



UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA GERAL

Por que ninhos de formigas aumentam a sobrevivência de plântulas da Mata Atlântica?

Monografia apresentada à Universidade Federal de Viçosa como parte das exigências da disciplina BIO 499 – Trabalho de Conclusão de Curso

Estudante: Vinícius de Oliveira Rosa

Orientador: Prof. Dr. Lucas Navarro Paolucci

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL

2026

Vinícius de Oliveira Rosa

Por que ninhos de formigas aumentam a sobrevivência de plântulas
da Mata Atlântica?

Monografia apresentada à Universidade
Federal de Viçosa como parte das exigências
da disciplina BIO 499 – Trabalho de
Conclusão de Curso

Aprovada em 24 de junho de 2026

Documento assinado digitalmente
 VINÍCIUS DE OLIVEIRA ROSA
Data: 09/07/2026 11:41:48-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Vinícius de Oliveira Rosa
Autor

Documento assinado digitalmente
 LUCAS NAVARRO PAOLUCCI
Data: 09/07/2026 17:29:22-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Lucas N. Paolucci
Orientador

RESUMO

Rosa, Vinícius de Oliveira, B.S, Universidade Federal de Viçosa, junho de 2026. **Por que ninhos de formigas aumentam a sobrevivência de plântulas da Mata Atlântica?**

Orientador: Lucas Navarro Paolucci.

A sobrevivência de plântulas pode ser limitada por filtros bióticos como a herbivoria, ou favorecida por organismos que reduzem os danos causados por herbívoros. Além disso, filtros abióticos como nutrientes e a porosidade do solo podem favorecer o desenvolvimento vegetal e a produção de propágulos. Com isso, a presença de ninhos de formigas pode reduzir o estresse ambiental sobre as plântulas. Nesse sentido, plântulas próximas a ninhos de formigas apresentam maior sobrevivência, mas os mecanismos responsáveis por esse padrão ainda não são totalmente compreendidos. Portanto, testamos três hipóteses: i) a predação de herbívoros diminui de acordo com a proximidade aos ninhos de formigas; ii) a proximidade aos ninhos de formigas aumenta a concentração de metabólitos secundários, como fenólicos totais e flavonoides; e iii) ninhos de formigas reduzem a herbivoria foliar. O estudo foi realizado em um fragmento de Mata Atlântica, na cidade de Viçosa (MG). Para testar a predação, larvas de tenébrio foram utilizadas como modelo de inseto herbívoro em tratamentos próximos e distantes dos ninhos. Para avaliar os metabólitos secundários e a herbivoria, folhas de plântulas próximas e distantes foram coletadas, processadas em laboratório e analisadas quanto à concentração de compostos fenólicos, flavonoides e porcentagem de área foliar consumida. A predação de herbívoros não diferiu entre os tratamentos, assim como a concentração de flavonoides. A concentração de fenólicos totais foi maior em plântulas distantes dos ninhos, contrariando a hipótese inicial. Por outro lado, a herbivoria foliar foi menor em plântulas próximas aos ninhos. Assim, os resultados indicam que ninhos de formigas podem favorecer o estabelecimento de plântulas ao reduzir os danos foliares, possivelmente por diminuir o forrageamento de invertebrados herbívoros em plântulas.

Palavras-chave: Ninhos de Formigas; Plântulas; Estabelecimento; Recrutamento; Floresta Tropical

ABSTRACT

Rosa, Vinícius de Oliveira, B.S., Universidade Federal de Viçosa, June 2026. **Why do ant nests increase the survival of Atlantic Forest seedlings?** Advisor: Lucas Navarro Paolucci.

Seedling survival can be limited by biotic filters such as herbivory, or favored by organisms that reduce damage caused by herbivores. In addition, abiotic filters such as nutrients and soil porosity can favor plant development and propagule production. Thus, the presence of ant nests may reduce environmental stress on seedlings. In this context, seedlings located near ant nests show higher survival, but the mechanisms responsible for this pattern are still not fully understood. Therefore, we tested three hypotheses: i) herbivore predation decreases according to proximity to ant nests; ii) proximity to ant nests increases the concentration of secondary metabolites, such as total phenolics and flavonoids; and iii) ant nests reduce leaf herbivory. The study was conducted in an Atlantic Forest fragment in the municipality of Viçosa, Minas Gerais, Brazil. To test predation, tenebrionid larvae were used as a model herbivorous insect in treatments near and far from the nests. To evaluate secondary metabolites and herbivory, leaves from seedlings near and far from nests were collected, processed in the laboratory, and analyzed for the concentration of phenolic compounds, flavonoids, and percentage of leaf area consumed. Herbivore predation did not differ between treatments, nor did flavonoid concentration. The concentration of total phenolics was higher in seedlings far from nests, contrary to the initial hypothesis. In contrast, leaf herbivory was lower in seedlings near nests. Thus, the results indicate that ant nests may favor seedling establishment by reducing leaf damage, possibly by decreasing the foraging activity of herbivorous invertebrates on seedlings.

Keywords: Ant Nests; Seedlings; Establishment; Recruitment; Tropical Forest.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	6
Introdução	7
Material e Métodos	9
Local de Estudo	9
Escolha dos Ninhos de Formigas	9
Seleção e Categorização das Plântulas	10
Experimento de Predação	11
Extrato Vegetal e Análise dos Compostos Fenólicos Totais	12
Análise de Flavonoides	13
Análise de Herbivoria	14
Análises Estatísticas	15
Resultados	16
Discussão	19
Conclusão	21
Referências Bibliográficas	22

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Imagem de satélite da Mata da Biologia (contorno verde). As marcações vermelhas indicam as localizações exatas dos ninhos de formigas. 10
- Figura 2:** Experimento de predação com larvas de tenébrio. A: estrato arbóreo; B: estrato epigeico. 12
- Figura 3:** Secagem das folhas. As amostras foram colocadas em uma prensa de exsicata (A e B) e colocadas em uma estufa (C). 13
- Figura 4:** O material vegetal seco foi submetido à maceração estática com metanol (A) e colocado em um evaporador rotativo (B). Os extratos obtidos foram utilizados para análises de fenólicos e flavonoides em laboratório (C e D). 14
- Figura 5:** Imagem de folha escaneada e tratada no GIMP para ser usada no R e retirados os dados de área foliar total e de área foliar consumida. 15
- Figura 6:** Proporção média de predação entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras indicam que não houve diferença entre os tratamentos ($p > 0,05$). 17
- Figura 7:** Concentração média de flavonoides entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras indicam que não houve diferença entre os tratamentos ($p > 0,05$). 17
- Figura 8:** Concentração média de fenólicos totais entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras a e b indicam diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,05$). 18
- Figura 9:** Porcentagem média de herbivoria foliar entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras a e b indicam diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,05$). 19

Introdução

A Mata Atlântica é marcada historicamente pela pressão do avanço econômico na paisagem. Com isso, entre 84-88% de sua cobertura florestal já foi degradada, colocando em risco a fauna e flora do bioma que abriga 60% das espécies brasileiras ameaçadas de extinção (Soares-Filho et al., 2014). No Brasil, o Governo Federal estabeleceu a meta de restaurar 15 mil hectares da Mata Atlântica até 2050. Contudo, a sobrevivência de plântulas limita a restauração e regeneração florestal (Holl, 2002; Grossnickle, 2012), pois elas adequam o ambiente para o estabelecimento de espécies vegetais de sucessão tardia. Assim, a sobrevivência de plântulas determina o aumento ou declínio populacional das espécies vegetais na regeneração florestal (Clark et al., 1999). Essa fase do ciclo de vida é crítica, pois a sobrevivência em estágios iniciais pode ser influenciada por fatores ambientais como os nutrientes no solo, incidência solar e umidade (Clark et al., 1999; Moles & Westoby, 2004). Além disso, interações bióticas como a predação de insetos herbívoros e a herbivoria afetam a sobrevivência das plântulas, influenciando a regeneração florestal (Clark et al., 1999; Moles & Westoby, 2004).

