



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

DANIEL SIQUEIRA DE VASCONCELOS

**CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA**

RECIFE

2023

DANIEL SIQUEIRA DE VASCONCELOS

**CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós
Graduação em Biologia Animal da
Universidade Federal de Pernambuco como
requisito para obtenção do título de Mestre
em Biologia Animal. **Área de concentração:**
Biologia Animal

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Inara Roberta Leal
Coorientador: Prof^º Dr Xavier Arnan Viadiu

RECIFE

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Vasconcelos, Daniel Siqueira de

Caracterização da diversidade filogenética e funcional de formigas ao longo de um gradiente sucessional de Caatinga/ Daniel Siqueira de Vasconcelos – 2023.

57 f. : il., fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal.

Coorientador: Xavier Arnan Viadiu

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Recife, 2023.

Inclui referências.

1. Formigas 2. Filogenia 3. Caatinga I. Leal, Inara Roberta (orient.)
II. Viadiu, Xavier Arnan III. Título

595.796

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2023 -46

DANIEL SIQUEIRA DE VASCONCELOS

**CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico Campus Recife, como requisito para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Animal

Aprovado em: 31/01/2023.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. Inara Roberta Leal (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Prof. Dr^a. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Prof. Dr. Felipe Fernando da Silva Siqueira (Examinador Externo)
Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará - UNIFESSPA

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por ter me dado tantas bênçãos e condições para ter chegado até aqui. Sou eternamente grato à minha família, em especial, minha mãe Solange Siqueira e minha namorada Priscila Rodrigues, por todo apoio em minha trajetória. Por serem grandes exemplos; por estarem sempre de braços abertos para me acolher nos momentos difíceis e para me parabenizarem nos momentos de vitória; por estarem ao meu lado passando por cada fase difícil, sendo sobre trabalho, ou mesmo sobre saúde física e mental, que foram tão atribuladas nos últimos anos. Graças a Deus conseguimos chegar aqui de cabeça erguida.

Meus sinceros agradecimentos à minha orientadora Dr^o Inara Roberta Leal por todo apoio, acolhimento e paciência nestes anos. Por ter se preocupado e sido atenciosa com o andamento de minha pesquisa. Além de ser uma luz nas vezes que eu fiquei com dúvidas e empacado em alguma discussão teórica. Sou grato ao meu Coorientador Xavier Arnan por sentar comigo e me explicar as partes da metodologia que eu tive dúvidas, nem que fosse necessário desenhar no caderno para que eu entender como cada etapa funcionaria.

Obrigado à toda equipe do LIPA que me ajudou, assistindo às minhas apresentações cheias de nervosismo nos seminários do laboratório, me contagiando com seu entusiasmo e me lembrando toda vez o quanto eu amo estar aqui, no caminho de me tornar um pesquisador melhor. Sem estas pessoas, eu não teria como sair de nenhuma das vezes que empaquei em algum script do R ou não conseguia entender qual análise estatística fazer.

Agradeço aos professores e coordenadores do PPGBA, que estiveram dedicados em fazer as aulas funcionarem em meio a anos tão difíceis de adaptação tecnológica ao ensino remoto e ao gerenciamento de pesquisas e avaliações. Muito valiosos foram os debates e reflexões que contribuíram para desenvolver meu pensamento crítico e possibilitaram minha caminhada para a formação neste programa de pós-graduação.

E agradeço aos membros da banca examinadora, pelo interesse e por se disponibilizarem para ler e avaliar minha dissertação.

“When things get difficult remember who you
are./'Who am I?' asked the boy/'You are loved'
said the horse”

