tabela 2). Já formigas com comprimento de Weber maiores do que 2 mm removeram sementes frequentemente (GLMM; $p < 0,001$, Figura 4). O R^2 condicional (0,91) explicou boa parte da variação do modelo (R^2 marginal = 0,66), sugerindo que o resultado da interação (remoção ou não remoção) é muito variável entre os pontos de observação.

A menor distância percorrida entre o ponto de observação e a entrada do ninho foi de 0,36 m



Figura 3. A-B) Formigas do gênero *Pheidole* consumindo o arilo das sementes artificiais sem removê-las. Em B, também é possível ver uma operária de *E. brunneum* removendo uma semente artificial em meio ao ataque das operárias de *Pheidole*. Fotos: Lilian Matos (2019).

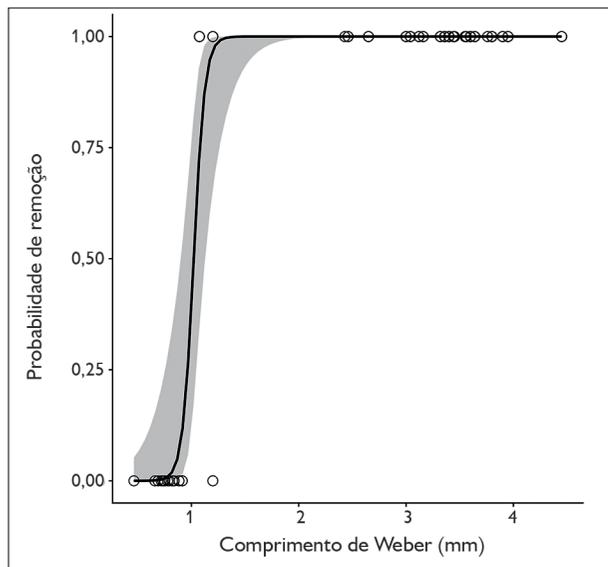


Figura 4. Relação entre remoção de sementes artificiais e comprimento do corpo de formigas no *campus* da UFAM.

(*Pachycondyla* sp1). A maior distância de 5,10 m foi percorrida por *Ectatomma brunneum*, seguido de *Pheidole* sp2, que carregou as sementes artificiais por 3,60 m. Já indivíduos de *Neoponera* sp1 carregaram a semente artificial por 1,86 m (único registro) e as espécie de *Odontomachus*

haematodus carregaram as sementes artificiais por até 1,13 m (Tabela 2).

Como esperado, formigas maiores removeram sementes a maiores distâncias (Tabela 2). No entanto, ao padronizar a distância percorrida pelo tamanho do corpo, essa relação se inverte. O comprimento do corpo da formiga foi o melhor preditor da distância proporcional percorrida (GLMM; $p < 0,001$, Figura 5A), já o peso da semente não influenciou a distância da remoção (GLMM; $p = 0,954$, Figura 5B). Formigas menores removeram sementes a distâncias proporcionalmente maiores (Figura 5A). O R^2 condicional do modelo explicou $\sim 64\%$ da variância, enquanto que somente os fatores fixos explicaram $\sim 43\%$ da variação das distâncias percorridas pelas formigas. Esses resultados sugerem que os locais de observação (onde as sementes foram oferecidas) afetam as distâncias percorridas, o que faz sentido, uma vez que o local onde a semente é oferecida determina a distância a ser percorrida até a entrada do formigueiro.

O padrão encontrado entre distância percorrida e tamanho relativo foi o oposto do que esperávamos, porém ressalta que formigas menores não devem ser negligenciadas