A herbivoria pode reduzir o crescimento e a produção de sementes, além de atrasar o florescimento de plantas, mesmo quando ocorre em apenas 10% da área foliar total (Marquis, 1992). As plântulas possuem alto valor nutricional, com maiores concentrações de água e nitrogênio do que plantas adultas, o que as torna mais atrativas aos herbívoros (Stamp & Casey, 1993). Em florestas tropicais, essa interação é mais intensa devido à maior pressão de predação por herbívoros decorrente da alta diversidade e abundância desses organismos (Coley & Barone, 1996; Barton & Hanley, 2013). Contudo, florestas preservadas são essenciais para que predadores de insetos herbívoros completem seu ciclo de vida. As formigas são as principais predadoras de insetos herbívoros em florestas tropicais (Petal, 1980; Kaspari et al., 2011; Frizzo et al. 2020), representando cerca de 30 a 50% da biomassa de animais terrestres (Baccaro, 2015). Com isso, plantas mais visitadas por formigas tendem a ter menor herbivoria, maior produção de folhas e alta proporção de flores (Chamberlain & Holland, 2009; Nogueira et al., 2015). Além da predação de herbívoros, as formigas epigéicas podem aumentar a porosidade e aeração do solo, contribuindo para a umidade, ciclagem de nutrientes e atividade microbiana (Lavelle et al., 2006; Folgarait, 1998). Dessa forma, a presença de ninhos de formigas pode contribuir para a sobrevivência de plântulas ao alterar as características físicas e químicas do solo (Wagner & Jones, 2006; Folgarait, 1998).

As plantas apresentam mecanismos próprios de defesa, entre eles, a produção de metabólitos secundários (Mithöfer & Boland, 2012). Compostos fenólicos podem atuar na defesa contra a herbivoria por reduzirem a palatabilidade dos tecidos vegetais e interferirem no processo digestivo de insetos herbívoros (Cheeke, 1989). Esses compostos podem se ligar a enzimas digestivas, dificultando a absorção de nutrientes e o desenvolvimento dos insetos herbívoros (Feeny, 1970; Rehman et al., 2012). Em alguns casos, polifenóis (flavonóides) também podem formar espécies reativas de oxigênio e quinonas, causando danos oxidativos e celulares no trato digestivo dos insetos (Bi & Felton, 1995). Experimentos controlados em laboratório demonstraram a influência do meio em exemplares da planta *Piper crassinervium* (Ríos-Ríos, 2019). Solos enriquecidos com nitrato e cálcio estão associados à maior produção de metabólitos secundários. Esses nutrientes estão envolvidos na regulação de enzimas e genes da via biossintética de fenóis. Ademais, esse resultado foi intensificado pela porosidade e aeração do solo. No entanto, florestas tropicais são mais vulneráveis à degradação do solo através da erosão (Panagos et al. 2017). O processo erosivo retira do solo os nutrientes essenciais para o desenvolvimento das plantas (Lal 2001).

Em um estudo experimental realizado em um fragmento de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil, plântulas de *Xylopia sericea* próximas a ninhos de formigas apresentaram maior sobrevivência do que plântulas distantes dos ninhos (Falcon et al., 2024). Esse efeito prevaleceu mesmo que parte das interações entre diásporos e formigas tenha sido realizada por espécies de formigas granívoras. Esses resultados sugerem que os ninhos de formigas podem funcionar como microhabitats favoráveis ao recrutamento de plântulas, possivelmente por modificarem as condições físicas, químicas e biológicas do solo. No entanto, ainda não está claro quais mecanismos associados à presença dos ninhos contribuem para esse aumento na sobrevivência. Neste trabalho, investigamos como a proximidade de ninhos de formigas pode favorecer a sobrevivência de plântulas. Para isto, testamos três hipóteses explicativas para este padrão: i) a predação de invertebrados herbívoros é maior próxima aos ninhos de formigas; ii) plântulas próximas aos ninhos apresentam maior concentração de metabólitos secundários, como compostos fenólicos; e iii) a herbivoria foliar é menor em plântulas próximas aos ninhos quando comparadas às plântulas distantes.

Material e Métodos

Local de Estudo

O estudo foi conduzido na Mata da Biologia, um fragmento de Floresta Atlântica localizado no *campus* da Universidade Federal de Viçosa, no município de Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°45'21.21"S; 42°51'40.42"O) (figura 1). A área possui aproximadamente 157 ha e é caracterizada como uma floresta estacional semidecidual secundária. O clima da região é classificado como subtropical com verões chuvosos e invernos secos (Alvares et al., 2013). A precipitação média anual varia entre 1300 e 1400 mm, e a temperatura média anual é de aproximadamente 19 °C (Silva et al., 2010).

Escolha dos Ninhos de Formigas

Rastreamos os ninhos de formigas através do método de busca ativa. Para a seleção dos ninhos de formigas, foram traçados *buffers* de 4 metros ao redor dos ninhos encontrados no fragmento florestal. Dentro desse perímetro, eram rastreados outros ninhos de formigas. Caso não houvesse outros ninhos dentro desse perímetro, o ninho de formiga em questão era selecionado. Isso porque nosso objetivo foi de diminuir a influência de outros ninhos de formigas sobre as plântulas analisadas. Geralmente, as formigas forrageiam intensificamente a no máximo 1 m de distância dos ninhos, sendo 0,5 m a distância de influência direta dos ninhos sobre as plantas (Camargo et al., 2016). Com isso, 6 ninhos de formigas foram selecionadas no total.