Charlie Mackesy

RESUMO

As florestas de todo o globo estão sendo transformadas em áreas de agricultura e pastagem e após alguns anos são abandonadas e se encontram em processo de regeneração. Porém, pouco se sabe sobre como as comunidades biológicas são reorganizadas ao longo da regeneração, principalmente em florestas secas, onde os estudos deste tema ainda são mais escassos. Adicionalmente, os poucos estudos sobre este tema avaliam como a riqueza, abundância e composição de espécies se recuperam ao longo da regeneração. Aqui avaliamos como a diversidade funcional e filogenética da comunidade de formigas se recupera ao longo de um gradiente de regeneração em vegetação de Caatinga. Empregamos o crescimento da biomassa vegetal como medida de regeneração em 10 parcelas de 0,1 hectare que foram estabelecidas em áreas usadas com agricultura de corte e queima e abandonadas em diferentes períodos de tempo, de 8 a 54 anos, além de cinco parcelas controle. Caracterizamos as relações filogenéticas entre os diferentes gêneros e espécies de formigas identificadas com auxílio da literatura e calculamos os índices de diversidade filogenética (Diversidade filogenética de Faith, Distância Média entre Pares, Distância Média do Táxon mais Próximo, Índice de Parentesco Líquido, Índice do Táxon mais Próximo). Para o estudo da diversidade funcional, medimos atributos morfológicos relacionados às funções ecossistêmicas de cada espécie (e.g. tamanho do corpo, comprimento relativo dos olhos e comprimento relativo das pernas) e calculamos os índices de diversidade funcional (Diversidade funcional de Petchey & Gaston, e os equivalentes funcionais de Distância Média entre Pares, Distância Média do Táxon mais Próximo, Índice de Parentesco Líquido, Índice do Táxon mais Próximo). Em seguida, relacionamos os índices com a biomassa vegetal das parcelas. Ao total, a comunidade de formigas amostradas foi composta por 66 espécies, pertencentes a 25 gêneros e sete subfamílias. Na escala local, observamos de 11 a 25 espécies, com uma média de 19,73 e desvio padrão de 3,51. A biomassa vegetal se relacionou positivamente em maior grau com os índices de diversidade filogenética e em menor grau com os de diversidade funcional (apenas o índice de diversidade funcional de Petchey & Gaston). Além disso, observamos sinais filogenéticos nos atributos funcionais morfológicos analisados. Esses achados sugerem que à medida que a vegetação regenera a comunidade de formigas recupera os clados e os grupos funcionais perdidos com as perturbações. Também demonstram que comunidades de animais podem seguir os padrões de recuperação observados para a vegetação. Nossos achados trazem informações relevantes sobre a resiliência da Caatinga após perturbações antrópicas agudas, no que diz respeito ao processo de reestruturação e reorganização de comunidades biológicas.

Palavras-Chave: Formicidae; Filogenia; Atributos morfológicos; Florestas secas; Regeneração

ABSTRACT

Forests across the globe are being transformed into areas for agriculture and pasture and after a few years they are abandoned and are in regeneration process. However, little is known about how biological communities are reorganized during regeneration, especially in dry forests, where studies on this topic are still scarce. Additionally, the few studies on this subject evaluate how species richness, abundance and composition recover during regeneration. Here we evaluate how the functional and phylogenetic diversity of the ant community recovers along a regeneration gradient in Caatinga vegetation. We used plant biomass growth as a measure of regeneration in 10 plots of 0.1 hectare that were established in areas used for slash-and-burn agriculture and abandoned in different time periods, from 8 to 54 years, in addition to five control plots. With the species of each plot identified, we characterized the phylogenetic relationships between the different genera and species with the aid of the literature and calculated the phylogenetic diversity indices (Faith's phylogenetic diversity, mean pairwise distance, mean nearest-taxon distance, the net relatedness index, the nearest taxon index). For the study of functional diversity, we measured morphological attributes related to the ecosystem functions of each species (e.g. body size, relative eye length and relative leg length) and calculated functional diversity indices (Functional Diversity by Petchey & Gaston, and the functional equivalents of mean pairwise distance, mean nearest-taxon distance, the net relatedness index, the nearest taxon index). Then, we related the indices with the vegetal biomass of the plots. In total, the ant community sampled consisted of 66 species, belonging to 25 genera and seven subfamilies. At the local scale, we observed 11 to 25 species, with a mean of 19.73 and a standard deviation of 3.51. Plant biomass was positively related to a greater degree with phylogenetic diversity indices and to a lesser degree with functional diversity indices (only the Petchey & Gaston functional diversity). Furthermore, we observed phylogenetic signals in the analyzed morphological functional attributes. These findings together suggest that as the vegetation regenerates the ant community recovers clades and functional groups lost with disturbances. They also demonstrate that animal communities can follow observed recovery patterns for vegetation. Our findings bring relevant information about the resilience of the Caatinga after acute anthropic disturbances, with regard to the process of restructuring and reorganizing biological communities.