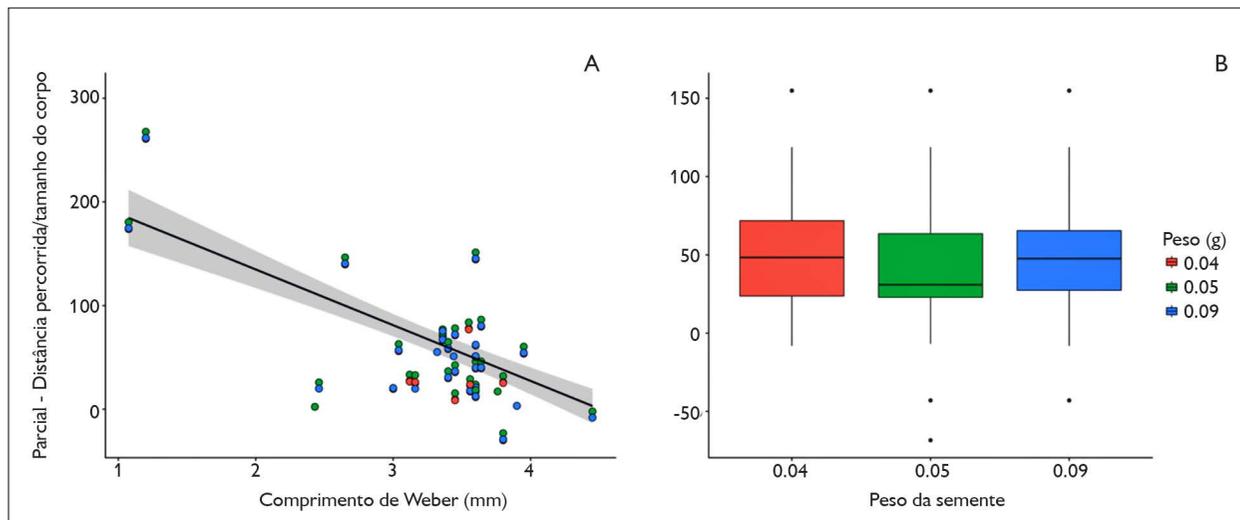


Figura 5. Relação entre distância percorrida proporcional ao tamanho do corpo e o comprimento da formiga (A), e ao peso da semente artificial (B), como indicado pelo modelo linear generalizado misto (GLMM). Cada ponto representa um evento de interação formiga-semente artificial. Os gráficos usam resíduos parciais da variável resposta e, portanto, mostram o efeito do preditor mantendo o efeito do outro preditor em seu valor médio. Isso explica os valores negativos nos dois gráficos.

nos estudos de dispersão de sementes. Do ponto de vista das plantas, as formigas pequenas podem desempenhar papel importante como dispersoras de sementes, principalmente em áreas florestais com algum nível de antropização e defaunação (Bieber *et al.*, 2014). Embora a distância de remoção de sementes realizada pelas formigas menores seja questionável, para determinadas espécies de plantas (eg. herbáceas e arbustos), pequenas distâncias de remoção podem ser suficientes para diminuir os efeitos dos eventos de mortalidade dependente de densidade (Ness *et al.*, 2004). Em conjunto, nossos resultados sugerem que o peso da semente pode influenciar na decisão de remover ou não a semente, que é mediada pelo tamanho da formiga (Figura 4). Formigas suficientemente grandes removem as sementes às diferentes distâncias, independente do seu peso (Figura 5A).

Vale ressaltar que usamos miçangas de formatos diferentes para criar sementes com pesos diferentes. Com exceção de uma miçanga redonda, usamos formatos elípticos, por serem mais similares à forma das sementes naturais (Figura 1). Dessa maneira, acreditamos que o formato não deve ter influenciado os resultados apresentados aqui. No entanto, seria interessante investigar se mudanças no centro de gravidade das sementes (artificiais ou naturais), normalmente associados com formatos diferentes, podem alterar os padrões de dispersão de sementes por formigas.

CONCLUSÃO

Este trabalho buscou investigar a relação entre tamanho da formiga e peso da semente em eventos de dispersão, utilizando sementes artificiais. Considerando a diversidade de tamanhos de sementes que existem na natureza, nossos resultados sugerem que, independentemente do peso, a semente pode ser removida a grandes distâncias, desde que a espécie de formiga interagindo seja relativamente grande (> 2 mm de comprimento). Nossos resultados reforçam que a qualidade do serviço oferecido é fortemente dependente da identidade do parceiro (espécie de formiga).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Nataly Meneses e Dionei Oliveira Gomes, pela ajuda na realização dos experimentos em campo, e a Thalita Ferreira dos Santos, pela ajuda na triagem e identificação das formigas. L.C.N.M agradece à bolsa do Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica/Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (PIBIC/CNPq) da Universidade Federal do Amazonas.