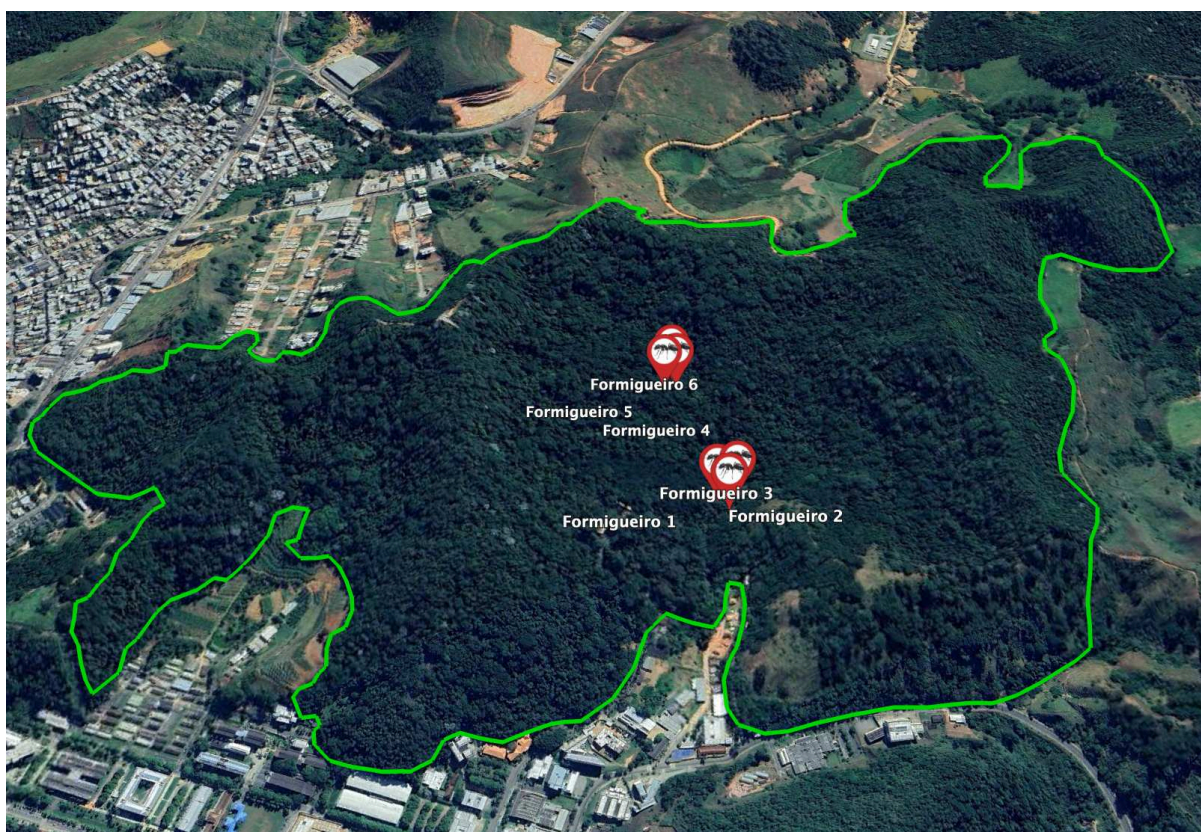


Figura 1: Imagem de satélite da Mata da Biologia (contorno verde). As marcações vermelhas indicam as localizações exatas dos ninhos de formigas.

Seleção e Categorização das Plântulas

Selecionamos 60 plântulas entre 30-50 cm de altura, sendo 10 plântulas em cada ninho de formiga e 5 plântulas por tratamento (próximo e distante de ninhos). Plântulas localizadas em um raio máximo de 50 cm da entrada do ninho de formiga eram tratadas como próximas ao ninho, por estarem na área de influência direta dos ninhos (Camargo et al., 2016). Quando encontradas em um raio de 1-2 m de distância, eram classificadas como distantes do ninho. Plântulas entre 0,5 m e 1 m não foram coletadas, a fim de estabelecer uma zona de amortecimento entre os tratamentos. Então, retiramos todas as folhas de cada plântula para as análises de fenólicos totais e herbivoria. Ressaltamos que duas folhas apicais foram deixadas em cada indivíduo para não ocasionar sua morte.

Identificação das Plântulas

Coletamos um espécime de cada uma das espécies de plântulas usadas nas análises de herbivoria e compostos fenólicos. As plântulas foram identificadas na Universidade Federal de Viçosa (UFV), campus Viçosa, com o auxílio do taxonomista

Dr. Carlos Mário Galván Cisneros. Comparamos as plântulas com os acervos virtuais “Reflora” e “SpeciesLink” (Flora e Funga do Brasil, 2026; SpeciesLink network, 2026).

Experimento de Predação

A fim de mensurar a proporção de predação nos tratamentos de cada ninho de formiga, posicionamos o experimento no solo e nas plântulas. As larvas nas plântulas são importantes para quantificar a predação de herbívoros nesses indivíduos. Isso é importante uma vez que plântulas são mais atrativas para insetos herbívoros devido às altas concentrações de nitrogênio e água (Stamp & Casey, 1993). Para representar um inseto herbívoro, usamos larvas de tenébrio (*Tenebrio molitor*) como presas sentinelas (figura 2). No total, 144 larvas foram usadas, sendo 24 larvas em cada ninho de formiga, 12 larvas por tratamento (perto e distante) e 6 larvas em cada um dos estratos (solo e plântula). As larvas foram distribuídas uniformemente, com no mínimo 10 cm de distância entre elas. Em cada ninho de formiga, 12 presas sentinelas foram amarradas a um clipe de papel com uma linha de algodão e fixadas no solo. Enquanto outras 12 larvas foram amarradas a uma linha e fixadas nas plântulas. Ou seja, 6 larvas posicionadas no solo e 6 larvas posicionadas nas plântulas em cada um dos tratamentos, perto (a 50 cm do ninho) e distante (entre 1 e 2 m do ninho). Além disso, as larvas de tenébrio foram fixadas em plântulas independente das espécies vegetais.

Após 24h, retornamos ao local do experimento para contabilizar a predação dos tenébrios. Durante a observação, registramos a predação em quatro categorias: i) predado (quando encontramos apenas a linha que amarrava o tenébrio ou apenas um pedaço do tenébrio); ii) intacto e morto (quando o tenébrio é encontrado inteiro, porém morto); ou iii) intacto e vivo (quando o tenébrio é encontrado inteiro e vivo); iv) tenébrio perdido (quando não encontramos nenhum vestígio do tenébrio, nem mesmo a linha, ou quando encontramos a linha apenas com a exoderme do tenébrio, indicando que ele se tornou uma pupa).

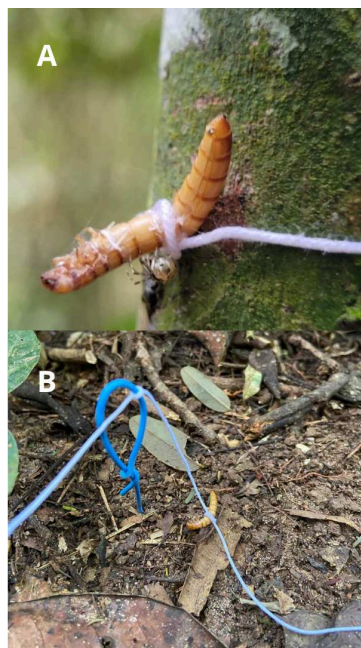


Figura 2: Experimento de predação com larvas de tenébrio. A: estrato arbóreo; B: estrato epigeico.

Extrato Vegetal e Análise dos Compostos Fenólicos Totais

Coletamos todas as folhas de 5 plântulas por tratamento em cada ninho de formiga, totalizando 10 plântulas por ninho. O material vegetal das 5 plântulas de cada tratamento foi unificado como uma única amostra. Assim, temos uma amostra vegetal para o tratamento perto e uma amostra para o tratamento distante; 2 amostras por ninho de formiga ($n = 12$). As folhas coletadas foram desidratadas em uma estufa a $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ até que obtivessem peso constante (figura 3). O material vegetal seco foi triturado com um almofariz e submetido à maceração estática por 5 dias em metanol, com proporção de 1:10, sendo 2 g de material vegetal seco e 20 ml de metanol por amostra (figura 4A). Essa mistura foi filtrada a cada 24 h, separando o material vegetal sólido do líquido de metanol com o extrato, então mais 20 ml de metanol foram adicionados. No fim, com todas as filtragens, essa solução foi evaporada em evaporador rotativo a 28 rpm e $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ em banho maria (figura 4B). Esse extrato concentrado foi deixado em uma capela de fluxo para garantir toda evaporação do metanol.

