



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

KATHERINE BOMBI HAEDO

**MUDANÇA NA COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E ESTRUTURA TRÓFICA DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA**

Recife
2019

KATHERINE BOMBI HAEDO

**MUDANÇA NA COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E ESTRUTURA TRÓFICA DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração Ecologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Ecologia

Orientadora: Prof. Dr. Inara Roberta Leal

**Recife
2019**

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Haedo, Katherine Bombi

Mudança na composição taxonômica e estrutura trófica de
formigas ao longo de um gradiente sucessional de Caatinga /
Katherine Bombi Haedo - 2019.

72 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Inara R. Leal

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.
Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia
Animal. Recife, 2019.

Inclui referências e anexo

1. Formigas 2. Caatinga 3. Sucessão ecológica

I. Leal, Inara R. (orient.) II. Título

595.796

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-103

KATHERINE BOMBI HAEDO

**MUDANÇA NA COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E ESTRUTURA TRÓFICA DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração Ecologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: 26/02/2019.

COMISSÃO EXAMINADORA

Dra. Inara Roberta Leal (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco - Departamento de Botânica

Dr. Artur Campos Dália Maia (Membro Interno)
Universidade Federal de Pernambuco - Departamento de Zoologia

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Membro Externo)
Universidade Federal de Pernambuco - Departamento de Botânica

Dr. Paulo Sérgio Oliveira (Membro Externo)
Universidade Estadual de Campinas - Departamento de Biologia Animal

Recife
2019

AGRADECIMENTOS

A la hora de agradecer, la lengua materna grita más alto que las lenguas aprendidas; por eso, dejo aquí mi registro de gratitud en español.

A la persona a quien soy más grata, querida Inara, muchas gracias por haberte animado a acompañarme en este camino. Gracias por haberte arriesgado a aceptarme sin conocerme, y aún así haberme adoptado con tanta dedicación como si me conocieras de toda la vida. Gracias por haberme dado las herramientas necesarias para realizar el trabajo, así como la libertad para poder hacerlo de la manera y al ritmo que era mejor para mí. Gracias por el apoyo, personal y a través de recursos, para que mis idas a campo y mis participaciones en cursos y eventos fueran posibles. Gracias por haberme orientado y haber hecho posible este trabajo, por todas las charlas, las cervezas, y por todas tus enseñanzas y cobranzas, dentro y fuera de la academia.

A toda la gente del LIPA: gracias. Gracias a cada uno de ustedes por todos los momentos felices (y no tanto) llenos de amor y de aprendizaje. Fueron y serán una parte importante de todo mi camino.

A Pedro, Haymée, Felipe, Renato, Ricardo, Manolo, Jônatas, David, Lays e Ivanice, por toda la ayuda en campo, porque sin ustedes no habría podido hacerlo. Gracias a Wanessa, por haberme ayudado con el procesamiento del material con tanta paciencia y dedicación. Gracias también a Daniel, por la ayuda y el soporte con la identificación y las dudas que me surgieron en el proceso.

A Fernanda, Xavi y Zezinho, por la ayuda con los análisis y la posibilidad de discutir con ustedes lo que estábamos haciendo. Gracias por la disposición, convicción y dedicación de cada uno de ustedes.

A aquellos a los que me torné más cercana: Clarissa, Fernanda, Xando, Nice, Haymée, Pedro, Lays, Tamires, Carol, Rayanne, Gabi y demás; les agradezco por toda la compañía, las charlas, las discusiones de política y derechos humanos, los paseos, las cervezas, la comida, las provocaciones y la enseñanza de estos dos años. Aprendí mucho, crecí en lo personal y me torné una mejor persona gracias a cada uno de ustedes.

A Bruno y Clara, por haberme recibido y haberme dejado ser una partecita de su familia.

Gracias a todas las personas que la mirmecología puso en mi camino estos dos años, gracias a los profesores y compañeros del CFB 2018 por la oportunidad de participar, aprender y compartir conocimiento de algo que disfruto tanto.

A los que me acompañaron a la distancia, con cada pregunta de “¿cómo estás?” y cada demostración de apoyo y buena energía. A mamá Grace y Stefa, mi principal soporte emocional. A Nuno y Paulo, por cada discusión a distancia y cada oportunidad que me dieron de contarles sobre mis logros, desafíos y dudas, y por discutir cada uno de esos asuntos conmigo.

A los miembros de la banca, por dedicar su tiempo a ver mi trabajo, evaluarlo y contribuir para que sea mejor.

Al programa y las instituciones: Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal (PPGBA), la Universidad Federal de Pernambuco (UFPE), el Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) y la Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nivel Superior (CAPES); gracias por la oportunidad, la beca y los recursos recibidos para mi formación.

A la vida, el Universo y todo lo demás, por la existencia de detalles que hacen posible que amortiguemos nuestras angustias, como el sol, la lluvia, la playa, el chocolate, el açaí, la cerveza, la música y la tecnología. Gracias a la plataforma Sci-Hub por permitirme acceder al material que debería ser de todos, pero que no es. Gracias inmensas a todos los que hicieron y hacen ciencia. A pesar de las adversidades: que nadie suelte la mano de nadie.

“—¡Tu voluntad, hija mía, tu heroica voluntad es lo que te ha salvado! ¡Bendita sea la indomable energía de nuestra especie!

Constancio Vigil — *“La hormiguita viajera”* — 1927

RESUMO

As mudanças no uso dos solos reduziram a cobertura dos ecossistemas naturais em todo o globo, tornando a perda e a fragmentação de habitats as principais ameaças à persistência da biodiversidade. Contudo, a porcentagem de áreas degradadas que foram abandonadas e estão em processo de regeneração natural tem aumentado nas últimas décadas, tornando cada vez maior o interesse em se estudar o processo sucessão secundária. Ao longo do processo de sucessão existe um aumento na complexidade ambiental e mudança na quantidade e qualidade de recursos, que pode afetar a diversidade de espécies de artrópodes e mudar a composição e estrutura trófica de suas comunidades. Nessa dissertação nós investigamos se existe uma mudança na estrutura taxonômica e no uso de recursos de comunidades de formigas epigéicas ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (Buíque, PE) em áreas onde foram plantados milho e feijão e que estão abandonadas de 8 a 54 anos e áreas de floresta madura sem histórico de modificação. Fizemos coletas com seis tipos de iscas que representam nutrientes importantes para as formigas nas estações seca e chuvosa. Usamos como proxy da idade de regeneração a biomassa das parcelas. Também incluímos a precipitação em nossos modelos devido à alta variação nas parcelas estudadas. Coletamos um total de 27 espécies de formigas em todas as parcelas amostradas. Não observamos mudança na riqueza e abundância ao longo do gradiente, mas a composição de espécies foi alterada pela biomassa, precipitação e estação. Observamos um aumento na especialização no uso de recursos das espécies de formigas com o avanço da sucessão, mas somente na estação seca. O consumo de água e aminoácidos foi maior na estação seca, e o de sal aumentou com o aumento da biomassa. O consumo de lipídeos, carboidratos e a mistura de carboidratos e proteínas não mudou ao longo do gradiente sucessional, nem com a precipitação e estação. Esses resultados em conjunto indicam que o processo de sucessão secundária gera mudanças na estruturação das comunidades de formigas, com espécies com hábitos alimentares mais especializados em estágios mais avançados da sucessão. Nosso trabalho traz dados importantes sobre a reorganização de comunidades animais com o avanço da sucessão, além de aportar conhecimento no campo da ecologia nutricional de formigas, a partir de dados coletados em campo, em ambientes semiáridos.

Palavras-chave: Especialização. Floresta Tropical Sazonalmente Seca. Hábitos alimentares. Nutrientes.

ABSTRACT

Changes in land use decline natural ecosystem cover worldwide, electing habitat loss and fragmentation the main threat to biodiversity persistence. However, a high proportion of degraded areas has been abandoned and are under natural regeneration process, increasing the interest in study secondary succession. During sucessional process, there is an increase in environmental complexity and a rearrangement in the quality and quality of resources, that could influence the arthropod diversity and trophic organization as well. The aim of this work is to investigate the effects of secondary succession in taxonomic structure and resource use of ant communities in the Brazilian Caatinga. The study was carried out in the Catimbau National Park (Buíque, PE), in areas previously used to produce maize and beans and are abandoned between 8 and 54 years (i.e. a chronosequence) and in old grow forest as controls. We collected ants with six types of baits that represent important nutrients for them during both rainy and dry seasons. We used biomass as a proxy of succession age. We also included rainfall in our models because the high variation among plots. We collected a total of 27 species of ants along the gradient. We did not observe changes in richness and abundance, but in species composition, which was influenced by succession, precipitation and season. We observed an increase in the specialization in the resource use of ant species along the successional gradient, but only during the dry season. The use of water and amino acids was higher during the dry season, and salt consumption increased with increasing biomass. The consumption of lipids, carbohydrates and the mixture of carbohydrates and proteins did not change. These results together indicate that secondary succession changes the structure of ant community, with more species with specialist food habits occurring in advanced stages of succession. Additionally, it highlights the role of local climate influencing ant community reorganization. Our work brings important data of the reorganization of animal communities with the advance of secondary succession. It also provides knowledge in the field of the nutritional ecology of ants, from data collected in the field, in semi-arid environments.

Keywords: Food habits. Nutrients. Specialization. Seasonally Dry Tropical Forest.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Resultados da Análise de Correspondência Canônica para verificar o efeito da biomassa, precipitação e estação sobre a composição das espécies de formigas coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau – PE. O tamanho do círculo indica a biomassa da parcela. Os círculos cinzas pertencem à estação chuvosa, os círculos brancos à estação seca..... 48
- Figura 2 – Largura do nicho de comunidades de formiga coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau – PE. Linhas e pontos verdes correspondem à estação chuvosa, linhas e pontos vermelhos correspondem à seca. 50
- Figura 3 – Uso relativo dos nutrientes baseados em seis tipos de iscas oferecidas a comunidades de formiga coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau – PE. Linhas e pontos verdes correspondem à estação chuvosa, linhas e pontos vermelhos correspondem à seca. ... 51

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Idade de abandono, biomassa e precipitação média anual das parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente sucessional de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. Dados segundo Souza et al. (2019).	43
Tabela 2 – Detalhe dos nutrientes utilizados para atrair comunidades de formigas coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE.	44
Tabela 3 – Espécies de formigas atraídas por diferentes tipos de iscas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. As espécies que ocorreram exclusivamente na estação seca estão indicadas com um asterisco. As espécies exclusivas da estação chuvosa estão marcadas com uma cruz.	45
Tabela 4 – Resultados resumidos de modelos lineares gerais da abundância e riqueza e espécies de formigas atraídas por diferentes iscas em relação a biomassa, precipitação e estação em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE.	46
Tabela 5 – Resumo dos resultados de modelos lineares gerais do uso relativos dos diferentes nutrientes em relação a biomassa, estação, precipitação e a interação de biomassa com estação em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. Os resultados estatisticamente significativos ($P < 0,05$) são indicados em negrito.	47

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	14
2.1 SUCESSÃO SECUNDÁRIA	14
2.1.1 Florestas Tropicais Secas	15
2.1.2 Como estudar sucessão secundária	15
2.1.3 O papel da fauna na sucessão	17
2.2 FORMIGAS	18
2.2.1 Forrageamento e obtenção de recursos	19
3 MUDANÇAS NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES E NA ESPECIALIZAÇÃO NO USO DE RECURSOS DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL EM CAATINGA.....	23
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	52
REFERÊNCIAS	53
ANEXO A – NORMAS DE SUBMISSÃO DO JORNAL BIOTROPICA.....	65

1 INTRODUÇÃO

As atividades humanas, como a pecuária e a agricultura, continuam a converter florestas maduras em paisagens antrópicas (TABARELLI et al., 2010). Tal conversão rompe a continuidade estrutural das florestas e deixa fragmentos florestais imersos em uma matriz de vegetação aberta (TABARELLI et al., 2010). Esse processo de perda e fragmentação de habitats causa declínio nas populações de espécies com hábitos especializados, com aumento concomitante de espécies generalistas, homogeneização das comunidades biológicas, redução das cadeias alimentares, e redução na provisão de serviços ecossistêmicos (LÔBO et al., 2011; LAURANCE; SAYER; CASSMAN, 2014; MELITO; METZGER; DE OLIVEIRA, 2018). Quando áreas agrícolas são abandonadas, pela degradação e redução nos níveis de produtividade, por exemplo, inicia-se o processo de regeneração natural ou sucessão secundária (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; CHAZDON, 2012). Embora a regeneração das biotas tropicais talvez não seja capaz de se restabelecer novamente em florestas primárias, o reaparecimento das florestas secundárias já traz de volta muitos dos seus organismos e recupera funções e serviços ecossistêmicos (DENT; WRIGHT, 2009). Por isso, existe um interesse cada vez maior em se entender os fatores que afetam e indicam a regeneração natural de uma área após o abandono de práticas agrícolas e outros distúrbios antrópicos (DERROIRE et al., 2016; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017).

Existem muitos estudos sobre regeneração natural em florestas úmidas (ver revisão de CHAZDON, 2008), mas pouco se sabe como ocorre esse processo em florestas secas. Na Caatinga, que é a maior e mais diversa floresta sazonalmente seca da América do Sul (DA SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017), o modelo determinístico de sucessão da comunidade vegetal, com substituição de espécies colonizadoras por competidoras, parece não ser totalmente válido (BARROS, 2018). Sendo assim, entender se ocorrem mudanças nas comunidades de plantas e animais durante o processo de sucessão na Caatinga, assim como as forças que dirigem essas mudanças, é fundamental para o entendimento da resiliência de florestas secas em geral.

A disponibilidade de recursos não é uniforme ao longo da sucessão e está diretamente relacionada com a qualidade do ambiente, gerando heterogeneidade no tipo e quantidade de nutrientes, o que pode ser um fator chave na distribuição das espécies e na montagem das comunidades (CHAVE, 2009; DUDLEY; KASPARI; YANOVIK, 2012; JOERN; PROVIN; BEHMER, 2012). No início da sucessão o ambiente é aberto e quente e os recursos

alimentares são limitantes, o que deve permitir que apenas um subconjunto do pool regional de espécies que tenha características morfo-fisiológicas que permitam sua sobrevivência nessas condições adversas deva ocorrer. Nos estágios finais de sucessão, com condições ambientais mais favoráveis e maior quantidade de recursos alimentares, um número maior de espécies deve ocorrer, aumentando a diversidade de hábitos e de funções ecológicas das espécies (CALLAWAY, 2009).