REFERÊNCIAS

- BACCARO, F. B. & G. FERRAZ, 2013. Estimating density of ant nests using distance sampling. *Insectes Sociaux* 60(1): 103-110. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00040-012-0274-2>.
- BACCARO, F. B., R. M. FEITOSA, F. FERNANDEZ, I. O. FERNANDES, T. J. IZZO, J. L. P. SOUZA & R. SOLAR, 2015. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**: 1-388. Editora INPA, Manaus.
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER & S. WALKER, 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1-48. DOI: <http://dx.doi.org/doi:10.18637/jss.v067.i01>.
- BEATTIE, A. J., 1985. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms**. Cambridge University Press, Cambridge.
- BIEBER, A. G. D., P. S. D. SILVA & P. S. OLIVEIRA, 2013. Attractiveness of fallen fleshy fruits to ants depends on previous handling by frugivores. *Écoscience* 20(1): 85-89. DOI: <https://doi.org/10.2980/20-1-3573>.
- BIEBER, A. G. D., P. S. D. SILVA, S. F. SENDOYA & P. S. OLIVEIRA, 2014. Assessing the impact of deforestation of the atlantic rainforest on ant-fruit interactions: a field experiment using synthetic fruits. *PLoS ONE* 9(2): e90369. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090369>.
- BORGES, S. H. & E. GUILHERME, 2000. Comunidade de aves em um fragmento florestal urbano em Manaus, Amazonas, Brasil. *Ararajuba* 8(1): 17-23.
- BREHENY, P. & W. BURCHETT, 2017. Visualization of regression models using visreg. *The R Journal* 9: 56-71.
- CAMARGO, P. H. S. A., M. M. MARTINS, R. M. FEITOSA & A. V. CHRISTIANINI, 2016. Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness on an ornithochoric shrub. *Oecologia* 181: 507-518. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3571-z>.
- CHRISTIANINI, A. V. & P. S. OLIVEIRA, 2009. The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. *Oecologia* 160: 735-745. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1349-2>.