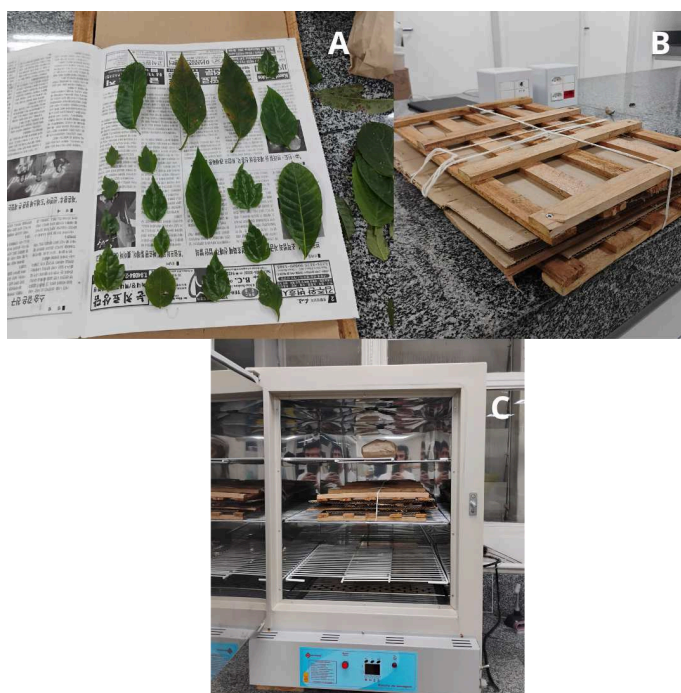


Figura 3: Secagem das folhas. As amostras foram colocadas em uma prensa de exsicata (A e B) e colocadas em uma estufa (C).

Para avaliar os compostos fenólicos totais, diluímos 5 mg do extrato metanólico de cada uma das 12 amostras em 20 ml de água destilada. Então, uma alíquota 30 μ L dessa diluição foi pipetada, em triplicata, em uma placa de ELISA, 150 μ L de Folin-Ciocalteu a 10% foram adicionados nas alíquotas, além de 120 μ L de carbonato de cálcio a 7,5% adicionados depois de 15 min (figura 4C). Após uma hora de reação, a leitura da absorbância foi realizada em um comprimento de onda de 765 nm, obtendo a leitura do grau de absorção das amostras (figura 4D). Esse valor foi acrescentado à curva padrão de ácido gálico com coeficiente de determinação $R^2 = 0,993$ (Singleton & Rossi, 1965).

Análise de Flavonoides

Os flavonoides foram quantificados pelo método colorimétrico com cloreto de alumínio (Pekal & Pyrzynska, 2014). Com isso, adicionamos 115 μ L de solução de cloreto de alumínio a 2% em 115 μ L da solução da amostra. Posteriormente, essa mistura foi incubada por 15 min na ausência de luz. A absorbância resultante foi então determinada a 425 nm. Os resultados foram expressos como miligramas (mg) por grama (g), com coeficiente de determinação da curva analítica igual a $R^2 = 0,9982$.

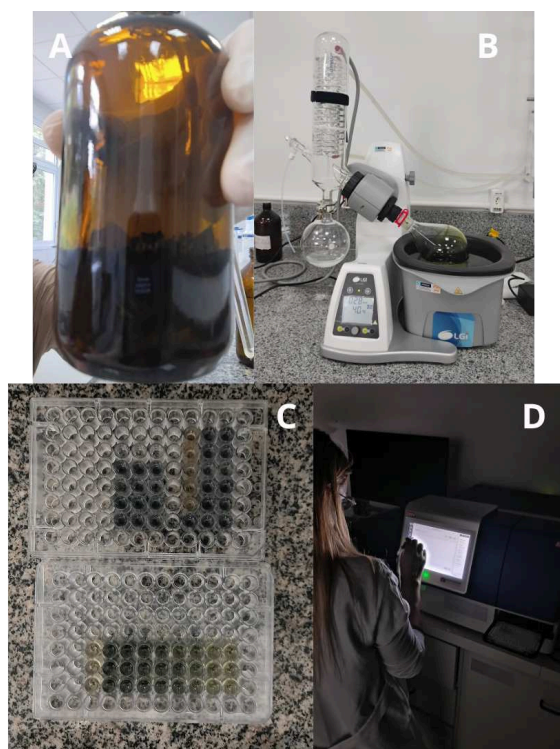


Figura 4: O material vegetal seco foi submetido à maceração estática com metanol (A) e colocado em um evaporador rotativo (B). Os extratos obtidos foram utilizados para análises de fenólicos e flavonoides em laboratório (C e D).

Análise de Herbivoria

As folhas foram secas em estufa (50 °C) com auxílio de uma prensa para evitar deformação, depois escaneadas e digitalizadas para que suas imagens fossem tratadas. Os ajustes nas imagens foram feitos usando o *software* GIMP 3.2.4, contornando o formato da folha quando suas laterais estavam incompletas pela herbivoria e transformando a imagem em uma máscara preto e branco (figura 5). Após isso, as imagens foram analisadas no *software* R versão 4.5.3 (R Core Team, 2026) para contabilizar a área total e a área consumida de cada amostra com base na diferença entre pixels pretos e pixels brancos. Então, foram feitos os cálculos da proporção de área consumida pela área total de cada amostra, obtendo a porcentagem de herbivoria por tratamento em cada ninho de formiga.

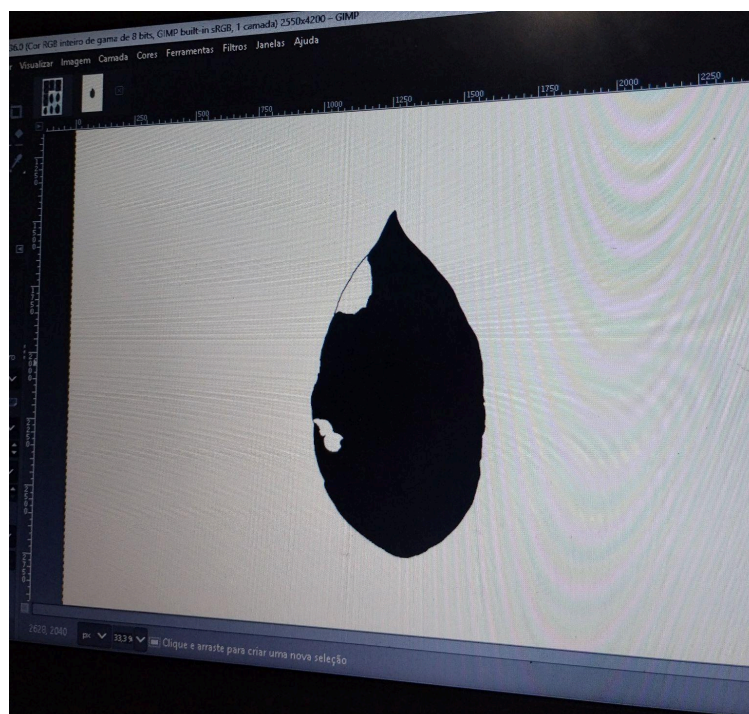


Figura 5: Imagem de folha escaneada e tratada no GIMP para ser usada no R e retirados os dados de área foliar total e de área foliar consumida.