Os insetos têm um papel central como modelo de estudo para medir este tipo de efeitos. Por serem menores e com ciclos de vida mais curtos que aves e mamíferos, é esperado que os insetos respondam de forma mais rápida tanto em escalas amplas na paisagem quanto em escalas locais (DINIZ-FILHO; DE MARCO JR; HAWKINS, 2010). Segundo Fernández (2003), a eusociabilidade, a diversidade ecológica e morfológica, a plasticidade comportamental e a abundância local possibilitam que formigas sejam consideradas organismos de extrema importância em estudos sobre como alterações no habitat afetam comunidades terrestres. Portanto, a mirmecofauna permite acessar o grau de degradação ou recuperação de uma área (KREMEN et al., 1993). Além disso, as formigas são boas bioindicadoras da qualidade ambiental porque são facilmente amostráveis e identificáveis, respondem a diversos tipos de perturbação antrópicas, incluindo às mudanças climáticas (LEAL et al., 2017), e suas respostas podem ser relacionadas com as de outros grupos de organismos com os quais coocorrem (FERNÁNDEZ, 2003; LEAL et al., 2010, 2012).

Assim, o objetivo deste estudo foi investigar se existe mudança na comunidade de formigas e na utilização de recursos por parte das espécies que a compõe em um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. Para tal, avaliamos a riqueza, abundância, composição de espécies, uso de diferentes recursos e o grau de especialização das espécies que compõem as comunidades em áreas que foram utilizadas para plantas de milho e feijão e foram abandonadas de 8 a 54 anos (i.e. cronossequência) no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE. Este documento é dividido em três partes, uma fundamentação teórica sobre o tema da pesquisa, em seguida o manuscrito a ser submetido para o jornal *Biotropica*, e, por fim, as considerações finais do estudo.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 SUCESSÃO SECUNDÁRIA

Todos os ecossistemas florestais sofrem perturbações, as quais podem variar quanto à duração, intensidade e frequência, e que podem ser de origem natural, como furações, inundações, ciclones, incêndios ou ventos fortes; ou antrópica (CHAZDON, 2003). As perturbações são processos chave na dinâmica desses ecossistemas e influenciam fortemente sua estrutura, composição e funcionamento (FRANKLIN et al., 2002). Após uma perturbação, as florestas passam por um período de recuperação ou sucessão secundária (CHAZDON, 2003), onde existe uma progressão de estágios com alterações nas espécies, estrutura das comunidades e propriedades do ecossistema (CHAZDON, 2012) devido a mudanças nas condições abióticas e bióticas do ambiente nas fases iniciais e finais da sucessão (BAZZAZ, 1979; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). A trajetória sucessional e a velocidade das mudanças variam conforme a natureza da perturbação, o uso anterior da terra, a vegetação residual e a disponibilidade de fauna (CHAZDON et al., 2007).

Devido ao aumento na proporção de florestas secundárias ou em processo de sucessão, os ecólogos têm investido em tentar entender como se dá esse processo em diferentes florestas desde o início do século XX (PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014). Muitas hipóteses tem sido propostas para explicar os padrões sucessionais de diversidade biológica, devido à complexidade e variabilidade dos ecossistemas e eventos de perturbação envolvidos (KAYES; ANDERSON; PUETTMANN, 2010). Teorias clássicas incluem as ideias de Clements (1916) sobre estados de facilitação e clímax, o modelo de Composição Florística Inicial de Egler (1954), as três hipóteses de Facilitação, Tolerância e Inibição de Connell & Slatyer (1977) e a Hipótese de Colonização ao Acaso de Lawton (1987). Contudo, a maioria dos estudos e dos modelos propostos foi baseada em processos observados em florestas tropicais úmidas, e a atenção para a sucessão em florestas secas foi despertada mais recentemente (QUESADA et al., 2009; CHAZDON, 2012; DERROIRE et al., 2016). Em consequência, a maioria dos modelos resultantes nem sempre são aplicáveis às florestas secas, onde há diferentes processos ecológicos e mudanças na composição funcional com o avanço da sucessão (QUESADA et al., 2009; LOHBECK et al., 2013).

2.1.1 Florestas Tropicais Secas

Estudos sobre florestas secas têm indicado que existe um aumento na riqueza, estrutura e biomassa da comunidade vegetal ao longo da sucessão, assim como uma substituição de espécies pioneiras por espécies características da floresta madura (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010, 2011; LOHBECK et al., 2013; MORA et al., 2014). Contudo, fatores como a capacidade de rebrota das espécies – onde os indivíduos regenerantes permanecem ligados aos adultos e, assim, têm maiores chances de sobreviverem a perturbações e podem acelerar o processo de regeneração natural (KAMMESHEIDT, 1999; DE FIGUEIRÔA et al., 2006) – tem sido destacados como mais importantes nas florestas secas. Já foi sugerido que a menor complexidade estrutural e taxonômica das comunidades vegetais, junto com a alta capacidade de rebrota, tornariam as florestas secas mais resilientes (QUESADA et al., 2009). No entanto, também existem sugestões de que a baixa disponibilidade de água aliada a alta sazonalidade (HENNENBERG et al., 2008; PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009), a baixa produtividade (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010), bem como a dependência de animais para a polinização (LEAL et al., 2017) afetam fortemente o estabelecimento e o desenvolvimento das plantas nas florestas secas (QUESADA et al., 2009; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011).

2.1.2 Como estudar sucessão secundária

Uma forma usual de estudar sucessão secundária é mediante a abordagem de cronossequências. Uma cronossequência consiste em um conjunto de áreas com características similares quanto às condições ambientais e que sofreram o mesmo tipo de perturbação, mas que se encontram com tempo distinto desde o abandono ou distúrbio (WALKER et al., 2010; CHAZDON, 2012). Nesta abordagem a replicação no tempo é substituída por uma replicação no espaço (CHAZDON, 2012), o que permite estudar vários estágios sucessionais em várias áreas, substituindo os estudos de longo prazo em uma área só (QUESADA et al., 2009; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; CHAZDON, 2012). Os estudos em cronossequência se baseiam fundamentalmente no pressuposto de que as áreas com diferentes tempos de abandono estiveram sujeitas aos mesmos processos durante sua formação (CHAZDON, 2012; MORA et al., 2014), e portanto exigem um conhecimento detalhado das condições ambientais no passado e do histórico do uso da terra (CHAZDON et al., 2007; LEBRIJA-TREJOS et al., 2008; MORA et al., 2014). Existem algumas limitações nesta

abordagem, como a dificuldade de identificar áreas que tiveram os mesmos usos antes e depois do abandono (CHAZDON, 2003, 2012; WALKER et al., 2010; DERROIRE et al., 2016), devido à intensificação do uso da terra e alterações de paisagem na região tropical nos últimos 150 anos (CHAZDON, 2012). No entanto, tem sido o método mais comum para tentar entender as trajetórias sucessionais, bem como as causas e mecanismos que influenciam o processo de regeneração da vegetação (LEBRIJA-TREJOS et al., 2008, 2011; MORA et al., 2014).

Os estágios sucessionais podem ser definidos com três critérios centrais: biomassa total da vegetação acima do solo, idade ou tamanho da população de árvores, e composição de espécies de árvores (CHAZDON, 2012). Essas três características mudam em diferentes taxas e variam independentemente com a escala espacial (CHAZDON, 2012). Um dos critérios mais utilizados é o de biomassa (LETCHER; CHAZDON, 2009), por ser um dos mais importantes fatores da vegetação que explicam os processos do ecossistema (LOHBECK et al., 2015), e por se correlacionar diretamente com a produtividade e outros serviços ecológicos, como o armazenamento de carbono (BEER et al., 2010; POORTER et al., 2015). Além disso, parte da biomassa vegetal pode ser explorada para fins de subsistência das populações humanas (SANCHEZ-AZOFEIFA et al., 2013), prática comum em florestas secas como a Caatinga (SANCHEZ-AZOFEIFA et al., 2013; SOUZA et al., 2019).

A Caatinga é a maior e mais rica floresta tropical sazonalmente seca da região neotropical, onde a paisagem tem sido modificada pelo homem, predominando pequenas propriedades dedicadas à agricultura de corte e queima e pecuária extensiva com base na vegetação nativa (DA SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Assim, a vegetação remanescente é uma combinação de fragmentos de floresta madura com áreas em regeneração com diferentes idades, que estão permanentemente expostos a distúrbios antropogênicos crônicos (DA SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Esses distúrbios crônicos, descritos como a remoção continuada de pequenas porções de biomassa (sensu SINGH, 1998), interferem no processo de sucessão como um todo, podendo “frear” a sucessão (i.e. *arrested succession*) ou até levar a uma redução na biomassa ao longo da sucessão (i.e. *retrogressive succession*) (PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014), afetando, conseqüentemente, o quanto a idade de abandono reflete o estado sucessional real. No entanto, o uso da biomassa como critério de sucessão está correlacionada com a idade de abandono (SOUZA et al., 2019) e reflete de forma mais direta o quanto uma área está regenerando apesar dos distúrbios crônicos.

2.1.3 O papel da fauna na sucessão

Embora os estudos de sucessão tenham sido sempre dominados pelo monitoramento das mudanças nas comunidade de plantas, estudos recentes têm avaliado as mudanças nas comunidades de animais (KNEITEL, 2010; PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014). As florestas em regeneração fornecem diferentes tipos e quantidades de recursos – como alimento e abrigo – para animais, em estágios diversos da sucessão (CHAZDON, 2012). Por isso, a recuperação de populações e composição faunística durante a sucessão está fortemente associada à recuperação da vegetação (SHELFORD, 1907, 1911; FOX, 1982; DUNN, 2004). De fato, é esperado que os animais respondam às mudanças no ambiente, que afetem os processos dos ecossistemas e que estejam intrinsecamente ligados à comunidade de plantas no ecossistema através de uma rede de interações bióticas, como a polinização, dispersão de sementes, predação de sementes, herbivoria, e vetorização de doenças (LOHBECK, 2014). Com o avanço da sucessão, existe um aumento na complexidade ambiental e na quantidade de recursos (CHAZDON, 2008; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011) e interações (BROWN, 1984; LOHBECK, 2014). Plantas que dependem de animais para sua dispersão tendem a se tornar mais importantes em estágios finais de sucessão (LOHBECK, 2014). Com essas mudanças na estruturação vegetal, existe um aumento na ocorrência e abundância de animais especializados nos estágios mais avançados de sucessão (MONAMY; FOX, 2000; SORENSEN; FEDIGAN, 2000; RIOS-LÓPEZ; MITCHELL AIDE, 2007; KARTHIK; VEERASWAMI; SAMAL, 2009).

Estudos com vários tipos de animais e em vários tipos de ambientes têm demonstrado que, com o avanço da sucessão, a fauna aumenta sua riqueza (DUNN, 2004; RIOS-LÓPEZ; MITCHELL AIDE, 2007), abundância (SOSENSEN; FEDIGAN, 2000; HERRERA-MONTES; BROKAW, 2010) e muda a composição de espécies (RAMAN; RAWAT; JOHNSINGH, 1998; KARTHIK; VEERASWAMI; SAMAL, 2009). Contudo, embora as comunidades animais se recuperem mais rápido em florestas secundárias (RAMAN; RAWAT; JOHNSINGH, 1998; RIOS-LÓPEZ; MITCHELL AIDE, 2007; HERRERA-MONTES; BROKAW, 2010) o pool de espécies é menor que nas florestas primárias (DUNN, 2004; DENT; WRIGHT, 2009; KARTHIK; VEERASWAMI; SAMAL, 2009).

As mudanças na complexidade ambiental, quantidade de recursos e distribuição dos nutrientes durante a sucessão podem afetar positivamente a fauna de artrópodes, por exemplo, e mudar não só sua estrutura taxonômica, mas os comportamentos e hábitos de alimentação de suas espécies constituintes (DE BELLO et al., 2010), levando a mudanças na estrutura trófica

das comunidades (HANSEN, 2000; LASSAU et al., 2005; RIBAS; SCHOEREDER, 2007; NEVES et al., 2013). As mudanças em nível taxonômico e trófico das comunidades de animais ao longo da sucessão têm sido frequentemente estudadas com insetos. Estes são abundantes, fáceis de coletar, e por serem de menor tamanho e apresentarem menores expectativas de vida que aves e mamíferos, respondem mais rapidamente às variações do habitat (DINIZ-FILHO; DE MARCO JR; HAWKINS, 2010). Entre os artrópodes, as formigas são membros dominantes das comunidades terrestres (CUSHMAN; LAWTON; MANLY, 1993). Elas representam mais do 20% da biomassa total em vários ecossistemas e desempenham importantes papéis ecológicos (LACH; PARR; ABBOTT, 2010). São de fácil amostragem e identificação e sensíveis a mudanças diversas no ambiente (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; LEAL et al., 2017), o que as torna boas bioindicadoras (ANDERSEN; MAJER, 2004).

2.2 FORMIGAS

Formigas (Hymenoptera: Formicidae) são um dos grupos de animais mais abundantes, generalistas e onipresentes em ecossistemas terrestres, sendo sua população total global estimada em mais de 100 quatrilhões (115.000.000.000.000.000) de indivíduos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1994). Um total de 13.505 espécies já foram descritas (BOLTON, 2019), muito embora a diversidade total se estime em 25.000 espécies (BOLTON, 2003; WILSON, 2003). Por serem dominantes, as formigas influenciam muitos processos ecológicos importantes, como fertilização dos solos e ciclagem de nutrientes, predação de artrópodes de solo, dispersão de sementes, proteção de plantas contra herbívoros e participação em associações mutualísticas com outros organismos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, 1994; LACH; PARR; ABBOTT, 2010). Formigas podem modificar o ambiente tão intensamente, alterando os recursos disponíveis e a ocorrência de outras espécies, que são chamadas de "engenheiros do ecossistema" (FOLGARAIT, 1998; MEYER et al., 2011).

O ciclo de vida colonial das formigas pode ser dividido em três fases: fundação da colônia, crescimento e reprodução. Ao contrário de várias abelhas sociais e vespas com colônias anuais, todas as formigas têm colônias perenes, mesmo em ambientes temperados e boreais (PEETERS; MOLET, 2010). Após uma mudança nas condições climáticas (por exemplo, temperatura, umidade), as fêmeas e machos virgens saem sincronicamente dos ninhos para se acasalarem. A fundação de uma nova colônia pode ser por haplometrose, onde

a nova colônia é fundada por uma única rainha (LEAL; OLIVEIRA, 1995; PEETERS; MOLET, 2010); pleometrose, onde existe uma associação de duas ou mais rainhas que fundam a colônia juntas (LEAL; OLIVEIRA, 1995), e divisão da colônia, onde uma colônia se divide em duas ou mais colônias autônomas (LEAL; OLIVEIRA, 1995; PEETERS; MOLET, 2010).