Key words: Formicidae; Phylogeny; Morphological attributes; Dry forests; Regeneration

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO – CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA

- Figura 1** Relação entre o índice de diversidade filogenética de Faith (PD) da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. 43
- Figura 2** Relação entre o índice de diversidade filogenética Distância Média entre pares (MPD) da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. 44
- Figura 3** Relação entre o índice de diversidade filogenética Índice de Parentesco Líquido (NRI) da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. As parcelas com valores menores que zero (dentro do retângulo verde) indicam que possuem clados mais dispersos filogeneticamente. As parcelas fora do retângulo, são compostas por clados filogeneticamente agrupados. O (*) no valor de 'p' indica que, apesar de não ter sido estatisticamente significante, consideramos os resultados desta regressão como biologicamente importante para a discussão. 45
- Figura 4** Relação entre o índice de diversidade funcional de Petchey & Gaston da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. 46
- Figura 5** Exemplo de uma das 1000 árvores filogenéticas construídas a partir das espécies de formigas estudadas neste trabalho. As espécies destacadas com uma estrela representam clados recuperados no processo de regeneração. 47
- Figura 6** Comparativo entre o parentesco filogenético das espécies de formigas encontradas ao longo da cronossequência. A) Árvore filogenética das espécies que ocorrem nas parcelas menos regeneração; B) Árvore filogenética das espécies que ocorrem nas parcelas mais regeneradas. 48

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO – CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA

Tabela 1	Parcelas com volume de biomassa vegetal, idade de abandono, e precipitação média anual das parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas em um gradiente de regeneração de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. Dados segundo Souza et al. (2019)	36
Tabela 2	Espécies de formigas coletadas com armadilhas de queda em parcelas estabelecidas em um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. As parcelas nomeadas como (R) indicam as parcelas da regeneração, enquanto as nomeadas com (C) indicam o tratamento controle. Os espaços marcados com (x) indicam a parcela onde cada espécie ocorreu	37
Tabela 3	Índices de diversidade filogenética e funcional utilizados para caracterizar a comunidades de formigas da Caatinga (Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, NE do Brasil) com suas descrições	39
Tabela 4	Atributos morfológicos avaliados no estudo para caracterizar a diversidade funcional de comunidades de formigas da Caatinga amostradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, nordeste do Brasil), sua definição e relação com funções ecossistêmicas	40
Tabela 5	Resultados das regressões lineares entre os índices de diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas amostradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. Os sinais positivos e negativos retratam a direção do relacionamento. A ausência de qualquer sinal significa que não houve relação significativa	41
Tabela 6	Sinal filogenético quantificado pelo λ de Pagel ($p < 0,05$) dos atributos funcionais das formigas amostradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil	42

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1	Regeneração florestal	15
2.2	Regeneração em florestas tropicais secas	15
2.3	Atuação da fauna na regeneração	16
2.4	Formigas como bioindicadoras	17
3	ARTIGO – CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA	20
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	49
	REFERÊNCIAS	50

1 INTRODUÇÃO

Ao longo do último século, a agropecuária vem transformando paisagens antes caracterizadas por florestas primárias, tornando onipresente os impactos antrópicos no planeta e seu funcionamento, atingindo todos os ecossistemas da Terra (HANSEN *et al.*, 2013; SINGH, 1998; MALHI *et al.*, 2014). A remoção total da vegetação natural para atividades rurais tem reduzido a cobertura vegetal pelo mundo, tornando a perda e fragmentação de habitats a principal ameaça à biodiversidade e seus serviços ecossistêmicos (LAURANCE *et al.*, 2014). Entretanto, é observado um aumento nas áreas desmatadas, que foram abandonadas, e que estão em processo de regeneração natural (LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2010; MORA *et al.*, 2014). É observado que metade das florestas tropicais no mundo atual corresponde a florestas secundárias ou em regeneração (FAO 2010). Apesar da possibilidade de a regeneração das biotas tropicais não trazer de volta as florestas primárias, o estabelecimento de florestas secundárias permite o retorno de vários de seus organismos e de serviços ecossistêmicos por eles providos, tornando o estudo dos processos de regeneração natural de extrema importância para o entendimento da resiliência de florestas tropicais, bem como para propor estratégias de restauração de áreas degradadas (DENT, WRIGHT, 2009; YOUNG, 2000).