Análises Estatísticas

Para testar se a predação dos insetos herbívoros próximos aos ninhos de formigas é maior em comparação com herbívoros distantes dos ninhos, os registros classificados como tenébrios perdidos foram previamente removidos. Em seguida, a condição dos tenébrios foi convertida em uma variável binária, na qual indivíduos predados receberam valor 1 e indivíduos não predados receberam valor 0. Com base nessa classificação, foi calculada a proporção média de predação para cada combinação de ninho e tratamento. Essa proporção foi utilizada como variável resposta em um modelo linear simples, tendo o tratamento como variável explicativa categórica.

Para testar se a concentração de compostos fenólicos era intensificada pela proximidade dos ninhos de formigas, foram ajustados modelos lineares independentes para fenólicos totais e flavonoides. Sendo assim, as concentrações dos compostos fenólicos em mg/g foram usadas como variável resposta e os tratamentos (perto e distante) foram usados como variáveis explicativas categóricas.

Para testar se a herbivoria diminui perto dos ninhos de formigas, a porcentagem de área foliar consumida foi utilizada como variável resposta em um modelo linear

simples, sendo os tratamentos (perto e distante do ninho) usados como variáveis explicativas categóricas. Em todas as análises, o efeito do tratamento foi avaliado por análise de variância (ANOVA), utilizando teste F. As análises estatísticas foram realizadas no software R, utilizando os pacotes *readxl* (versão 1.5.0) para importação das planilhas (Wickham & Bryan, 2026), *dplyr* (versão 1.2.1) para organização dos dados (Wickham et al., 2026), *ggplot2* (versão 4.0.3) para elaboração dos gráficos (Wickham, 2016) e *DHARMA* (versão 0.4.7) para avaliação dos resíduos dos modelos (Hartig, 2024).

Resultados

Identificamos plântulas das espécies *Siparuna guianenses*, *Serjania multiflora*, *Piper crassinervium*, *Piper anisum* e *Pteris denticulata*. As larvas de tenébrio usadas para o teste de predação foram fixadas em plântulas independente da espécie. Portanto, ao contrário do que se esperava, a predação de insetos herbívoros não variou (ANOVA: $F_{1,8} = 0,00$; GL = 1, 8; $p = 1,00$) entre os tratamentos de distância para os ninhos de formigas (figura 6 | perto = $0,716 \pm 0,209$; distante = $0,716 \pm 0,236$).

O material vegetal de todas as espécies foi unificado para as análises de compostos fenólicos. Com isso, usamos o material seco de 60 plântulas no total, sendo 30 por tratamento e 10 em cada ninho de formiga. Diferentemente do esperado, não houve diferença na concentração de flavonoides (ANOVA: $F_{1,5} = 1,96$; GL = 1, 5; $p = 0,220$) entre os 6 extratos vegetais de cada tratamento (figura 7 | perto = $182,92 \pm 120,48$; distante = $372,50 \pm 206,72$).

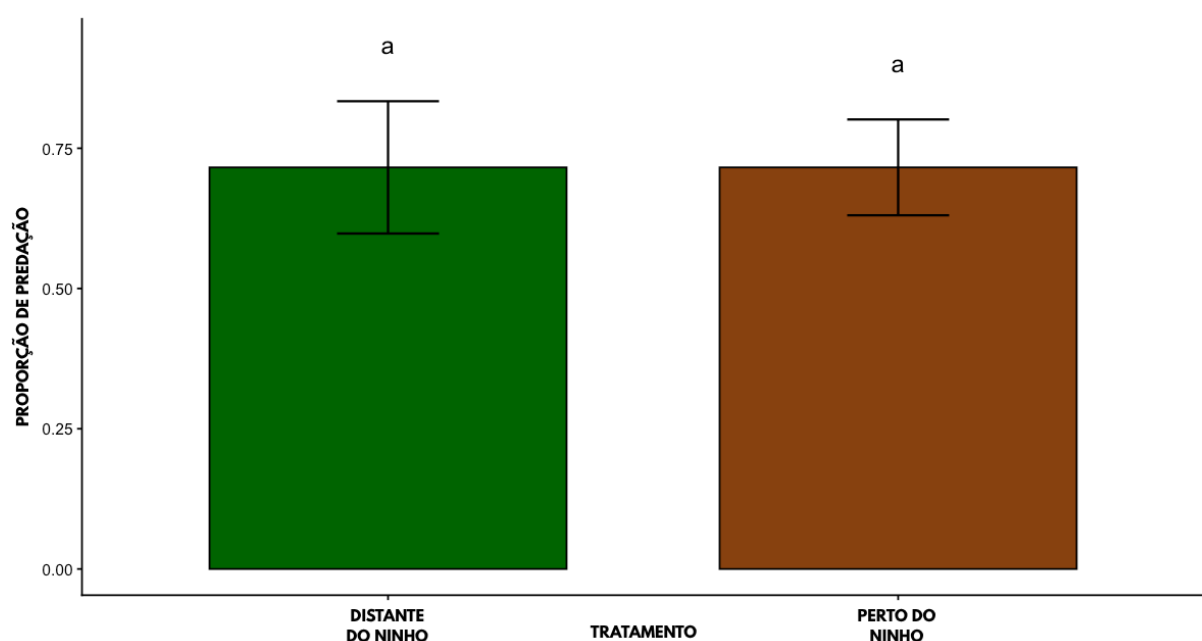


Figura 6: Proporção média de predação entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras indicam que não houve diferença entre os tratamentos ($p > 0,05$).