Como formigas são insetos holometábolos, as formas juvenil e adulta são muito diferentes, e têm requerimentos nutricionais diferentes (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). Para atingirem um tamanho crítico, larvas precisam ter condições ambientais e nutricionais específicas. A produção de um grande número de larvas sexuais em curto tempo no ano requer cooperação de toda a colônia (PEETERS; MOLET, 2010). Em algumas espécies, gordura é armazenada em operárias fora da estação reprodutiva e é utilizada para alimentar larvas sexuais, como por exemplo em *Pogonomyrmex badius*, onde um grande número de sexuais é produzido no início da primavera, numa época em que o recursos ainda podem ser escassos em ecossistemas mais sazonais (TSCHINKEL, 1988; SMITH, 2007).

2.2.1 Forrageamento e obtenção de recursos

Em muitos ecossistemas, o primeiro animal que uma pessoa vê é provavelmente uma formiga. As trilhas de formigas podem se estender por muitos metros, e são muito defendidas pelas operárias forrageadoras (DORNHAUS; POWELL, 2010). Geralmente menos de 10% das operárias da colônia participam do forrageamento (ROBSON; TRANIELLO, 2002; DORNHAUS et al., 2008). Existem várias estratégias de forrageamento, e todas devem levar em consideração o balanço entre tempo e energia gastos no forrageamento, risco de mortalidade das operárias forrageadoras, e a energia obtida por esta atividade (LANAN, 2014). O período de forrageamento varia muito entre as espécies de formigas, e depende muitas vezes de condições externas como temperatura e condições meteorológicas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; DORNHAUS; POWELL, 2010; LANAN, 2014). As condições ambientais influenciam também a disponibilidade de itens alimentares, como por exemplo artrópodes ou nectários, que podem não estar ativos em determinados períodos do dia (DORNHAUS; POWELL, 2010). Muitas das espécies que ocorrem em uma mesma área diferem enquanto à temperatura ótima do ambiente e período de forrageamento (DORNHAUS; POWELL, 2010; LANAN, 2014). Geralmente, as formigas dominantes tipicamente se alimentam pela manhã, e outras espécies de formigas procuram alimentos ao longo do dia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; DUNN; PARKER; SANDERS, 2007).

A maioria das formigas são consideradas generalistas, combinando predação e coleta de artrópodes e o consumo de recursos baseados em plantas de forma variável, quando disponíveis (STRADLING, 1978). Mas também existem muitos táxons que se tornaram especialistas em dietas, alimentando-se de sementes, fungos cultivados em seus próprios jardins, *honeydew* ou néctar produzido por plantas, e até se alimentando de outras formigas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). No entanto, como larvas e adultos têm diferentes requerimentos nutricionais, as operárias devem buscar alimentos para alimentar tanto as larvas quanto o resto das adultas da colônia. A dieta larval é crucial para o crescimento e composição da biomassa da pupa, enquanto a dieta para as adultas é necessária apenas para a manutenção das funções corporais (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010).

Formigas em florestas tropicais representam uma grande proporção de biomassa animal, o que corresponde à sua posição trófica basal como consumidores primários (DAVIDSON, 1997). Para garantir uma entrada constante de nutrientes, deve haver armazenamento dos alimentos dentro do ninho. Além da produção de ovos tróficos e do canibalismo de larvas em tempos de escassez de alimentos (WHEELER, 1994), as operárias podem funcionar como um amortecedor armazenando nutrientes em seus corpos (STRADLING, 1978; HASEGAWA, 1993) ou dentro do ninho. Em algumas espécies de formigas, sementes ricas em lipídios e proteínas são usadas para armazenamento de alimentos de longo prazo ou como um tampão contra a flutuação na disponibilidade de alimentos (MACKAY; MACKAY, 1984; JUDD, 2006). Além do armazenamento no ninho, a monopolização de fontes de alimento, por exemplo, através da construção de abrigos perto de trofobiontes ou nectários extra-florais, pode garantir um fluxo constante de alimentos por longos períodos de tempo (ANDERSON; MCSHEA, 2001; BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010), 2001b).

Para os insetos em geral, proteínas e lipídios são necessários apenas para o crescimento larval, desenvolvimento ovariano e produção de ovos, mas não para o metabolismo em adultos, nem para a produção de espermatozoides, que apenas necessitam de carboidratos (NATION, 2015). Como resultado, as operárias adultas de formigas usam principalmente carboidratos como fonte de energia (MARKIN, 1970). As rainhas reprodutoras requerem uma ingestão mais contínua de nitrogênio para produzir os ovos (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). Por outro lado, as formigas onívoras podem selecionar seus alimentos em resposta a desequilíbrios nutricionais de forma a otimizar a nutrição complementar (BIHN; VERHAAGH; BRANDL, 2008; NESS; MORRIS; BRONSTEIN,

2009; DUDLEY; KASPARI; YANOVIK, 2012). Em particular, o equilíbrio carboidrato:proteína (C:N) tem sido estudado amplamente (KAY, 2002; DUSSUTOUR; SIMPSON, 2008). A proporção C:N da dieta das larvas afeta fortemente sua composição corporal de Carbono, Nitrogênio, Fósforo e Sódio até se converterem em pupa, e esta variação é mantida para toda a vida das operárias adultas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; KAY, 2002; BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). As formigas podem controlar ativamente o balanço de nutrientes de suas colônias e alterar suas preferências por dietas à base de carboidratos ou proteínas, mostrando uma maior preferência por itens limitados (BLÜTHGEN; FIEDLER, 2004; NESS; MORRIS; BRONSTEIN, 2009).

Formigas obtêm carboidratos e proteínas de muitos tipos de alimentos. Entre os carboidratos comumente disponíveis, a sacarose é mais preferida pela maioria das espécies de formigas (BLÜTHGEN; FIEDLER, 2004), a qual está disponível em uma ampla variedade de itens alimentares. Um recurso amplamente consumido pelas formigas é o *honey-dew*, que é a excreção líquida do trato alimentar dos hemípteros que se alimentam de seiva de plantas (VAN DER PIJL, 1982; DELABIE, 2001). Os compostos dominantes na massa seca do *honey-dew* são carboidratos, mas além disso, vários aminoácidos, proteínas e lipídeos podem ser encontrados, o que faz com que esse seja um recurso importante para o crescimento de larvas de formigas (STRADLING, 1978). O conjunto de aminoácidos em alguns tipos de *honey-dew* pode ser mais amplo do que o encontrado em nectários florais ou extraflorais típicos consumidos por formigas (BLÜTHGEN; FIEDLER, 2004). Além das proteínas, os carboidratos do *honey-dew* são mais variados que o dos néctares, que geralmente se limitam à sacarose (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). Além do *honey-dew*, uma das fontes mais visíveis de alimento líquido para as formigas, pelo menos nas florestas tropicais, é fornecida por nectários extraflorais, os quais contêm principalmente carboidratos, geralmente limitados a sacarose, glicose e frutose, aminoácidos e vestígios de outros compostos, e são muito variáveis em qualidade e quantidade (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010).

Além dos recursos líquidos, muitas formigas consomem corpos alimentares mais sólidos e ricos em lipídeos e outros nutrientes provenientes das plantas (BUCKLEY, 1982; BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). Sementes de várias espécies de plantas têm elaiossomos, que são apêndices lipídicos, mas que contêm também proteínas, carboidratos e esteróis essenciais (LISCI; BIANCHINI; PACINI, 1996). As formigas são atraídas pelos elaiossomos, coletam os diásporos e os levam para os ninhos, onde se alimentam dos elaiossomos e descartam as sementes normalmente intactas nas lixeiras externas ou adjacências das entradas dos ninhos onde germinam (BUCKLEY, 1982; BEATTIE, 1985; HANZAWA; BEATTIE;

CULVER, 1988). Os benefícios nutricionais de lipídeos para formigas podem ser substanciais e resultar num aumento da produção de fêmeas virgens (MORALES; HEITHAUS, 1998; FISCHER et al., 2008; BOIEIRO et al., 2012) e larvas (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010).

3 MUDANÇAS NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES E NA ESPECIALIZAÇÃO NO USO DE RECURSOS DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL EM CAATINGA

Mudanças na composição de espécies e na especialização no uso de recursos de formigas ao longo de um gradiente sucessional em Caatinga

Manuscrito a ser submetido no jornal *Biotropica*

**Mudanças na composição de espécies e na especialização no uso de recursos de formigas
ao longo de um gradiente sucessional em Caatinga**

Katherine Bombi-Haedo¹, Inara Roberta Leal²

¹ Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Cidade Universitária, Av. Professor Moraes Rego, s/n, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

² Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Cidade Universitária, Av. Professor Moraes Rego, s/n, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

Resumo

Ao longo do processo de sucessão existe um aumento na complexidade ambiental e mudança na quantidade e qualidade de recursos, o que pode afetar a diversidade de espécies de artrópodes e mudar a composição e estrutura trófica de suas comunidades. Nós investigamos se existe uma mudança na estrutura taxonômica e no uso de recursos de comunidades de formigas epigéicas ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. Fizemos coletas nas duas estações com seis tipos de iscas que representam nutrientes importantes para as formigas. Usamos como proxy da idade de regeneração a biomassa das parcelas. Também incluímos a precipitação em nossos modelos devido à variação nas parcelas estudadas. Coletamos um total de 27 espécies de formigas ao longo do gradiente. Não observamos mudança na riqueza e abundância, mas a composição de espécies foi influenciada pela biomassa, precipitação e estação. Observamos um aumento na especialização das espécies que compõem as comunidades com o avanço da sucessão, mas somente na estação seca. O consumo de água e aminoácidos foi maior na estação seca, e o consumo de sal aumentou com a biomassa. O consumo de lipídeos, carboidratos e a mistura de carboidratos e proteínas não mudou. Vimos que o processo de sucessão secundária gera mudanças na estruturação das comunidades, com espécies com hábitos alimentares mais especializados em estágios mais avançados da sucessão, e que estas mudanças também são influenciadas pelo histórico do clima do local. Nosso trabalho aporta dados sobre o conhecimento obtido em campo da ecologia nutricional de formigas em ambientes semiáridos.

Palavras-chave: Especialização; Floresta Tropical Sazonalmente Seca; Hábitos alimentares; Nutrientes.

AS FLORESTAS TROPICAIS ESTÃO SOFRENDO UM PROCESSO CRESCENTE DE PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA DEVIDO AO ATUAL ESTILO DE VIDA DO HOMEM (Rozzi *et al.* 2001), que gera mudanças no uso do solo para agricultura e/ou pecuária, com posterior abandono da terra (Lebrija-Trejos *et al.* 2011), o que cria oportunidades de regeneração da floresta (Chazdon 2012, Melo *et al.* 2013). Atualmente, metade das florestas tropicais no mundo corresponde a florestas secundárias ou em regeneração (FAO 2010). O reaparecimento de florestas secundárias pode trazer de volta muitos dos organismos e recuperar funções e serviços ecossistêmicos (Dunn 2004, Dent & Wright 2009). Por isso há cada vez mais interesse em verificar se e como ocorre a sucessão secundária destas áreas (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2017).

Em florestas úmidas, estudos sobre a sucessão secundária indicam que há um aumento progressivo na riqueza de espécies, na área basal e biomassa da comunidade de plantas (Letcher & Chazdon 2009). Além disso, há uma substituição de espécies de plantas pioneiras e boas colonizadoras por espécies tolerantes à sombra e boas competidoras à medida que a sucessão avança (Norden *et al.* 2009). Comunidades de animais seguem estes padrões (Dunn 2004). Contudo, pouco se sabe sobre como se dá este processo em florestas tropicais sazonalmente secas (ver revisão em Chazdon 2008). A Caatinga é a maior e mais diversa floresta sazonalmente seca dos neotrópicos (da Silva *et al.* 2017), e nela parece que não há uma substituição direcional de espécies de plantas colonizadoras por espécies mais características de floresta madura à medida que a sucessão avança como observado em florestas úmidas (Barros 2018). Contudo, ainda foi pouco estudado como comunidades de animais se reorganizam durante o processo de sucessão secundária (Kneitel 2010, Pulsford *et al.* 2014). As formigas são membros dominantes em ecossistemas terrestres (Cushman *et al.* 1993). Elas representam mais do 20% da biomassa total em vários ecossistemas e desempenham importantes papéis

ecológicos (Lach *et al.* 2010). São de fácil amostragem e identificação e sensíveis a mudanças diversas no ambiente, o que as torna boas bioindicadoras (Andersen & Majer 2004).

Ao longo do processo de sucessão existe um aumento na complexidade ambiental e na quantidade de recursos (Chazdon 2008, Lebrija-Trejos *et al.* 2011), o que pode afetar positivamente a diversidade de espécies de artrópodes e mudar a composição e estrutura trófica de suas comunidades (Hansen 2000, Ribas *et al.* 2003, Sperber *et al.* 2004, Lassau & Hochuli 2005, Neves *et al.* 2013, Olivier *et al.* 2014). Estudos com comunidades de formigas, por exemplo, têm documentado aumento na diversidade taxonômica e funcional à medida que a sucessão avança (Rocha-Ortega *et al.* 2017), bem como mudanças na composição de espécies ao longo de um gradiente sucessional (Neves *et al.* 2010). A distribuição dos nutrientes também não é homogênea em tipo e quantidade ao longo de gradientes sucessionais (Brais *et al.* 1995, Read & Lawrence 2003), podendo limitar as comunidades de artrópodes (Ribas *et al.* 2003, Ribas & Schoereder 2007, Dudley *et al.* 2012, Joern *et al.* 2012). Para as formigas, a limitação na disponibilidade de nutrientes específicos pode gerar desbalanços nutricionais e podem direcionar suas decisões de forrageamento (Bihn *et al.* 2008, Ness *et al.* 2009), consumindo aqueles nutrientes que são deficientes (Bihn *et al.* 2008, Kaspari *et al.* 2008, 2009, Ness *et al.* 2009, Christensen *et al.* 2010, Dudley *et al.* 2012, Petry *et al.* 2012).

Neste estudo nós investigamos se existe uma mudança nas comunidades de formigas epigéicas ao longo de um gradiente de sucessão secundária (i.e. cronossequência) na Caatinga.