- CHRISTIANINI, A. V. & P. S. OLIVEIRA, 2010. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology** 98(3): 573-582. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01653.x>.
- CHRISTIANINI, A. V. & P. S. OLIVEIRA, 2013. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions** 7: 191-199. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9229-9>.
- DAUSMANN, K. H., J. GLOS, K. E. LINSSENMAIR & J. U. GANZHORN, 2008. Improved recruitment of a lemur-dispersed tree in Malagasy dry forests after the demise of vertebrates in forest fragments. **Oecologia** 157: 307-316. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1070-6>.
- GILADI, I., 2006. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos** 112(3): 481-492. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14258.x>.
- GÓMEZ, C., X. ESPLANDALER & J. M. BAS, 2005. Ant behavior and seed morphology: a missing link of myrmecochory. **Oecologia** 146: 244-246. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0200-7>.
- GORB, S. N. & E. V. GORB, 1995. Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). **Oikos** 73(3): 367-374. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545960>.
- GORB, S. N. & E. V. GORB, 1999. Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): implications for distance dispersal. **Acta Oecologica** 20(5): 509-518. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(00\)86618-7](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(00)86618-7).
- HENAO-GALLEGO, N., S. ESCOBAR-RAMÍREZ, Z. CALLE, J. MONTOYA-LERMA & I. ARMBRECHT, 2011. An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. **Society for Ecological Restoration International** 20(5): 555-560. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00852.x>.
- HORVITZ, C. C., 1981. Analysis of how ant behavior affects germination in a tropical myrmecochory *Calathea microcephala* (P & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla* and *Solenopsis* (Formicidae). **Oecologia** 51: 47-52. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00344651>.
- KUZNETSOVA, A., P. B. BROCKHOFF & R. H. B. CHRISTENSEN, 2017. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. **Journal of Statistical Software** 82(13): 1-26. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>.
- LEAL, I. R. & P. S. OLIVEIRA, 1998. Interactions between fungus-growing ants (attini), fruits and seeds in Cerrado vegetation in southeast Brazil. **Biotropica** 30(2): 170-178. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00052.x>.
- LEAL, I. R., 2003. Dispersão de sementes por formigas na caatinga. In: I. R. LEAL, M. TABARELLI & J. M. C. SILVA (Ed.): **Ecologia e conservação da caatinga**: 593-624. Editora Universitária da UFPE, Recife.
- LEAL, L. C., A. N. ANDERSEN & I. R. LEAL, 2013. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia** 174: 173-181. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2740-6>.
- NAKAGAWA, S. & H. SCHIELZETH, 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. **Methods in Ecology and Evolution** 4(2): 133-142. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>.
- NERY, L. C. R., E. S. LOROSA & A. M. R. FRANCO, 2004. Feeding preference of the sandflies *Lutzomyia umbratilis* and *L. spathotrichia* (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) in an urban forest patch in the city of Manaus, Amazonas, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 99(6): 571-574. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0074-02762004000600006>.
- NESS, J. H., J. L. BRONSTEIN, A. N. ANDERSEN & J. N. HOLLAND, 2004. Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions. **Ecology** 85(5): 1244-1250. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0364>.
- PARR, C. L., R. R. DUNN, N. J. SANDERS, M. D. WEISER, M. PHOTAKIS, T. R. BISHOP, M. C. FITZPATRICK, X. ARNAN, F. B. BACCARO, C. R. BRANDÃO, L. CHICK, D. A. DONOSO, T. M. FAYLE, C. GÓMEZ, B. GROSSMAN, T. C. MUNYAI, R. PACHECO, J. RETANA, A. ROBINSON, K. SAGATA, R. R. SILVA, M. TISTA, H. VASCONCELOS, M. YATES & H. GIBB, 2017. GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). **Insect Conservation and Diversity** 10(1): 5-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/icad.12211>.
- PETERNELLI, E. F. O., T. M. C. D. LUCIA & S. V. MARTINS, 2004. Espécies de formigas que interagem com sementes de *Mimaba fitulifera* Mart (Euphorbiaceae). **Revista Árvore** 28(5): 733-738. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622004000500013>.
- PIJL, V. D., 1982. **Principles of dispersal in higher plants**: 2nd edition: 1-232. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- PIZO, M. A. & P. S. OLIVEIRA, 2000. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Biotropica** 32(4b): 851-861. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00623.x>.
- PIZO, M. A., L. PASSOS & P. S. OLIVEIRA, 2005. Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forests. In: P.-M. FORGET, J. E. LAMBERT, P. E. HULME & S. B. VANDER WALL (Ed.): **Seed fate**: predation, dispersal, and seedling establishment: 315-329. CABI Publishing, Wallingford.
- R CORE TEAM, 2019. **R**: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RABELLO, A. M., A. C. M. QUEIROZ, C. J. LASMAR, R. G. GUISSI, E. O. CANEDO-JÚNIOR, F. C. SCHMIDT & C. R. RIBAS, 2015. When is the best period to sample ants in tropical areas impacted by mining and in rehabilitation process? **Insectes Sociaux** 62: 227-236. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00040-015-0398-2>.

RAIMUNDO, R. L. G., P. R. GUIMARÃES JR., M. ALMEIDA-NETO & M. A. PIZO, 2004. The influence of fruit morphology and habitat structure on ant-seed interactions: a study with artificial fruits. **Sociobiology** 44(2): 261-270.

RICO-GRAY, V. & P. S. OLIVEIRA, 2007. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**: 1-331. Chicago: The University of Chicago Press, Chicago.

ROBERTS, J. T. & E. R. HEITHAUS, 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. **Ecology** 67(4): 1046-1051. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939827>.

SANTANA, F. D., E. CAZETTA & J. H. C. DELABIE, 2013. Interactions between ants and non-myrmecochorous diaspores in a tropical wet forest in southern Bahia, Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 29(1): 71-80. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467412000715>.

SANTANA, F. D., F. B. BACCARO & F. R. C. COSTA, 2016. Busy nights: high seed dispersal by crickets in a Neotropical Forest. **The American Naturalist** 188(5): E126-E133. DOI: <https://doi.org/10.1086/688676>.

VANDER WALL, S. B. & W. S. LONGLAND, 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? **Trends in Ecology & Evolution** 19(3): 155-161. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.12.004>.

WICKHAM, H., 2016. **ggplot2**: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York.

ZELIKOVA, T. J. & M. D. BREED, 2008. 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(3): 309-316. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467408004999>.