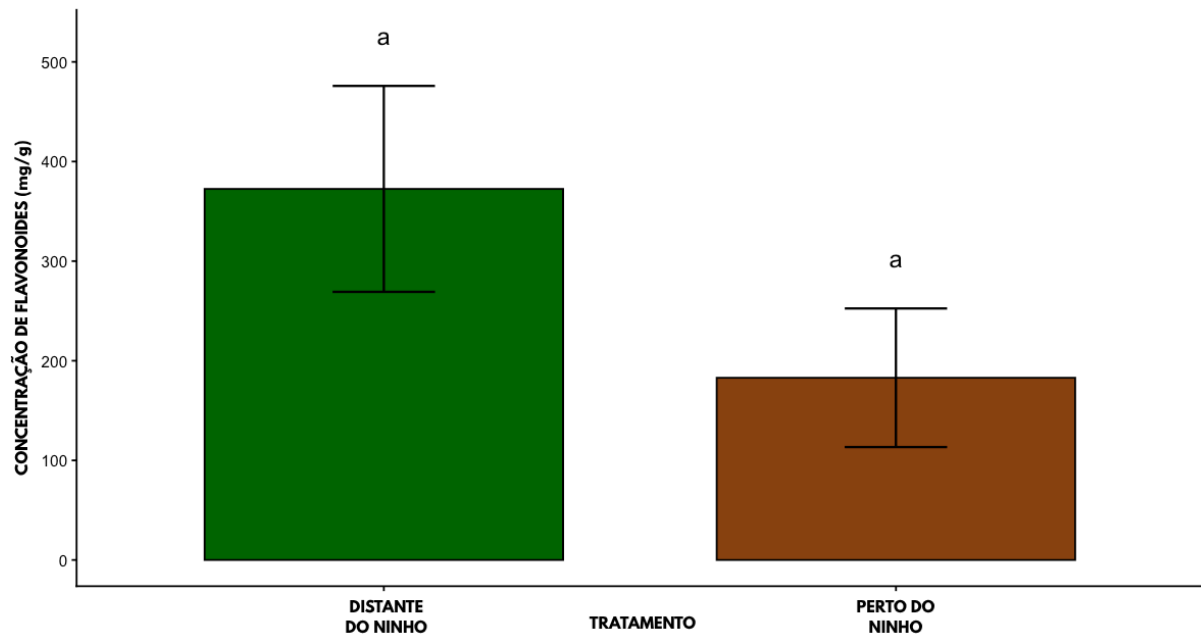


Figura 7: Concentração média de flavonoides entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras indicam que não houve diferença entre os tratamentos ($p > 0,05$).

Por outro lado, a concentração média de fenólicos totais (CFT) foi diferente entre os 6 extratos metanólicos de cada tratamento (figura 8 | ANOVA: $F_{1,6} = 6,42$; GL = 1, 6; $p = 0,044$), mas ainda contrária ao esperado. Plântulas distantes dos ninhos apresentaram média maior ($1114,07 \pm 102,62$) em comparação com as plântulas próximas dos ninhos ($821,88 \pm 206,47$).

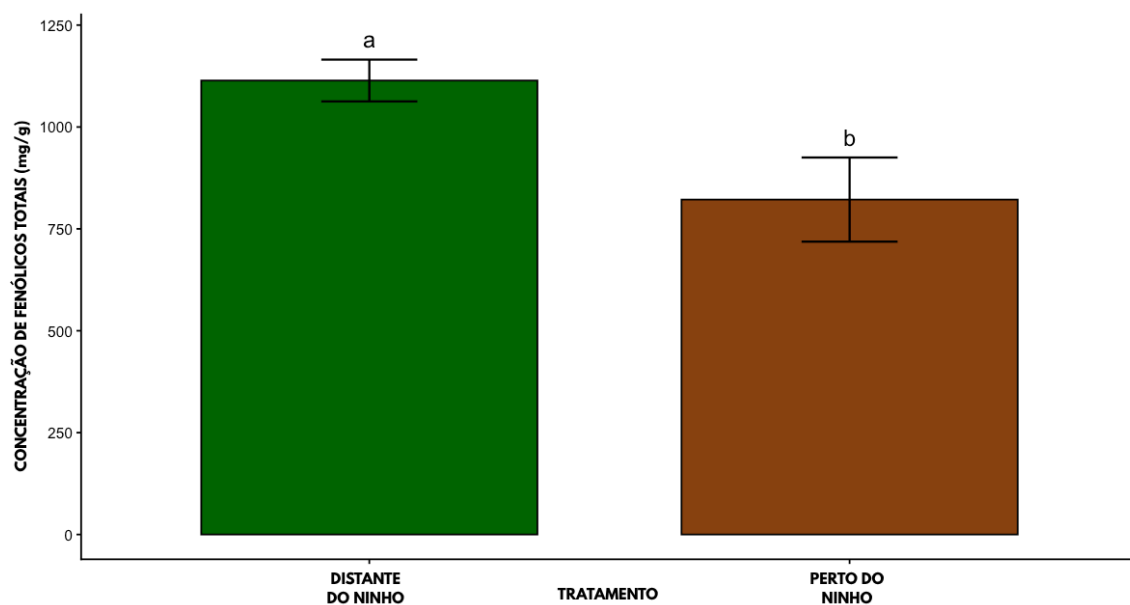


Figura 8: Concentração média de fenólicos totais entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras *a* e *b* indicam diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,05$).

Por fim, a proporção de herbivoria foliar foi maior nas 30 plântulas distantes dos ninhos (figura 9 | ANOVA: $F_{1,10} = 5,59$; GL = 1, 10; $p = 0,040$ | $6,39 \pm 3,62$) quando comparadas com as outras 30 plântulas próximas aos ninhos ($2,59 \pm 1,52$) – De acordo com a previsão da H3.

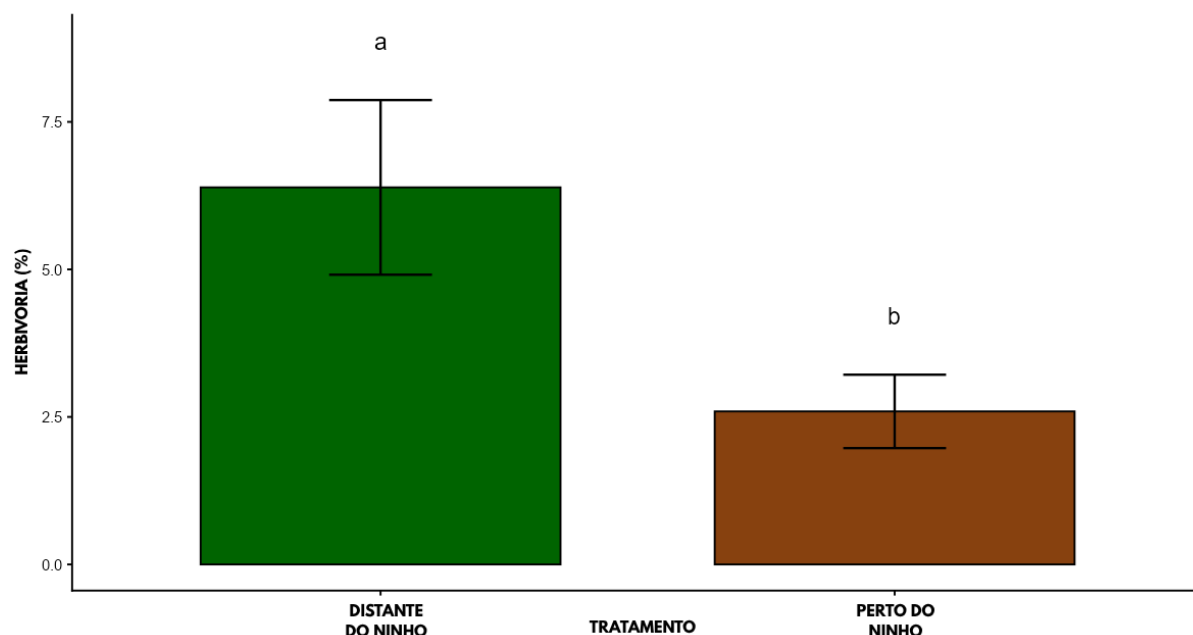


Figura 9: Porcentagem média de herbivoria foliar entre os tratamentos. As barras representam o erro padrão; as letras *a* e *b* indicam diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,05$).