Particularmente, testamos se existe mudança na riqueza, abundância e composição de espécies de formigas ao longo do gradiente, assim como uma mudança no padrão de uso de recursos por parte das formigas, mediante coletas com iscas atrativas. Testamos as hipóteses de que (i) existe mudança na riqueza, abundância e composição de espécies de formigas ao longo do gradiente e entre estações seca e chuvosa; (ii) existe um aumento no grau de especialização das comunidades de formigas a medida que a sucessão avança; (iii) o recrutamento das formigas

para seis nutrientes diferentes varia com o estágio sucessional e entre as estações seca e chuvosa.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO – Este estudo foi realizado no Parque Nacional (PARNA) do Catimbau (8°24'00" e 8°36'35" S; 37°0'30" e 37°1'40" W, estado de Pernambuco, Brasil), que cobre uma área de 607 km² de vegetação de Caatinga (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). O clima é semiárido, com temperatura média anual de 25°C e pouca variação ao longo do ano (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). A precipitação média anual varia entre 1100 mm no sudeste e 480 mm no noroeste (Rito *et al.* 2017), com grande variabilidade interanual e espacial (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). As chuvas são concentradas em um período de 3-4 meses, geralmente entre Março/Abril até Junho/Julho. A maior parte do Parque possui solos arenosos (areias quartzíticas, 70%), mas os planossolos (15%) e os litossolos (15%) também estão presentes (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). As famílias dominantes de plantas lenhosas são Fabaceae, Euphorbiaceae e Boraginaceae; na superfície do solo da floresta, Cactaceae, Bromeliaceae, Malvaceae, Asteraceae e Fabaceae dominam (Rito *et al.* 2017).

O Parque foi estabelecido em 2002 (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002), mas seus habitantes nunca foram indenizados e permanecem na área utilizando recursos naturais para sua subsistência (Rito *et al.* 2017). Atividades como coleta de lenha, extração de produtos florestais não madeireiros, criação extensiva de animais domésticos (caprinos e bovinos), e caça são comuns dentro do Parque (Rito *et al.* 2017). A presença histórica de populações humanas dentro do Parque resultou em um extenso mosaico de uso diferenciado da terra e pressão antrópica sobre a biota, com grandes áreas abandonadas. Dessa forma, o PARNA Catimbau representa uma excelente oportunidade para examinar como se dá o processo de sucessão na Caatinga e se existem diferenças ou similaridades com o registrado para outras florestas secas.

DESENHO AMOSTRAL – Utilizamos 10 parcelas de 20 m × 50 m em áreas onde houve agricultura de corte e queima, com plantação de feijão e milho por poucos anos seguida de abandono; o tempo de abandono é 8 a 54 anos (Barros 2018), caracterizando uma cronossequência. Adicionalmente, cinco parcelas sem histórico de corte e queima foram utilizadas como áreas controle (Barros 2018). Dados de biomassa para cada parcela foram medidos anteriormente (ver Souza *et al.* 2019) e estão positivamente relacionados ($r=0,77$, $p<0,001$) à idade de abandono das parcelas (incluindo as controle, com idade estimada de 150 anos (Souza *et al.* 2019). Dessa forma, utilizaremos a variável biomassa como *proxy* da sucessão (Chazdon 2012), já que é uma medida mais precisa do tempo real que a floresta está regenerando (Lohbeck *et al.* 2015). As parcelas estão estabelecidas em áreas com diferentes níveis de precipitação, variando de 755 a 940 mm anuais, e portanto, incluímos também essa variável nos nossos modelos. A precipitação média anual foi obtida para cada parcela usando o banco de dados WorldClim, que contém dados de clima espacial de 1950 a 2000 (Rito *et al.* 2017). A resolução espacial foi de 1 km e a precipitação média anual foi extraída usando o ArcGIS (Rito *et al.* 2017). Para todas as parcelas foi considerada a média de precipitação anual e a biomassa (TABELA 1).

Para acessar as informações nutricionais das espécies de formigas oferecemos um conjunto de diferentes recursos alimentares simulando nutrientes comuns no ambiente de grande importância para as formigas (TABELA 2). Em cada parcela colocamos seis conjuntos de seis recursos líquidos diferentes (ou seja, 36 iscas no total): água (como controle), carboidrato (CHO, açúcar 20%), sódio (sal 1%), aminoácido (glutamina 20%), imitação de secreção de hemípteros (*honeydew*, *i.e.* uma combinação da solução de carboidrato e o aminoácido) e lipídeo (azeite de oliva virgem). Os recursos foram oferecidos dentro de tubos de centrífuga de polipropileno de 50 ml. Os tubos foram cobertos com uma bola de algodão, com uma parte embebida na solução, para evitar que os líquidos vazassem para fora do tubo. Os tubos foram

colocados no chão, em seis fileiras separadas por 10 metros de distância para manter descobertas independentes (Agosti & Alonso 2003), e ficaram expostos para a atração das formigas durante duas horas, no pico de atividade das formigas (das 7 às 9 h, Câmara *et al.* 2018). A amostragem foi feita em setembro de 2017 (final do período chuvoso que nesse ano teve início e término mais tarde que anos típicos) e repetida entre dezembro de 2017 e janeiro de 2018 (período seco) para acessar às informações sobre mudanças no uso do recurso entre as estações. Os espécimes de formigas foram separados em morfoespécies, identificados até o nível de gênero usando Baccaro *et al.* (2015) e, quando possível, identificados até o nível específico com chaves de espécies e comparando com a coleção de referência do Laboratório de Interação Planta-Animal da Universidade Federal de Pernambuco. Em cada parcela contamos o número total de espécies nos 36 tubos (riqueza total), e o número de espécies por tipo de isca. Calculamos a ocorrência total somando o total de espécies por iscas visitadas. A ocorrência por tipo de iscas foi calculada de acordo com a soma do número de espécies encontradas nos seis tubos da mesma isca. Utilizamos os valores de ocorrência como medida de abundância (Andersen 1991).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS – Analisamos se existe variação na riqueza e abundância de formigas atraídas pelas iscas no gradiente de biomassa (como *proxy* do gradiente sucessional), considerando a precipitação anual e a estação (chuvosa ou seca) fazendo modelos lineares gerais (GLM). Analisamos se existe variação na composição de espécies entre as diferentes iscas, biomassa, precipitação e estação usando análises de correspondência canônicas (CCA). Calculamos o uso relativo para cada um dos nutrientes dividindo a ocorrência por tipo de isca e a ocorrência total na parcela. Utilizamos este valor relativo para controlar a variação de abundância entre as parcelas. Avaliamos os efeitos aditivos da biomassa, precipitação e estação, e a interação entre biomassa e estação, no uso de recursos através de GLMs com distribuição binomial para o uso relativo de cada tipo de nutriente. Medimos a especialização

através da largura do nicho (LN; Krebs 1989) da comunidade de formigas utilizando a medida de Shannon-Wiener (Colwell & Futuyma 1971) e seguindo a lógica utilizada por Peters et al. (2014). Calculamos a quantidade e equabilidade do uso observado dos seis tipos de iscas utilizando o índice de diversidade de Shannon. Como a probabilidade de obter maiores valores do índice de Shannon aumenta com o aumento da abundância, a ocorrência de espécies nas diferentes parcelas teve que ser levada em consideração. Fizemos isto comparando a diversidade observada com uma estimada mediante modelos nulos (com uma média de 1000 aleatorizações), e standardizando a diferença pelo desvio padrão dos modelos nulos: $\Delta LN = (LN \text{ observada} - LN \text{ estimada}) / DP \text{ da LN esperada}$. Utilizamos os valores standardizados para analisar a variação da especialização com a biomassa, estação, precipitação e a interação entre biomassa e estação mediante GLMs.

RESULTADOS

Foram registradas 27 espécies de formigas atraídas às iscas com os seis tipos de recurso, pertencentes a oito gêneros e quatro subfamílias (TABELA 3). Myrmicinae foi a subfamília com maior riqueza (17 espécies), seguida por Dolichoderinae (5 espécies). O gênero com maior número de espécies foi *Pheidole* Westwood, 1839, com 10 espécies (37% do total), seguido por *Solenopsis* Westwood, 1840 e *Dorymyrmex* Mayr, 1866 (26% e 15%, respectivamente). A espécie mais comum foi *Dorymyrmex thoracicus* Gallardo, 1916, que representou 15% do total das ocorrências, presente em 50% das parcelas. Em cada estação do ano, 21 das 27 espécies estava presente. *Camponotus* sp. 1 Mayr, 1861, *Solenopsis* sp. 1, *S.* sp. 2 e *S. virulens* só foram coletadas na estação chuvosa, enquanto *Dorymyrmex* sp. 2, *D.* sp. 3, *Pheidole* sp. 10, *S.* sp. 4 e *S.* sp. 5 só foram coletadas na estação seca (TABELA 3). No total, encontramos formigas em 320 das 1080 iscas que colocamos no gradiente sucessional, considerando as duas estações, sendo 152 na estação chuvosa e 168 na seca. Dezoito das 360 iscas foram ocupadas com duas espécies de formigas, e somente uma foi ocupada com três espécies.

Não houve variação na riqueza de espécies ou abundância de formigas atraídas pelas iscas em relação à biomassa, precipitação ou estação (TABELA 4). A composição de espécies, entretanto, variou significativamente com a biomassa ($\chi^2 = 0,18$, $F = 1,95$, $DF = 1$, $p < 0,01$), precipitação ($\chi^2 = 0,21$, $F = 2,28$, $DF = 1$, $p < 0,01$) e estação ($\chi^2 = 0,33$, $F = 3,51$, $DF = 1$, $p < 0,01$), mas não com o tipo de isca ($\chi^2 = 0,09$, $F = 0,97$, $DF = 1$, $p = 0,49$; FIGURA 1). A variação com a biomassa foi dada principalmente por *Solenopsis tridens* Forel, 1911, *Pheidole* sp. 8 e *S.* sp. 1, que ocorreram mais em áreas com estágio sucessional mais avançado. A variação com a precipitação foi dada pelas espécies que ocorrem principalmente em áreas com maior precipitação: *Ectatomma muticum* Mayr, 1870, *Linepithema* sp. 1 Mayr, 1866 e *Pheidole* sp. 6. A especialização das espécies que compõem as comunidades variou significativamente com a interação das variáveis estação e biomassa ($\chi^2 = 13,52$, $DF = 1$, $p < 0,01$;

FIGURA 2). Na estação seca houve um aumento da especialização com o aumento da biomassa, mas na estação chuvosa a variação na especialização da dieta não foi relacionada com esta variável. O uso relativo da água e aminoácidos foi maior na estação seca ($p < 0,01$, TABELA 5) que na chuvosa, mas não houve variação com a biomassa. O uso relativo do sódio aumentou com o avanço da sucessão na estação chuvosa, mas não houve mudança significativa durante a estação seca (

FIGURA 3). O uso relativo dos nutrientes baseados em carboidratos, mistura de carboidrato com proteína, e lipídeos não mostrou nenhuma variação entre as estações e o gradiente de sucessão.

DISCUSSÃO

Nosso estudo investigou se existem mudanças na riqueza, abundância, composição de espécies e uso de recursos de formigas ao longo de um gradiente sucessional na Caatinga. Para tal,

investigamos os efeitos individuais e interativos da biomassa, precipitação e estação sobre os parâmetros de comunidades e sobre o uso de diferentes recursos e o grau de especialização das espécies. Nossos resultados sugerem mudanças na composição de espécies ao longo do gradiente sucessional, com espécies de hábito alimentar mais especializado nos estágios finais de sucessão, mas apenas na estação seca. As formigas apresentaram uso diferenciado dos nutrientes com o aumento da biomassa, da precipitação e entre as duas estações. Esses resultados demonstram que a sucessão secundária pode reorganizar a comunidade de formigas com grupos mais especializados em áreas de floresta mais madura, e também ressaltam o papel de condições climáticas nessa reestruturação da comunidade.

Apesar de não termos observado mudanças na riqueza e abundância das comunidades com biomassa, estação ou precipitação, verificamos que esses fatores influenciaram fortemente a composição de espécies. Estes resultados são consistentes com estudos prévios, que demonstram que a composição de espécies de formigas é no geral mais sensível a variações ambientais e antrópicas diversas que a riqueza e abundância em vários ecossistemas terrestres (Andersen & Majer 2004, Hoffmann 2010, de Castro Solar *et al.* 2016), incluindo a Caatinga (Ribeiro-Neto *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2017). Essa mudança na composição de espécies sem variação na riqueza indica uma dinâmica compensatória da comunidade (Gonzalez & Loreau 2009). Vários estudos já demonstraram que perturbações antrópicas diversas provocam uma redução nas populações de espécies especialistas e sensíveis à perturbação paralelo a uma proliferação de espécies mais generalistas e adaptadas à perturbação (i.e. *winner-loser replacement*, Tabarelli *et al.* 2012), tanto para populações de plantas (Ribeiro *et al.* 2015, Ribeiro-Neto *et al.* 2016) como de animais (McKinney & Lockwood 1999, Devictor *et al.* 2008, Kirika *et al.* 2008), inclusive para formigas (Leal *et al.* 2012, Ribeiro-Neto *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2017, Arcoverde *et al.* em revisão). Arcoverde e colaboradoras (dados não publicados) reportaram para a mesma área de estudo que grupos de formigas mais sensíveis à perturbação vão sendo

substituídos por grupos mais adaptados à perturbação à medida que aumenta a perturbação, sem mudar a riqueza. Em nosso estudo, um padrão contrário parece estar acontecendo: aqueles grupos mais adaptados à perturbação devem estar sendo substituídos por aqueles mais sensíveis com o avanço da sucessão.

A diminuição na largura do nicho (uma medida inversa à especialização ecológica, Colwell & Futuyma 1971) das espécies com o avanço da sucessão indica que as formigas apresentam dieta mais especializada em áreas de floresta mais maduras. Esses resultados são consistentes com a ideia de que os grupos mais especializados e sensíveis à perturbação estariam substituindo os grupos mais generalistas e adaptados à perturbação com o avanço da sucessão. De fato, na Caatinga, foi observado que formigas predadoras especializadas são perdidas com o aumento de perturbações e oportunistas generalistas proliferam (Oliveira *et al.* 2017). Provavelmente, grupos mais especializados de formigas vão ocorrer em áreas com maior quantidade de recursos, como as áreas de floresta madura. Apesar disso, e surpreendentemente, esse padrão foi observado somente na estação seca, onde a disponibilidade de recursos é menor. No ano que foi realizada a nossa coleta, a estação chuvosa iniciou e terminou mais tarde, e a coleta foi realizada também mais tarde. É possível que neste período algumas espécies já estivessem menos ativas, e isto poderia ter uma influência sobre o padrão observado. Coletas no período típico de chuvas ou informações microclimáticas sobre as áreas de estudo no período do estudo podem nos dar informações mais precisas sobre a especialização da dieta das formigas ao longo de todo o ano.

As formigas consumiram mais sódio com o avanço da sucessão ainda que apenas na estação chuvosa. Kaspari e colaboradores (2008; 2009) tem visto que formigas em ambientes onde tem mais vegetação verde tendem a ser mais limitadas por sódio, devido à baixa disponibilidade deste recurso nas plantas e na serapilheira no solo, onde o sódio pode ficar mais acessível pela

atividade de decomposição de fungos e bactérias. Contudo, vimos diferenças no uso do sódio entre as duas estações, sendo que o consumo foi maior na estação seca, mas nesta estação não foi influenciado pelo gradiente sucessional. Como o fornecimento de sódio varia com a continentalidade porque é transportado para o interior por aerossóis oceânicos, seu teor na chuva pode cair até 1000 vezes com o aumento da distância do oceano (Stallard & Edmond 1981). A diminuição das chuvas na estação seca faz com que tanto a água quanto o sódio sejam limitantes nessa estação, independentemente do estágio de sucessão do habitat, e isso foi verificado por nossos resultados.