Discussão

Os ninhos de formigas de forma geral podem propiciar um microhabitat favorável à sobrevivência das plântulas. No entanto, a presença do ninho não causa maior pressão de predação de insetos herbívoros no entorno imediato das plântulas. Em florestas tropicais, a predação sobre herbívoros pode depender da composição da comunidade e comportamento de cada espécie de predador (Kaspari et al., 2011). Assim como postulado pela teoria ecológica do forrageamento ótimo, o comportamento de forrageio dos organismos busca maximizar o ganho energético e minimizar o esforço (MacArthur & Pianka, 1966). Com isso, as espécies de formigas predadoras possuem diferentes estratégias de forrageio. Em alguns casos, as operárias do ninho podem ignorar a presa se a quantidade de nutrientes a ser fornecida não for satisfatória para a colônia. Por outro lado, algumas espécies de formigas consomem uniformemente suas presas independente da abundância de insetos herbívoros. De forma prática, alguns ninhos de formigas podem ser mais eficazes para a redução da herbivoria independente da densidade de herbívoros (Kaspari et al., 2011). Assim, a ausência de variação da predação em relação à proximidade aos ninhos pode estar relacionada à composição da comunidade de formigas, que não foi amostrada neste estudo. Contudo, estudos futuros podem buscar

relacionar cada espécie de formiga com a pressão de predação em função da distância do ninho.

Inicialmente, esperávamos que plântulas próximas aos ninhos apresentassem maiores concentrações de compostos fenólicos, já que plantas cultivadas em solos porosos e ricos em nutrientes apresentam maiores concentrações de metabólitos secundários (Ríos-Ríos, 2019). Nesse sentido, ninhos de formigas podem favorecer justamente a ciclagem de nutrientes e a porosidade do solo (Folgarait, 1998). No entanto, encontramos o padrão oposto – um maior teor desses compostos em plântulas distantes dos ninhos de formigas, que pode ser explicado pela resposta à herbivoria. A herbivoria pode desencadear a produção e armazenamento de polifenóis em células especializadas presentes nas folhas (Macdonald & D’Cunha 2007). Ademais, a pressão exercida por uma ampla diversidade de herbívoros em plantas pode ter proporcionado adaptações evolutivas, como a produção de compostos de defesa (Karban, 2011; Erb & Reymond, 2019). Outro fator importante que pode ter influenciado esse resultado é a relação mutualística entre plântulas e formigas. Por exemplo, coletamos plântulas do gênero *Piper* neste estudo. Plantas do gênero *Piper* possuem uma relação mutualística importante com formigas do gênero *Pheidole*, essas formigas defendem a planta contra a herbivoria em troca de abrigo e alimento. Do mesmo modo, a ausência da formiga nessas plantas está ligada a um trade-off onde a planta aloca mais energia para a defesa química quando a proteção biótica não está disponível (Dyer et al., 2001). Com isso, sugerimos que os ninhos de formigas fornecem microhabitats com menos fatores de estresse, como a herbivoria, que poderiam induzir a produção de defesas químicas (Dyer et al., 2001; Salehi et al., 2019). Assim, as plântulas próximas aos ninhos podem direcionar mais energia para seu desenvolvimento e para a produção de propágulos, fator importante para a dispersão das espécies vegetais. Além disso, compostos fenólicos representam apenas parte do conjunto de defesas químicas das plantas, sendo possível que outros compostos não avaliados também estejam envolvidos na resposta à herbivoria, como terpenos e terpenóides (Gershenzon & Dudareva, 2007).

Plântulas próximas a ninhos de formigas apresentaram menor herbivoria. Esperávamos que o controle topo-base exercido pelas formigas na comunidade de herbívoros diminuísse a herbivoria próximo aos ninhos. Entretanto, a redução da herbivoria não foi acompanhada por maior predação de invertebrados herbívoros. Uma explicação possível é que o efeito das formigas predadoras sobre os herbívoros pode

ocorrer por vias não-consumptivas (Werner, E. & Peacor, S., 2003). Isso significa que predadores podem afetar suas presas não apenas pelo consumo direto, mas também pela indução de respostas comportamentais associadas ao risco de predação (Abrams, 2007). Nesse sentido, pistas químicas e táteis deixadas pelas formigas podem ser suficientes para alterar a ocorrência, o deslocamento ou o tempo de forrageamento dos herbívoros sobre as plântulas. De acordo com a teoria do forrageamento ótimo, organismos herbívoros tendem a balancear o ganho energético obtido durante a alimentação com os riscos associados ao ambiente (MacArthur & Pianka, 1966). Assim, a presença dos ninhos pode ter influenciado o comportamento dos herbívoros nos locais avaliados. Estudos futuros podem caracterizar a comunidade de formigas próxima aos ninhos, avaliar outros metabólitos secundários, contabilizar a concentração desses compostos em diferentes órgãos vegetais e investigar variáveis do solo, como nutrientes, umidade e comunidade de microrganismos. Essas abordagens ajudariam a compreender melhor quais mecanismos explicam a maior sobrevivência de plântulas próximas aos ninhos de formigas, contribuindo para os conhecimentos acerca da restauração e recuperação da Mata Atlântica.

Conclusão

Este estudo sugere que os ninhos de formigas podem atuar como microhabitats favoráveis ao estabelecimento de plântulas por reduzirem os danos foliares em estágios iniciais do desenvolvimento vegetal. A redução da herbivoria próxima aos ninhos pode estar associada a alterações no comportamento dos herbívoros, uma vez que a presença e a atividade das formigas podem modificar a permanência, o deslocamento e o tempo de alimentação desses organismos sobre as plântulas. Com isso, a redução do dano foliar pode melhorar o crescimento das plântulas, favorecendo o recrutamento de indivíduos vegetais e a regeneração florestal. Ademais, concluímos que a presença das formigas pode estar associado a um *trade-off* em que as plântulas direcionam mais recursos para seu desenvolvimento e dispersão, em detrimento das defesas químicas. Assim, este estudo contribui para a compreensão de como interações entre formigas, plantas e herbívoros podem influenciar funções ecossistêmicas associadas à manutenção da comunidade vegetal em florestas tropicais.