Como seria esperado para uma floresta seca, o nível de precipitação ou a sazonalidade (i.e. mudanças entre as estações) foi ainda mais forte que o efeito da regeneração da floresta no uso dos diferentes recursos, influenciando o consumo de água e de aminoácidos, sendo em ambos os casos maior na estação seca comparado com a chuvosa. O maior consumo de água na estação seca também foi encontrado por Peters e colaboradores (2014) na Tanzânia, que observaram maior consumo de água em áreas onde a precipitação é menor. Este padrão reflete as condições climáticas naturais que experimenta o Parque Nacional do Catimbau, com um grande déficit hídrico na estação seca (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). Observamos um maior uso relativo de aminoácidos na estação seca em comparação com a chuvosa, onde o nutriente não foi consumido na maioria das parcelas. Resultados semelhantes foram observados por Read and Lawrence (2003), estudando a disponibilidade de recursos em um gradiente sucessional de floresta seca do México, estes autores verificaram uma redução de cerca 30% na disponibilidade de Nitrogênio na estação seca em comparação com os meses mais chuvosos, mas não observaram mudanças ao longo do da sucessão. Também observamos que o uso relativo dos aminoácidos foi baixo comparado com outros nutrientes, como por exemplo os carboidratos. Esse padrão tem sido encontrado em outros trabalhos (Davidson 1997, Kay 2002, Peters *et al.* 2014), já que as formigas utilizam os carboidratos como principal fonte de energia

(Markin 1970) e proteínas e lipídeos são utilizados para o crescimento das larvas (Blüthgen & Feldhaar 2010).

O consumo das iscas de carboidratos, lipídeos e a mistura de carboidrato e aminoácidos foi alto em relação a outras iscas, mas não foi influenciado pela sucessão, precipitação ou a estação.

Alguns estudos demonstraram maior consumo de carboidratos em florestas maduras que em florestas em estágios iniciais de sucessão (Bihn *et al.* 2008). Também existe informação que o consumo de carboidratos diminui enquanto o de lipídeos aumenta em ambientes onde os recursos são mais escassos e a temperatura é menor (Peters *et al.* 2014). Contudo, estes estudos foram realizados em florestas úmidas e não encontramos informações para florestas secas. É possível que em áreas semiáridas e sazonais o consumo de carboidratos seja muito importante e alto, como foi observado por Cook e colaboradores (2011).

Em conclusão, nossos resultados indicam que o processo de sucessão secundária na Caatinga gera mudanças na estruturação das comunidades de formigas através de mudanças na composição de espécies, na especialização no uso de recurso e nos nutrientes que as formigas consomem. Como é esperado para climas áridos e semiáridos, observamos que a sazonalidade e a média histórica de precipitação são fatores importantes que modulam o efeito da sucessão e a dinâmica das comunidades ao longo do espaço e do tempo. Dados obtidos em campo sobre dieta e utilização de recursos podem ser complementados mediante técnicas moleculares, como a utilização de isótopos estáveis, em uma abordagem integrativa, como proposto por Bearhop *et al.*, (2004), Houadria *et al.*, (2015) e Rosumek *et al.* (2018), mas são menos comuns que aqueles obtidos a partir de manipulação em laboratório e, portanto, são de relevada importância para o conhecimento sobre a ecologia nutricional das formigas (Kaspari *et al.* 2008, Peters *et al.* 2014, Resasco *et al.* 2014).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a P.E. Santos, H.N. Alencar, R.S. Vanderlei, F.F.S. Siqueira, R. Santos pela assistência em campo e no processamento do material, e W.S. de Carvalho pela ajuda no processamento do material. Este projeto foi realizado com o apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq processo PELD 403770/2012-2 e Edital Universal 470480/2013-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES processo PVE 88881.030482/2013-01), e Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE processes APQ-0738-2.05/12, APQ- 0138-2.05/14 e PRONEX APQ-0138-2.05/14). Este estudo forma parte da Dissertação de Mestrado de K. Bombi-Haedo, com bolsa do CNPq na Universidade Federal de Pernambuco.

LITERATURA CITADA

- AGOSTI, D., and L. E. ALONSO. 2003. El protocolo All: un estándar para la colección de hormigas del suelo. *In* F. Fernández (Ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. pp. 415–418, Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt Bogotá, Colombia.
- ANDERSEN, A. N. 1991. Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Aust. J. Ecol.* 16: 273–279.
- ANDERSEN, A. N., and J. D. MAJER. 2004. Ants show the way Down Under: invertebrates as bioindicators in land management. *Front. Ecol. Environ.* 2: 291–298.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., F. P. L. MELO, M. MARTÍNEZ-RAMOS, F. BONGERS, R. L. CHAZDON, J. A. MEAVE, N. NORDEN, B. A. SANTOS, I. R. LEAL, and M. TABARELLI. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol. Rev.* 92: 326–340.
- BACCARO, F. B., R. M. FEITOSA, F. FERNÁNDEZ, I. O. FERNANDES, T. J. IZZO, J. L. P. SOUZA, and R. SOLAR. 2015. *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*.
- BARROS, M. F. 2018. *Regeneração natural da Caatinga: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética das assembleias de plantas*. Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Brasil.

- BEARHOP, S., C. E. ADAMS, S. WALDRON, R. A. FULLER, and H. MACLEOD. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73: 1007–1012.
- BIHN, J. H., M. VERHAAGH, and R. BRANDL. 2008. Ecological stoichiometry along a gradient of forest succession: bait preferences of litter ants. *Biotropica* 40: 597–599.
- BLÜTHGEN, N., and H. FELDHAAR. 2010. Food and shelter: how resources influence ant ecology. *In* *Ant ecology*. pp. 115–136, Oxford University Press Oxford, UK.
- BRAIS, S., C. CAMIRÉ, Y. BERGERON, and D. PARÉ. 1995. Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. *For. Ecol. Manage.* 76: 181–189.
- CÂMARA, T., I. R. LEAL, N. BLÜTHGEN, F. M. P. OLIVEIRA, R. T. DE QUEIROZ, and X. ARNAN. 2018. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *J. Anim. Ecol.* 87: 1022–1033.
- DE CASTRO SOLAR, R. R., J. BARLOW, A. N. ANDERSEN, J. H. SCHOEREDER, E. BERENGUER, J. N. FERREIRA, and T. A. GARDNER. 2016. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biol. Conserv.* 197: 98–107.
- CHAZDON, R. 2012. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi Ciencias Nat.* 7: 195–218.
- CHAZDON, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. *Trop. For. community Ecol.* 384–409.
- CHRISTENSEN, K. L., A. P. GALLACHER, L. MARTIN, D. TONG, and M. A. ELGAR. 2010. Nutrient compensatory foraging in a free-living social insect. *Naturwissenschaften* 97: 941–944.
- COLWELL, R. K., and D. J. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567–576.
- COOK, S. C., M. D. EUBANKS, R. E. GOLD, and S. T. BEHMER. 2011. Seasonality directs contrasting food collection behavior and nutrient regulation strategies in ants. *PLoS One* 6: e25407.
- CUSHMAN, J. H., J. H. LAWTON, and B. F. J. MANLY. 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia* 95: 30–37.
- DAVIDSON, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 61: 153–181.
- DENT, D. H., and S. J. WRIGHT. 2009. The future of tropical species in secondary forests: a

- quantitative review. *Biol. Conserv.* 142: 2833–2843.
- DEVICTOR, V., R. JULLIARD, and F. JIGUET. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507–514.
- DUDLEY, R., M. KASPARI, and S. P. YANOVIK. 2012. Lust for salt in the western Amazon. *Biotropica* 44: 6–9.
- DUNN, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv. Biol.* 18: 302–309.
- FAO, F. A. A. O. O. T. U. N. 2010. Global forest resources assessment 2010. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. *In* Global forest resources assessment. Roma.
- GONZALEZ, A., and M. LOREAU. 2009. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 393–414.
- HANSEN, R. A. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* 81: 1120–1132.
- HOFFMANN, B. D. 2010. Using ants for rangeland monitoring: global patterns in the responses of ant communities to grazing. *Ecol. Indic.* 10: 105–111.
- HOUADRIA, M., A. SALAS-LOPEZ, J. ORIVEL, N. BLÜTHGEN, and F. MENZEL. 2015. Dietary and temporal niche differentiation in tropical ants—can they explain local ant coexistence? *Biotropica* 47: 208–217.
- JOERN, A., T. PROVIN, and S. T. BEHMER. 2012. Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. *Ecology* 93: 1002–1015.
- KASPARI, M., S. P. YANOVIK, and R. DUDLEY. 2008. On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105: 17848–17851.
- KASPARI, M., S. P. YANOVIK, R. DUDLEY, M. YUAN, and N. A. CLAY. 2009. Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106: 19405–19409.
- KAY, A. 2002. Applying optimal foraging theory to assess nutrient availability ratios for ants. *Ecology* 83: 1935–1944.
- KIRIKA, J. M., N. FARWIG, and K. BÖHNING-GAESE. 2008. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded Afrotropical tree. *Conserv. Biol.* 22: 318–328.
- KNEITEL, J. M. 2010. Successional changes in communities. *Nat. Educ. Knowl.* 3: 41.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row New York.

- LACH, L., C. PARR, and K. ABBOTT. 2010. *Ant ecology*. Oxford University Press.
- LASSAU, S. A., and D. F. HOCHULI. 2005. Wasp community responses to habitat complexity in Sydney sandstone forests. *Austral Ecol.* 30: 179–187.
- LEAL, I. R., B. K. C. FILGUEIRAS, J. P. GOMES, L. IANNUZZI, and A. N. ANDERSEN. 2012. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodivers. Conserv.* 21: 1687–1701.
- LEBRIJA-TREJOS, E., E. A. PÉREZ-GARCÍA, J. A. MEAVE, L. POORTER, and F. BONGERS. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 27: 477–489.
- LETCHER, S. G., and R. L. CHAZDON. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608–617.
- LOHBECK, M., L. POORTER, M. MARTÍNEZ-RAMOS, and F. BONGERS. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology* 96: 1242–1252.
- MARKIN, G. P. 1970. Food distribution within laboratory colonies of the argentine ant, *Tridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.* 17: 127–157.
- MCKINNEY, M. L., and J. L. LOCKWOOD. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14: 450–453.
- MELO, F. P. L., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, L. FAHRIG, M. MARTÍNEZ-RAMOS, and M. TABARELLI. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28: 462–468.
- NESS, J. H., W. F. MORRIS, and J. L. BRONSTEIN. 2009. For ant-protected plants, the best defense is a hungry offense. *Ecology* 90: 2823–2831.
- NEVES, F. S., R. F. BRAGA, M. M. DO ESPÍRITO-SANTO, J. H. C. DELABIE, G. W. FERNANDES, and G. A. SANCHEZ-AZOFEIFA. 2010. Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: effects of seasonality and successional stage. *Sociobiology* 56: 177–194.
- NEVES, F. S., K. S. QUEIROZ-DANTAS, W. D. DA ROCHA, and J. H. C. DELABIE. 2013. Ants of three adjacent habitats of a transition region between the cerrado and caatinga biomes: the effects of heterogeneity and variation in canopy cover. *Neotrop. Entomol.* 42: 258–268.
- NORDEN, N., R. L. CHAZDON, A. CHAO, Y. JIANG, and B. VÍLCHEZ-ALVARADO. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecol. Lett.* 12: 385–394.
- OLIVEIRA, F. M. P., J. D. RIBEIRO-NETO, A. N. ANDERSEN, and I. R. LEAL. 2017. Chronic

- anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant community structure: interactions with soil type in Brazilian Caatinga. *Environ. Conserv.* 44: 115–123.
- OLIVIER, R. S., R. ARANDA, M. N. GODOI, and G. GRACIOLLI. 2014. Effects of environmental heterogeneity on the composition of insect trophic guilds. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 12: 209–220.
- PETERS, M. K., A. MAYR, J. RÖDER, N. J. SANDERS, and I. STEFFAN-DEWENTER. 2014. Variation in nutrient use in ant assemblages along an extensive elevational gradient on Mt Kilimanjaro. *J. Biogeogr.* 41: 2245–2255.
- PETRY, W. K., K. I. PERRY, and K. A. MOONEY. 2012. Influence of macronutrient imbalance on native ant foraging and interspecific interactions in the field. *Ecol. Entomol.* 37: 175–183.
- PULSFORD, S. A., D. B. LINDENMAYER, and D. A. DRISCOLL. 2014. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biol. Rev.* 91: 148–167.
- READ, L., and D. LAWRENCE. 2003. Litter nutrient dynamics during succession in dry tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal effects. *Ecosystems* 6: 747–761.
- RESASCO, J., S. D. PORTER, N. J. SANDERS, and D. J. LEVEY. 2014. Assessing the effects of sodium on fire ant foraging in the field and colony growth in the laboratory. *Ecol. Entomol.* 39: 267–271.
- RIBAS, C. R., and J. H. SCHOEREDER. 2007. Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. *Biodivers. Conserv.* 16: 1511–1520.
- RIBAS, C. R., J. H. SCHOEREDER, M. PIC, and S. M. SOARES. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol.* 28: 305–314.
- RIBEIRO-NETO, J. D., X. ARNAN, M. TABARELLI, and I. R. LEAL. 2016. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodivers. Conserv.* 25: 943–956.
- RIBEIRO, E. M. S., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, B. A. SANTOS, M. TABARELLI, and I. R. LEAL. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Appl. Ecol.* 52: 611–620.
- RITO, K. F., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, R. T. QUEIROZ, I. R. LEAL, and M. TABARELLI. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Ecol.* 105: 828–838.
- ROCHA-ORTEGA, M., X. ARNAN, J. D. RIBEIRO-NETO, I. R. LEAL, M. E. FAVILA, and M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2017. Taxonomic and functional ant diversity along a secondary

- successional gradient in a tropical forest. *Biotropica* 50: 290–301.
- ROSUMEK, F. B., N. BLÜTHGEN, A. BRÜCKNER, F. MENZEL, G. GEBAUER, and M. HEETHOFF. 2018. Unveiling community patterns and trophic niches of tropical and temperate ants using an integrative framework of field data, stable isotopes and fatty acids. *PeerJ* 6: e5467.
- ROZZI, R., R. PRIMACK, P. FEINSINGER, R. DIRZO, and F. MASSARDO. 2001. ¿ Qué es la biología de la conservación. *Fundam. Conserv. biológica, Perspect. Latinoam.* 35–43.
- DA SILVA, J. M. C., I. R. LEAL, and M. TABARELLI. 2017. *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer.
- SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA. 2002. Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Subprojeto “Proposta para Criação do Parq. Nac. do Catimbau/PE.
- SOUZA, D. G., J. C. SFAIR, A. S. DE PAULA, M. F. BARROS, K. F. RITO, and M. TABARELLI. 2019. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *For. Ecol. Manage.* 435: 57–65.
- SPERBER, C. F., K. NAKAYAMA, M. J. VALVERDE, and F. DE SIQUEIRA NEVES. 2004. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic Appl. Ecol.* 5: 241–251.
- STALLARD, R. F., and J. M. EDMOND. 1981. Geochemistry of the Amazon: 1. Precipitation chemistry and the marine contribution to the dissolved load at the time of peak discharge. *J. Geophys. Res. Ocean.* 86: 9844–9858.
- TABARELLI, M., C. A. PERES, and F. P. L. MELO. 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155: 136–140.