Referências Bibliográficas

- Abrams, P. A. (2007). **Defining and measuring the impact of dynamic traits on interspecific interactions**. *Ecology*, 88, 2555–2562.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., & Sentelhas, P. C. (2013). **Köppen's climate classification map for Brazil**. *Meteorologie*, 22, 718–728.
- Baccaro, F. B., Izzo, T., Fernandes, I., Feitosa, R., & Souza, J. L. P. (2015). **Guia para as formigas do Brasil**. Manaus: Editora INPA. 23 p.
- Barone, J. A. 2000. **Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and the understory for two tropical treespecies**. *Biotropica* 32: 307–317.
- Barton, K. E., & Hanley, M. E. (2013). Seedling–herbivore interactions: insights into plant defence and regeneration patterns. *Annals of Botany*, 112(4), 643–650.
- Bi, J. L., & Felton, G. W. (1995). **Foliar oxidative stress and insect herbivory: Primary compounds, secondary metabolites, and reactive oxygen species as components of induced resistance**. *Journal of Chemical Ecology*, 21, 1511–1530.
- Chamberlain, S. A., & Holland, J. N. (2009). **Quantitative synthesis of context dependency in ant–plant protection mutualisms**. *Ecology*, 90(9), 2384–2392.
- Cheeke, P. R. (1989). **Toxicants of plant origin, volume IV, phenolics**. CRC Press.
- Clark, J. S., Silander, M., Luan, J., & Clark, D. B. (1999). **Interpreting recruitment limitation in forests**. *American Journal of Botany*, 86(1), 1–16.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). **Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests**. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305–335.
- Dyer, L. A., Dodson, C. D., Beihoffer, J., & Letourneau, D. K. (2001). Trade-offs in antiherbivore defenses in *Piper cenocladum*: Ant mutualists versus plant secondary metabolites. *Journal of Chemical Ecology*, 27(3), 581–592.
- Erb, M., & Reymond, P. (2019). **Molecular Interactions Between Plants and Insect Herbivores**. *Annual Review of Plant Biology*, 70, 527–557.
- Falcon, J. E., Schoereder, J. H., Ribeiro, V. S., Christianini, A. V., Camargo, P. H., & Paolucci, L. N. (2024). **How do birds and ants contribute to the recruitment of a tropical tree?** *Biotropica*, 56, e13372.
- Feeny, P. P. (1970). **Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by wintermoth caterpillars**. *Ecology*, 51, 565–581.
- Flora e Funga do Brasil (2026). **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: [≤
http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ >](http://floradobrasil.jbrj.gov.br/).

- Folgarait, P. J. (1998). **Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review**. *Biodiversity and Conservation*, 7, 1221–1244.
- Gershenzon, J. & Dudareva, N. (2007). **The function of terpene natural products in the natural world**. *Nat. Chem. Biol.* 3, 408–414.
- Gupta, V., Ratha, S. K., Sood, A., Chaudhary, V., & Prasanna, R. (2013). **New insights into the biodiversity and applications of cyanobacteria (blue-green algae) — Prospects and challenges**. *Algal Research*, 2, 79–97.
- Hartig, F. (2024). **DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models**. R package version 0.4.7. CRAN.
- Karban, R. (2011). **The ecology and evolution of induced resistance against herbivores**. *Functional Ecology*, 25, 339–347.
- Kaspari, M., Powell, S., Lattke, J., & O'Donnell, S. (2011). **Predation and patchiness in the tropical litter: Do swarm-raiding army ants skim the cream or drain the bottle?** *Journal of Animal Ecology*, 80, 818–823.
- Lavelle, P., Decaens, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., & Rossi, J. P. (2006). **Soil invertebrates and ecosystem services**. *European Journal of Soil Biology*, 42, S3–S15.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966). **On optimal use of a patchy environment**. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609.
- Marquis, R. J. (1992). **A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae)**. *Ecology*, 73(1), 143–152.
- Mithöfer, A., & Boland, W. (2012). **Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects**. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 431–450.
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2004). **What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size?** *Oikos*, 106(1), 193–199.
- Nogueira, A., Rey, P. J., Alcántara, J. M., Feitosa, R. M., & Lohmann, L. G. (2015). **Geographic Mosaic of Plant Evolution: Extrafloral Nectary Variation Mediated by Ant and Herbivore Assemblages**. *PLoS ONE*, 10(4), e0123806.
- Pękal, A. & Pyrzynska, K. (2014). **Evaluation of aluminium complexation reaction for flavonoid content assay**. *Food Analytical Methods*, v. 7, p. 1776-1782.
- Petal, J. (1980). **Ant populations, their regulation and effect on soil in meadows**. *Ekologia Polska*, 28, 297–326.
- Rehman, F., Khan, F., & Badruddin, S. (2012). **Role of Phenolics in Plant Defense against Insect Herbivory. In: Chemistry of Phytopotentials: Health, Energy and Environmental Perspectives**. Springer, Berlin/Heidelberg, 309–313.

- Riahi, H., Shariatmadari, Z., Heidari, F., Ghorbani Nohooji, M., & Zarezadeh, S. (2023). **Cyanobacterial elicitors as efficient plant growth promoters affect the biomass and metabolic profiles of four species of *Mentha* L.: A comparative study.** *South African Journal of Botany*, 162, 568–576.
- Ríos-Ríos, A. M., Silva, J. V. S., Fernandes, J. V. M., Batista, D. S., Silva, T. D., Chagas, K., Pinheiro, M. V. M., Faria, D. V., Otoni, W. C., & Fernandes, S. A. (2019). **Micropropagation of *Piper crassinervium*: an improved protocol for faster growth and augmented production of phenolic compounds.** *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 137, 495–509.
- R Core Team (2026). **R: A Language and Environment for Statistical Computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [<https://www.R-project.org/>](https://www.R-project.org/).
- Salehi, B., Zakaria, Z. A., Gyawali, R., Ibrahim, S. A., Rajkovic, J., Shinwari, Z. K., Khan, T., Sharifi-Rad, J., Ozleyen, A., Turkdonmez, E., Valussi, M., Tumer, T. B., Fidalgo, L. M., Martorell, M., & Setzer, W. N. (2019). ***Piper* species: A comprehensive review on their phytochemistry, biological activities and applications.** *Molecules*, 24(7), 1364.
- Silva, C. A., Vieira, M. F., & do Amaral, C. H. (2010). **Floral attributes, ornithophily and reproductive success of *Palicourea longepedunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil.** *Revista Brasileira de Botânica*, 33(2), 207–213.
- Singh, S., Kaur, I., & Kariyat, R. (2021). **The Multifunctional Roles of Polyphenols in Plant-Herbivore Interactions.** *International Journal of Molecular Sciences*, 22(3), 1442.
- Singleton, V. L., & Rossi, J. A. (1965). **Colorimetry of Total Phenolics with Phosphomolybdic-Phosphotungstic Acid Reagents.** *American Journal of Enology and Viticulture*, 16(3), 144–158.
- Soares-Filho, B., Rajão, R., Macedo, M., Carneiro, A., Costa, W., Coe, M., et al. (2014). **Cracking Brazil's forest code.** *Science* 344, 363–364.
- SpeciesLink network (2026). Disponível em: <specieslink.net/search>
- Stamp, N. E., & Casey, T. M. (Eds.). (1993). **Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging.** New York: Chapman & Hall.
- Wagner, D., & Jones, J. B. (2006). **The impact of harvester ants on decomposition, N mineralization, litter quality, and the availability of N to plants in the Mojave Desert.** *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 2593–2601.
- Werner, E. & Peacor, S. (2003). **A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities.** *Ecology* 2003, 84:1083-1100

- Wickham, H. (2016). **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H., & Bryan, J. (2026). **readxl: Read Excel Files**. R package version 1.5.0. CRAN.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2026). **dplyr: A Grammar of Data Manipulation**. R package version 1.2.1. CRAN.
- Zarezadeh, S., Riahi, H., Shariatmadari, Z., & Sonboli, A. (2020). **Effects of cyanobacterial suspensions as bio-fertilizers on growth factors and the essential oil composition of chamomile, *Matricaria chamomilla* L.** Journal of Applied Phycology, 32, 1231–1241.