TABELA 1, Idade de abandono, biomassa e precipitação média anual das parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente sucessional de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. Dados segundo Souza et al. (2019).

Parcela	Idade (anos)	Biomassa (ton.ha-1)	Precipitação anual
R1	8	5.41	869
R2	11	5.92	851
R3	14	9.84	786
R4	21	8.72	866
R5	27	14.06	900
R6	39	33.81	890
R7	41	38.55	940
R8	44	18.96	755
R9	49	16.44	897
R10	54	18.56	762
C1	150	63.61	940
C2	150	75.10	843
C3	150	48.68	903
C4	150	20.42	787
C5	150	36.08	762

TABELA 2, Detalhe dos nutrientes utilizados para atrair comunidades de formigas coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE.

Isca	Nutriente	Importância	Referências
Água	água	Compõe <i>ca.</i> 95% da massa corporal dos insetos. É essencial para o desenvolvimento e manutenção das funções vitais e para a manutenção da umidade do ninho	(ROBINSON, 1928; WIGGLESWORTH, 1953; MELLANBY; FRENCH, 1958)
Açúcar	carboidratos	São a principal fonte de energia das operárias adultas.	(MARKIN, 1970; HICKMAN; ROBERTS, 2001)
Sal	sódio	Componente importante para manter o equilíbrio osmótico, a atividade muscular e a função do sistema nervoso	(DENTON, 1982; DA SILVA; WILLIAMS, 2001; KASPARI; YANOVIK; DUDLEY, 2008)
Glutamina	aminoácidos	Necessários para o crescimento larval, desenvolvimento ovariano e produção de ovos	(BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010; NATION, 2015)
Mistura de açúcar e glutamina	imitação de <i>honey-dew</i> : mistura de carboidratos e aminoácidos	Fonte de água, carboidratos, e vários tipos de aminoácidos. Recurso importante para o crescimento de larvas.	(STRADLING, 1978; BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010)
Azeite	lipídeos	Necessários para o crescimento larval, desenvolvimento ovariano, produção de ovos e produção de reprodutoras femininas	(MORALES; HEITHAUS, 1998; FISCHER et al., 2008; BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010; BOIEIRO et al., 2012)

TABELA 4, Resultados resumidos de modelos lineares gerais da abundância e riqueza e espécies de formigas atraídas por diferentes iscas em relação a biomassa, precipitação e estação em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE.

Variável resposta	Variável explicativa	DF	χ^2	P
Riqueza	Biomassa	1	0.10	0.75
	Estação	1	0.40	0.53
	Precipitação	1	0.11	0.74
Abundância	Biomassa	1	0.26	0.61
	Estação	1	0.39	0.53
	Precipitação	1	0.77	0.38

TABELA 5, Resumo dos resultados de modelos lineares gerais do uso relativos dos diferentes nutrientes em relação a biomassa, estação, precipitação e a interação de biomassa com estação em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. Os resultados estatisticamente significativos ($P < 0,05$) são indicados em negrito.

Nutriente	Variável explicativa	DF	χ^2	P
Carboidratos	Biomassa	1	1.34	0.25
	Estação	1	0.09	0.76
	Precipitação	1	0.02	0.90
Água	Biomassa	1	0.45	0.50
	Estação	1	8.80	<0.01
	Precipitação	1	2.60	0.11
Aminoácidos	Biomassa	1	0.58	0.44
	Estação	1	6.78	<0.01
	Precipitação	1	2.39	0.12
Lipídeos	Biomassa	1	0.01	0.92
	Estação	1	3.27	0.07
	Precipitação	1	0.13	0.72
Imitação de Honey-dew	Biomassa	1	2.24	0.13
	Estação	1	0.02	0.88
	Precipitação	1	0.11	0.74
Sal	Biomassa	1	0.35	0.55
	Estação	1	3.28	0.05
	Precipitação	1	0.00	0.97
	Biomassa: estação	1	3.88	0.05

Legenda das figuras

FIGURA 1. Resultados da Análise de Correspondência Canônica para verificar o efeito da biomassa, precipitação e estação sobre a composição das espécies de formigas coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau – PE. O tamanho do círculo indica a biomassa da parcela. Os círculos cinzas pertencem à estação chuvosa, os círculos brancos à estação seca.

FIGURA 2. Largura do nicho de comunidades de formiga coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau – PE. Linhas e pontos verdes correspondem à estação chuvosa, linhas e pontos vermelhos correspondem à seca.

FIGURA 3. Uso relativo dos nutrientes baseados em seis tipos de iscas oferecidas a comunidades de formiga coletadas em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau – PE. Linhas e pontos verdes correspondem à estação chuvosa, linhas e pontos vermelhos correspondem à seca.

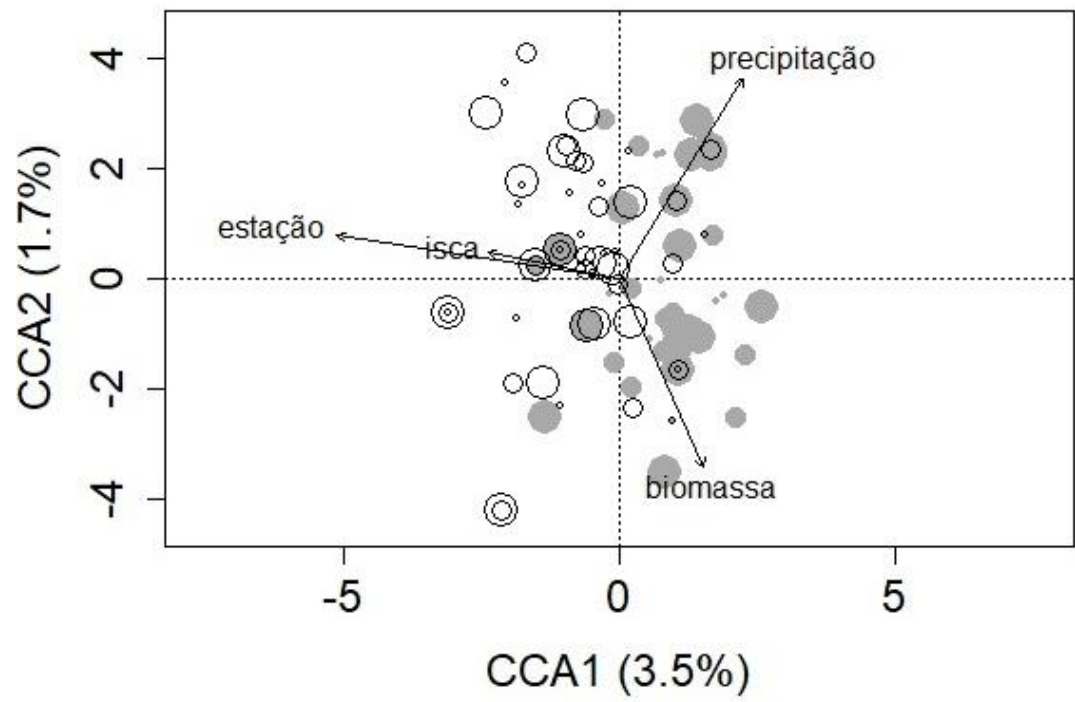


Figura 1

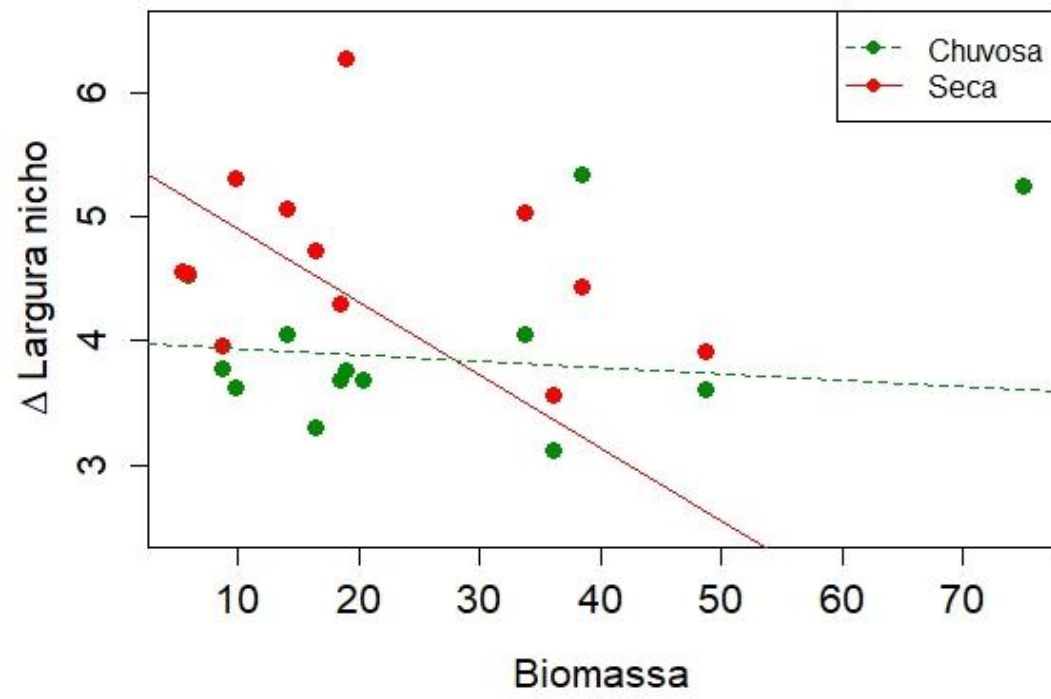


Figura 2

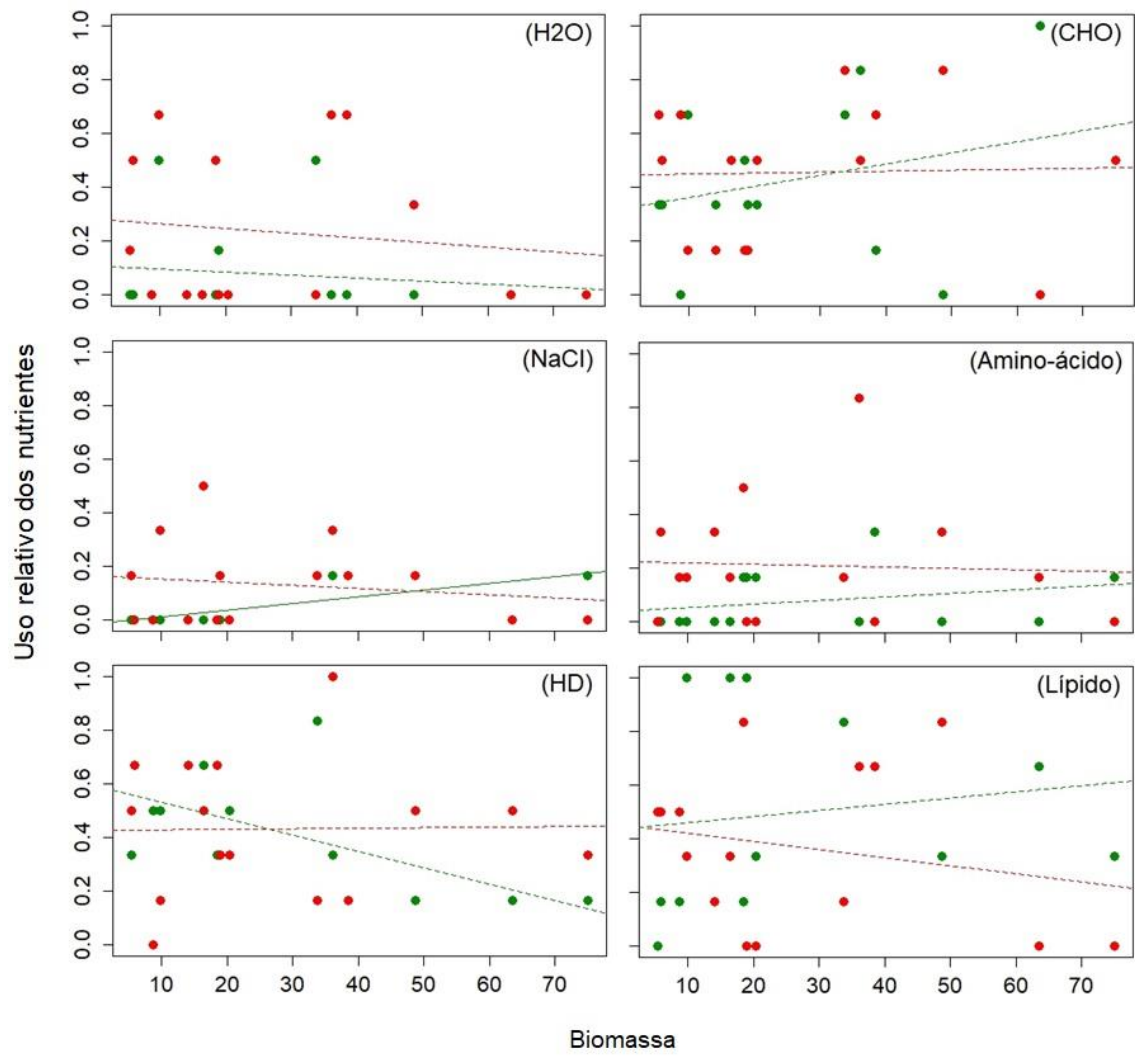


Figura 3

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados deste trabalho demonstraram que o avanço da sucessão na Caatinga, a maior mancha de Florestas Tropicais Sazonalmente Seca, influencia a estrutura de comunidades de formigas epigéicas e seus hábitos alimentares. Observamos que, embora não exista mudança na riqueza de espécies e na abundância, a composição de espécies das comunidades varia com o avanço da sucessão, com espécies de hábitos alimentares mais especializados ocorrendo nos estágios finais de sucessão. Também demonstramos que o consumo de alguns nutrientes por parte das comunidades de formigas é influenciado pela estação e pelo gradiente sucessional. Nosso trabalho aporta dados importantes sobre como as comunidades animais se reorganizam em uma sucessão secundária no semiárido brasileiro, e também aporta mais conhecimento sobre a ecologia nutricional de formigas com dados obtidos em campo e não em laboratório.

REFERÊNCIAS

AGOSTI, D.; ALONSO, L. E. El protocolo All: un estándar para la colección de hormigas del suelo. In: FERNÁNDEZ, F. (Ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. [s.l.] Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt Bogotá, Colombia, 2003. p. 415–418.

ANDERSEN, A. N. Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. **Australian Journal of Ecology**, v. 16, n. 3, p. 273–279, 1991.

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. 291–298, 2004.

ANDERSON, C.; MCSHEA, D. W. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biological reviews**, v. 76, n. 2, p. 211–237, 2001.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.

BACCARO, F. B. et al. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. [s.l.: s.n.]

BARROS, M. F. **Regeneração natural da Caatinga: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética das assembleias de plantas**. 2018. Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Brasil, 2018.

BAZZAZ, F. A. The physiological ecology of plant succession. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 10, n. 1, p. 351–371, 1979.

BEARHOP, S. et al. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. **Journal of animal ecology**, v. 73, n. 5, p. 1007–1012, 2004.

BEATTIE, A. J. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms**. [s.l.] Cambridge University Press, 1985.

BEER, C. et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science**, p. 1184984, 2010.

BIHN, J. H.; VERHAAGH, M.; BRANDL, R. Ecological stoichiometry along a gradient of forest succession: bait preferences of litter ants. **Biotropica**, v. 40, n. 5, p. 597–599, 2008.

BLÜTHGEN, N.; FELDHAAR, H. Food and shelter: how resources influence ant ecology. In: **Ant ecology**. [s.l.] Oxford University Press Oxford, UK, 2010. p. 115–136.

BLÜTHGEN, N.; FIEDLER, K. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, n. 1, p. 155–166, 2004.

BOIEIRO, M. et al. Spatial variation in the fatty acid composition of elaiosomes in an ant-dispersed plant: differences within and between individuals and populations. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 7, p. 497–502, 2012.

BOLTON, B. Synopsis and Classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, 2003.

BOLTON, B. **An Online Catalog of the Ants of the World**. Disponível em: <<http://antcat.org/>>. Acesso em: 31 jan. 2019.

BRAIS, S. et al. Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. **Forest Ecology and Management**, v. 76, n. 1–3, p. 181–189, 1995.

BROWN, V. K. Secondary succession: insect-plant relationships. **Bioscience**, v. 34, n. 11, p. 710–716, 1984.

BUCKLEY, R. C. Ant-plant interactions: a world review. In: **Ant-plant interactions in Australia**. [s.l.] Springer, 1982. p. 111–141.

CALLAWAY, R. M. Facilitation and the organization of plant communities. **The Princeton guide to ecology**. Princeton University Press, Princeton, p. 282–288, 2009.

CÂMARA, T. et al. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 4, p. 1022–1033, 2018.

CHAVE, J. Competition, neutrality, and community organization. **The Princeton guide to ecology**. Princeton University Press, Princeton, p. 264–273, 2009.

CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciencias Naturais**, v. 7, p. 195–218, 2012.

CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, evolution and systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 51–71, 2003.

CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 273–289, 2007.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. **Tropical forest community ecology**, p. 384–409, 2008.

CHRISTENSEN, K. L. et al. Nutrient compensatory foraging in a free-living social insect. **Naturwissenschaften**, v. 97, n. 10, p. 941–944, 2010.

CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. [s.l.] Carnegie Institution of Washington, 1916.

COLWELL, R. K.; FUTUYMA, D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, v. 52, n. 4, p. 567–576, 1971.

CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1119–1144, 1977.

COOK, S. C. et al. Seasonality directs contrasting food collection behavior and nutrient regulation strategies in ants. **PLoS One**, v. 6, n. 9, p. e25407, 2011.

CUSHMAN, J. H.; LAWTON, J. H.; MANLY, B. F. J. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. **Oecologia**, v. 95, n. 1, p. 30–37, 1993.

DA SILVA, J. J. R. F.; WILLIAMS, R. J. P. **The biological chemistry of the elements: the inorganic chemistry of life**. [s.l.] Oxford University Press, 2001.

DA SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. [s.l.] Springer, 2017.

DAVIDSON, D. W. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 61, n. 2, p. 153–181, 1997.

DE BELLO, F. et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2873–2893, 2010.

DE CASTRO SOLAR, R. R. et al. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. **Biological Conservation**, v. 197, p. 98–107, 2016.

DE FIGUEIRÔA, J. M. et al. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 229, n. 1–3, p. 294–303, 2006.

DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, n. 4, p. 501–516, 2001.

DENT, D. H.; WRIGHT, S. J. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. **Biological conservation**, v. 142, n. 12, p. 2833–2843, 2009.

DENTON, D. A. **Hunger for salt**. [s.l.] Springer-Verlag, 1982.

DERROIRE, G. et al. Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. **Oikos**, v. 125, n. 10, p. 1386–1397, 2016.

DEVICTOR, V.; JULLIARD, R.; JIGUET, F. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. **Oikos**, v. 117, n. 4, p. 507–514, 2008.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; DE MARCO JR, P.; HAWKINS, B. A. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. **Insect Conservation and Diversity**, v. 3, n. 3, p. 172–179, 2010.

DORNHAUS, A. et al. Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax albipennis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 43–51, 2008.

DORNHAUS, A.; POWELL, S. Foraging and defence strategies. In: **Ant ecology**. [s.l.] Oxford University Press Oxford, United Kingdom, 2010. p. 210–230.

DUDLEY, R.; KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Lust for salt in the western Amazon. **Biotropica**, v. 44, n. 1, p. 6–9, 2012.

DUNN, R. R. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. **Conservation Biology**, v. 18, n. 2, p. 302–309, 2004.

DUNN, R. R.; PARKER, C. R.; SANDERS, N. J. Temporal patterns of diversity: assessing the biotic and abiotic controls on ant assemblages. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 91, n. 2, p. 191–201, 2007.

DUSSUTOIR, A.; SIMPSON, S. J. Description of a simple synthetic diet for studying nutritional responses in ants. **Insectes Sociaux**, v. 55, n. 3, p. 329–333, 2008.

EGLER, F. E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. **Vegetatio**, v. 4, n. 6, p. 412–417, 1954.

FAO, F. A. A. O. O. T. U. N. Global forest resources assessment 2010. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. In: Global forest resources assessment, Roma. **Anais...** Roma: 2010.

FERNÁNDEZ, F. **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. [s.l.] Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt Bogotá, Colombia, 2003.

FISCHER, R. C. et al. Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. **Oecologia**, v. 155, n. 3, p. 539–547, 2008.

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

FOX, B. J. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. **Ecology**, v. 63, n. 5, p. 1332–1341, 1982.

FRANKLIN, J. F. et al. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. **Forest Ecology and Management**, v. 155, n. 1–3, p. 399–423, 2002.

GONZALEZ, A.; LOREAU, M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 40, p. 393–414, 2009.

HANSEN, R. A. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. **Ecology**, v. 81, n. 4, p. 1120–1132, 2000.

HANZAWA, F. M.; BEATTIE, A. J.; CULVER, D. C. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. **The American Naturalist**, v. 131, n. 1, p. 1–13, 1988.

HASEGAWA, E. Caste specialization in food storage in the dimorphic ant *Colobopsis nipponicus* (Wheeler). **Insectes Sociaux**, v. 40, n. 3, p. 261–271, 1993.

HENNENBERG, K. J. et al. Detection of seasonal variability in microclimatic borders and ecotones between forest and savanna. **Basic and Applied Ecology**, v. 9, n. 3, p. 275–285, 2008.

HERRERA-MONTES, A.; BROKAW, N. Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. **Biological Conservation**, v. 143, n. 6, p. 1414–1422, 2010.

HICKMAN, C. P.; ROBERTS, L. S. **Integrated principles of zoology**. [s.l.: s.n.]

HOFFMANN, B. D. Using ants for rangeland monitoring: global patterns in the responses of ant communities to grazing. **Ecological Indicators**, v. 10, n. 2, p. 105–111, 2010.

HÖLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. [s.l.] Harvard University Press, 1990.

HÖLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **Journey to the ants: a story of scientific exploration**. [s.l.] Harvard University Press, 1994.

HOUADRIA, M. et al. Dietary and temporal niche differentiation in tropical ants—can they explain local ant coexistence? **Biotropica**, v. 47, n. 2, p. 208–217, 2015.

JOERN, A.; PROVIN, T.; BEHMER, S. T. Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. **Ecology**, v. 93, n. 5, p. 1002–1015, 2012.

JUDD, T. M. Relationship between food stores and foraging behavior of Pheidole ceres (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 99, n. 2, p. 398–406, 2006.

KAMMESHEIDT, L. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, n. 2, p. 143–157, 1999.

KARTHIK, T.; VEERASWAMI, G. G.; SAMAL, P. K. Forest recovery following shifting cultivation: an overview of existing research. **Tropical Conservation Science**, v. 2, n. 4, p. 374–387, 2009.

KASPARI, M. et al. Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 46, p. 19405–19409, 2009.

KASPARI, M.; YANOVIK, S. P.; DUDLEY, R. On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 46, p. 17848–17851, 2008.

KAY, A. Applying optimal foraging theory to assess nutrient availability ratios for ants. **Ecology**, v. 83, n. 7, p. 1935–1944, 2002.

KAYES, L. J.; ANDERSON, P. D.; PUETTMANN, K. J. Vegetation succession among and within structural layers following wildfire in managed forests. **Journal of vegetation science**, v. 21, n. 2, p. 233–247, 2010.

KIRIKA, J. M.; FARWIG, N.; BÖHNING-GAESE, K. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded Afrotropical tree. **Conservation Biology**, v. 22, n. 2, p. 318–328, 2008.

KNEITEL, J. M. Successional changes in communities. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 41, 2010.

KREBS, C. J. **Ecological methodology**. [s.l.] Harper & Row New York, 1989. .

KREMEN, C. et al. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. **Conservation biology**, v. 7, n. 4, p. 796–808, 1993.

LACH, L.; PARR, C.; ABBOTT, K. **Ant ecology**. [s.l.] Oxford University Press, 2010.

LANAN, M. Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological news/Osterreichische Gesellschaft fur Entomofaunistik**, v. 20, p. 53, 2014.

LASSAU, S. A. et al. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do

functional groups respond consistently? **Diversity and Distributions**, v. 11, n. 1, p. 73–82, 2005.

LASSAU, S. A.; HOCHULI, D. F. Wasp community responses to habitat complexity in Sydney sandstone forests. **Austral Ecology**, v. 30, n. 2, p. 179–187, 2005.

LAWTON, J. H. Are there assembly rule for successional communities? In: Symposium of the British Ecological Society, **Anais...**1987.

LEAL, I. R. et al. Biodiversity surrogacy: indicator taxa as predictors of total species richness in Brazilian Atlantic forest and Caatinga. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 12, p. 3347–3360, 2010.

LEAL, I. R. et al. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 7, p. 1687–1701, 2012.

LEAL, I. R. et al. Ants of the Caatinga: Diversity, Biogeography, and Functional Responses to Anthropogenic Disturbance and Climate Change. In: **Caatinga**. [s.l.] Springer, 2017. p. 65–95.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, n. 6, p. 373–383, 1995.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 12, n. 4, p. 267–275, 2010.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 5, p. 477–489, 2011.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. **Biotropica**, v. 40, n. 4, p. 422–431, 2008.

LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 608–617, 2009.

LISCI, M.; BIANCHINI, M.; PACINI, E. Structure and function of the elaiosome in some angiosperm species. **Flora**, v. 191, n. 2, p. 131–141, 1996.

LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211–1216, 2013.

LOHBECK, M. et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. **Ecology**, v. 96, n. 5, p. 1242–1252, 2015.

- LOHBECK, M. W. M. **Functional ecology of tropical forest recovery**. [s.l.] Wageningen University, 2014.
- MACKAY, W. P.; MACKAY, E. E. Why do harvester ants store seeds in their nests?. **Sociobiology**, v. 9, n. 1, p. 31–47, 1984.
- MARKIN, G. P. Food distribution within laboratory colonies of the argentine ant, *Tridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, v. 17, n. 2, p. 127–157, 1970.
- MCKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in ecology & evolution**, v. 14, n. 11, p. 450–453, 1999.
- MELLANBY, K.; FRENCH, R. A. The importance of drinking water to larval insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 1, n. 2, p. 116–124, 1958.
- MELO, F. P. L. et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 8, p. 462–468, 2013.
- MEYER, S. T. et al. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. **Ecological Entomology**, v. 36, n. 1, p. 14–24, 2011.
- MONAMY, V.; FOX, B. J. Small mammal succession is determined by vegetation density rather than time elapsed since disturbance. **Austral Ecology**, v. 25, n. 6, p. 580–587, 2000.
- MORA, F. et al. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. **Biotropica**, v. 47, n. 1, p. 38–48, 2014.
- MORALES, M. A.; HEITHAUS, E. R. Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. **Ecology**, v. 79, n. 2, p. 734–739, 1998.
- NATION, J. L. **Insect physiology and biochemistry**. [s.l.] CRC press, 2015.
- NESS, J. H.; MORRIS, W. F.; BRONSTEIN, J. L. For ant-protected plants, the best defense is a hungry offense. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2823–2831, 2009.
- NEVES, F. S. et al. Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: effects of seasonality and successional stage. **Sociobiology**, v. 56, n. 1, p. 177–194, 2010.
- NEVES, F. S. et al. Ants of three adjacent habitats of a transition region between the cerrado and caatinga biomes: the effects of heterogeneity and variation in canopy cover. **Neotropical entomology**, v. 42, n. 3, p. 258–268, 2013.
- NORDEN, N. et al. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. **Ecology Letters**, v. 12, n. 5, p. 385–394, 2009.
- OLIVEIRA, F. M. P. et al. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of

ant community structure: interactions with soil type in Brazilian Caatinga. **Environmental Conservation**, v. 44, n. 2, p. 115–123, 2017.

OLIVIER, R. S. et al. Effects of environmental heterogeneity on the composition of insect trophic guilds. **Applied Ecology and Environmental Research**, v. 12, n. 1, p. 209–220, 2014.

PEETERS, C.; MOLET, M. Colonial reproduction and life histories. In: **Ant ecology**. [s.l.] Oxford University Press Oxford, UK, 2010. p. 159–176.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 437–457, 2009.

PETERS, M. K. et al. Variation in nutrient use in ant assemblages along an extensive elevational gradient on Mt Kilimanjaro. **Journal of biogeography**, v. 41, n. 12, p. 2245–2255, 2014.

PETRY, W. K.; PERRY, K. I.; MOONEY, K. A. Influence of macronutrient imbalance on native ant foraging and interspecific interactions in the field. **Ecological Entomology**, v. 37, n. 3, p. 175–183, 2012.

POORTER, L. et al. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 11, p. 1314–1328, 2015.

PULSFORD, S. A.; LINDENMAYER, D. B.; DRISCOLL, D. A. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. **Biological Reviews**, v. 91, n. 1, p. 148–167, 2014.

QUESADA, M. et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 1014–1024, 2009.

RAMAN, T. R. S.; RAWAT, G. S.; JOHNSINGH, A. J. T. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, n. 2, p. 214–231, 1998.

READ, L.; LAWRENCE, D. Litter nutrient dynamics during succession in dry tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal effects. **Ecosystems**, v. 6, n. 8, p. 747–761, 2003.

RESASCO, J. et al. Assessing the effects of sodium on fire ant foraging in the field and colony growth in the laboratory. **Ecological entomology**, v. 39, n. 2, p. 267–271, 2014.

RIBAS, C. R. et al. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. **Austral Ecology**, v. 28, n. 3, p. 305–314,

2003.

RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H. Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 5, p. 1511–1520, 2007.

RIBEIRO-NETO, J. D. et al. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. **Biodiversity and conservation**, v. 25, n. 5, p. 943–956, 2016.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of applied Ecology**, v. 52, n. 3, p. 611–620, 2015.

RIOS-LÓPEZ, N.; MITCHELL AIDE, T. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. **Herpetologica**, v. 63, n. 1, p. 35–50, 2007.

RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017.

ROBINSON, W. Water conservation in insects. **Journal of Economic Entomology**, v. 21, n. 6, p. 897–902, 1928.

ROBSON, S. K.; TRANIELLO, J. F. Transient division of labor and behavioral specialization in the ant *Formica schaufussi*. **Naturwissenschaften**, v. 89, n. 3, p. 128–131, 2002.

ROCHA-ORTEGA, M. et al. Taxonomic and functional ant diversity along a secondary successional gradient in a tropical forest. **Biotropica**, v. 50, n. 2, p. 290–301, 2017.

ROSUMEK, F. B. et al. Unveiling community patterns and trophic niches of tropical and temperate ants using an integrative framework of field data, stable isotopes and fatty acids. **PeerJ**, v. 6, p. e5467, 2018.

ROZZI, R. et al. ¿ Qué es la biología de la conservación. **Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas**, p. 35–43, 2001.

SANCHEZ-AZOFEIFA, A. et al. **Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management**. [s.l.] CRC Press, 2013.

SHELFORD, V. E. Preliminary note on the distribution of the tiger beetles (*Cicindela*) and its relation to plant succession. **The Biological Bulletin**, v. 14, n. 1, p. 9–14, 1907.

SHELFORD, V. E. ECOLOGICAL SUCCESSION: 1. STREAM FISHES AND THE METHOD OF PHYSIOGRAPHIC ANALYSIS. **The Biological Bulletin**, v. 21, n. 1, p. 9–35, 1911.

SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in

developing countries. **Environmental conservation**, v. 25, n. 1, p. 1–2, 1998.

SMITH, C. R. Energy use and allocation in the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: are stored seeds a buffer? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n. 9, p. 1479–1487, 2007.

SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA. Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. **Subprojeto “Proposta para Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE**, 2002.

SORENSEN, T. C.; FEDIGAN, L. M. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. **Biological Conservation**, v. 92, n. 2, p. 227–240, 2000.

SOUZA, D. G. et al. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 435, p. 57–65, 2019.

SPERBER, C. F. et al. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, n. 3, p. 241–251, 2004.

STALLARD, R. F.; EDMOND, J. M. Geochemistry of the Amazon: 1. Precipitation chemistry and the marine contribution to the dissolved load at the time of peak discharge. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 86, n. C10, p. 9844–9858, 1981.

STRADLING, D. J. Food and feeding habits of ants. **International Biological Programme**, 1978.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328–2340, 2010.

TABARELLI, M.; PERES, C. A.; MELO, F. P. L. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, v. 155, p. 136–140, 2012.

TSCHINKEL, W. R. Colony growth and the ontogeny of worker polymorphism in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 22, n. 2, p. 103–115, 1988.

VAN DER PIJL, L. Principles of dispersal. **Berlin: Springer**, v. 10, p. 973–978, 1982.

WALKER, L. R. et al. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 725–736, 2010.

WHEELER, D. E. Nourishment in ants: patterns in individuals and societies. In: **Nourishment and evolution in insect societies**. [s.l.] Boulder, CO, USA: Westview Press,

1994. p. 245–278.

WIGGLESWORTH, V. B. **Principles of insect physiology**. [s.l.] Great Britain, 1953.

WILSON, E. O. **Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus**.
[s.l.] Harvard University Press, 2003. v. 1

ANEXO A – NORMAS DE SUBMISSÃO DO JORNAL BIOTROPICA

Biotropica Manuscript Template

General Instructions on using this template: Using this template and following the guidelines below will help you in assembling your manuscript to meet *Biotropica*'s format and will help us in processing your paper.

When you are ready to submit, please delete the text on this introductory page.

Submit the entire manuscript, including figures and tables, as a single Microsoft Word document (*.doc or *.docx), or equivalent for Linux. **Do NOT submit papers as pdf files.**

You can submit your paper via: <http://mc.manuscriptcentral.com/bitropica>. Contact the *Biotropica* Office at office@biotropica.org if you have any questions or need assistance.

MANUSCRIPT FORMAT

1. Use 8.5" x 11" page size (letter size) with a 1" margin on all sides. Align left and do not justify the right margin. Number all pages starting with the title page and include continuous line numbers.
2. Double space throughout the manuscript, including tables, figures and title legends, abstract, and literature cited
3. Use Times New Roman 12-point font throughout except in figures, for which Arial is preferred.
4. Use the abbreviations provided in Section D (below) throughout the text.
5. Assemble manuscripts in this order:
 - a. Title page
 - b. Abstract (s)
 - c. Key words
 - d. Text
 - e. Acknowledgments
 - f. Data availability statement
 - g. Literature cited
 - h. Tables
 - i. Figure legends
 - j. Figures
 - k. Supplementary Information

A. TITLE PAGE

Running Heads: Include two Running Heads two lines below the top of the page. The left running head (LRH) lists the authors and the right running head (RRH) provides a short, descriptive title. The format is as follows:

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh

(may not exceed 50 characters, three or more authors use Yaz *et al.*)

RRH: Seed Dispersal by Primates

(use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

Title: No more than 12 words (usually), flush left, near the middle of the page. Use Bold Type.

Where species names are given in the title, it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name:

‘Invasion of African savanna woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*’,
OR ‘Invasion of African savanna woodlands by *Medusagyne oppositifolia*
 (Medusagynaceae)’

Titles that include a **geographic locality** should make sure that this is clear to the general reader:

‘Effect of habitat fragmentation on pollination networks on Flores, Indonesia’, **NOT**
 ‘Effect of habitat fragmentation and pollination networks on Flores’.

Authors: Below title, include the author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. Although geographical place names should use the English spelling in the text (e.g., Zurich, Florence, Brazil), authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (e.g., Zürich, Firenze, Brasil).

Submission and Acceptance Dates: At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted _____. (*Biotropica* will fill in the dates.)

B. ABSTRACT PAGE (Page 1)

1. **Abstracts:** Abstracts have maximum of 250 words for papers and reviews and 50 words for Insights. There is no abstract for Commentary papers.
2. The Abstract should include brief statements about the intent or purpose, materials and methods, results, and significance of findings. Do not use abbreviations in the abstract.
3. ***Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted.*** The second abstract will be published in the online versions of the article. This second abstract should follow the first abstract.

C. KEY WORDS

1. **Key words:** Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be in English (with the exception of taxonomic information) and listed alphabetically.
2. Include the location of the study as a key word if it is not already mentioned in the title (see example below). Key words should *not* repeat words used in the title. Avoid words that are too broad or too specific. (e.g., *Key words:* Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest).

D. TEXT

1. Headings:
 - a. There is no subject heading for the Introduction. Instead, the first line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.
 - b. Main headings are **METHODS, RESULTS, and DISCUSSION** in bold and capital letters and flush left.
 - c. Indent all but the first paragraph of each section.
 - d. Leave one blank line between main heading and text
 - e. Second level headings should be in SMALL CAPS and flush left. The sentence following the second-level heading should begin with an em-dash and the first word should be capitalized. (e.g., INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).
 - f. Use no more than second level headings.
 - g. Insights submissions do not use any subject headings.
2. When using previously published data in analyses please cite both the data archive(s) and the original manuscript(s) for which they were collected in the text: “We used previously archived data (Bruna et al 2011a,b) in our simulations.”, where a is the data archive and b is the publication. Be sure both citations are included in the literature cited (see below for an example):
3. Do not use footnotes in the main text.
4. Refer to figures as ‘Fig. 1’, and tables as ‘Table 1’. Reference to online Supporting Information

is referred to as as ‘Fig. S1’ or ‘Table S1’.

Units, Abbreviations, and style

1. Abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m²
2. For units avoid the use of negative numbers as superscripts, e.g., use /m² rather than m⁻².
3. Write out other abbreviations the first time they are used in the text and abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."
4. Numbers: Write out one to ten unless a measurement or in combination with other numbers: four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, 7 m, ± SE, 5 bees and 12 wasps).
5. Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits: 1000 vs. 10,000
6. Decimals: 0.13 (leading zero and points, never commas)
7. Temperature: 21°C (no space after the degree symbol)
8. Use dashes to indicate a set location of a given size (*e.g.*, 1-ha plot).
9. Spell out ‘percent’ except when used in parentheses and for confidence intervals (*e.g.*, “there was a 5 percent increase...”, “plants were grown at high light levels (20%)...”, 95% CI.)
10. Statistical abbreviations:
 - a. Use italics for *P*, *N*, *t*, *F*, *R*², *r*, *G*, *U*, *N*, χ^2 (italics, superscripts non-italics)
 - b. Use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns
11. Dates: 10 December 1997
12. Times: 0930 h, 2130 h
13. Latitude and Longitude: 10°34'21" N, 14°26'12" W
14. Above sea level: asl
15. Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.
16. Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).
17. Lists in the text should follow the style: ... : (1)... ; (2)...; and (3)...: “The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set.”

E. ACKNOWLEDGMENTS

F. DATA AVAILABILITY STATEMENT

1. A Data Availability Statement follows the Acknowledgements and must have the following format.

Data Availability: The data used in this study are archived at the Dryad Digital Repository (<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.h6t7g>) and Genbank (accession numbers FJ644654.1-FJ644660.1).

Authors waiting for article acceptance to archive data can insert the DOI or Accession Numbers when submitting the final accepted version. However, the article will not be sent to press for publication until the data availability statement is complete.

G. LITERATURE CITED (continue page numbering)

1. We strongly recommend using reference management software such as Zotero or Endnote to simplify building the literature cited and to minimize mistakes.
2. No citation of manuscripts as 'in prep.' or 'submitted' are acceptable – only cite articles published, 'in press', or that have been deposited in pre-print archives (include DOI). Articles or book chapters cited as 'In press' must be accepted for publication; please include the journal or publisher.
3. Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.
4. Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.
5. List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.
6. Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.
7. Authors Names should be in SMALL CAPS and every reference should spell out author names.
8. Use journal name abbreviations, which can be looked up here: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nlmcatalog/journals>. If in doubt use the full journal name.
9. Double-space all citations with a hanging indent of 0.5 inch.
10. Leave a space between the volume number and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12
11. Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. *In* G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–

36. Springer Verlag, New York, New York.

12. For theses and dissertations use: 'PhD Dissertation' and 'MSc Dissertation'.

13. When using data archives in the paper, cite both the data archive and the original manuscript using the following format:

BRUNA E. M., IZZO T. J., INOUE B. D., URIARTE M., VASCONCELOS H. L. 2011a. Data from: Asymmetric dispersal and colonization success of Amazonian plant-ants queens. Dryad Digital Repository. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.h6t7g>

BRUNA E. M., IZZO T. J., INOUE B. D., URIARTE M., VASCONCELOS H. L. 2011b. Asymmetric dispersal and colonization success of Amazonian plant-ants queens. *PLoS ONE* 6: e22937.

H. TABLES (Continue page numbering)

1. Each table must start on a separate page
2. Number tables with Arabic numerals followed by a period. Capitalize 'TABLE' (e.g., TABLE 1, TABLE 2, etc.).
3. Indicate footnotes by lowercase superscript letters
4. Do not use vertical lines in tables.

I. FIGURE LEGENDS (Continue page numbering)

1. Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
2. Do not include symbols (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.
3. Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc., and please ensure the panels of each plot include these labels and are referred to in the legend (e.g., FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability', making sure to include the labels in the relevant plot.)

J. FIGURES

1. Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork. We urge authors to make use of online Supporting Information, particularly for tables and figures that do not have central importance to the manuscript. If the editorial office decides to move tables or figures to SI, a delay in publication of the paper will necessarily result. **We therefore advise authors to identify material for SI on submission of the manuscript.**

2. Maps of field sites are generally included in the Supplementary Information unless they also present the results of analyses.
3. ATBC members can publish graphs and other figures of results in color at no additional charge. Please make sure these figures are accessible using the suggestions at: <http://biotropica.org/make-figures-better/>
4. All figures and photographs are referred to as 'Figures' in the text.
5. If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as *.pdf, *.tif or *.eps files is permissible.
6. Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
 - a. Line artwork (vector graphics) as *.eps, with a resolution of > 300 dpi at final print size
 - b. Bitmap files (halftones or photographs) as *.tif or *.eps, with a resolution of >300 dpi at final size
7. Final figures will be reduced. To ensure all text will be legible when reduced to the appropriate size use large legends and font sizes. We recommend using Arial for labels within figures without bolding text.
8. Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
9. Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (*e.g.*, A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.

K. SUPPORTING INFORMATION

1. SI accompanies the online version of a manuscript and will be fully accessible to everyone with electronic access to *Biotropica*.
2. We ask authors to place maps of field sites and figures and tables that do not have central relevance to the manuscript as online Supporting Information (SI). The SI can also be used for species lists, detailed technical methods, photographs, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). All such material must be cited in the text of the printed manuscript.
3. The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to SI from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case. If authors disagree with the Editor's decision, they could ask for such tables and figures to be included in the printed article on the condition that the authors cover the article processing charges resulting from the added length (currently \$100 per article).