Pouco se sabe sobre processos de regeneração natural em florestas secas. Os principais estudos deste tema têm focado em florestas úmidas, onde substituição de espécies colonizadoras por competidoras ao longo dos gradientes ambientais, sobretudo de luz, é bem conhecida (CHAZDON, 2008). A Caatinga é a maior e mais diversa mancha de floresta seca nos neotrópicos (SILVA *et al.* 2017). Possui grande importância social, econômica e ecológica, mas ainda carece de dados disponíveis na literatura a respeito de seus aspectos ecológicos básicos (LEAL *et al.*, 2003). Além de ser um dos ecossistemas brasileiros menos estudados, é um dos mais ameaçados por perturbações antrópicas e mudanças climáticas (OVERBECK *et al.*, 2015; OLIVEIRA, BERNARD, 2017). A Caatinga é o ecossistema brasileiro que recebe menos atenção do ponto de vista de políticas públicas (GILLESPIE *et al.*, 2012; JANZEN, 1988; PORTILLO-QUINTERO, SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010; SUNDERLAND *et al.*, 2015), o que contribui com o cenário preocupante do futuro das regiões semi-áridas neotropicais frente às mudanças globais, onde a aridez pode intensificar os efeitos negativos das perturbações (ARNAN *et al.*, 2018) e sendo considerada uma das principais ameaça à biota neste tipo de ecossistema (DIRZO *et al.*, 2011).

A maioria dos estudos sobre comunidades biológicas mudando ao longo da regeneração focam nos padrões de diversidade taxonômica, observando a riqueza e/ou composição de espécies (CHAZDON, 2008; MORA *et al.*, 2014). Contudo, muitas informações podem ser obtidas sobre a organização das comunidades através do uso de métricas que incorporem diversidade filogenética e diversidade funcional (FAITH, 1992; WEBB *et al.*, 2002; PETCHEY; GASTON, 2006; SWENSON, 2014). Entende-se que a diversidade filogenética reflita informações sobre a história evolutiva de um clado, enquanto a diversidade funcional reflita a diversidade de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas de uma mesma comunidade, as quais fornecem informações sobre a funcionalidade dos ecossistemas (PETCHEY; GASTON, 2006; WEBB *et al.*, 2002). Portanto, ao estudar a diversidade filogenética e funcional de comunidades biológicas ao longo do processo de regeneração podemos entender se milhões de anos de evolução e funções ecossistêmicas podem ser novamente recuperados com o avanço da sucessão ecológica.

As formigas são um bom grupo para testar modelos e hipóteses relacionadas a fatores ecológicos responsáveis pelos padrões de diversidade e dinâmica de comunidades terrestres, de escala local à global. Pelo fato de muitas espécies de formigas terem tolerância estreita a diversos fatores bióticos e abióticos, são extremamente sensíveis a mudanças ambientais, sendo largamente utilizadas como indicadores biológicos de qualidade de habitat e de monitoramento de recuperação de áreas degradadas (ANDERSEN, 2000; KASPARI; MAJER, 2000). São animais com filogenia extremamente diversa e relativamente bem conhecida (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), e seus atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais têm sido frequentemente usados para inferir funções e serviços ecossistêmicas (WEISER; KASPARI, 2006; SALAS-LÓPEZ, 2017). Dessa forma, existem trabalhos verificando como a comunidade de formigas se recupera ao longo de gradientes de regeneração, mas são feitos predominantemente em florestas úmidas (BUSTOS *et al.*, 1996; ESTRADA *et al.*, 1999, WEBB, 2002; NEVES *et al.*, 2010), sendo esse tipo de informações excassas para florestas secas. Assim, o entendimento dos processos de reestabelecimento e reorganização de comunidades após perturbações antrópicas em florestas secas é de extrema importância, pois permitirá preencher lacunas do conhecimento atual sobre a resiliência deste tipo de floresta. Portanto, o objetivo desse projeto é avaliar como é a diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas ao longo de um gradiente de regeneração natural após agricultura de corte e queima na Caatinga. Hipotetizamos que tanto a diversidade filogenética

quanto a funcional das comunidades de formigas aumentem com a regeneração das áreas, já que, segundo CALLAWAY (2009), os estágios finais de sucessão possuem condições ambientais mais favoráveis (menor temperatura e mais umidade) e maior quantidade e diversidade de recursos, possibilitando a coocorrência de mais espécies nas comunidades, incluindo táxons com histórias evolutivas mais diversas.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Regeneração florestal

Em todo o globo, vemos ecossistemas florestais sofrendo algum tipo de perturbação, podendo ser de origens diferentes, frequência e intensidade próprias e até por períodos de tempo distintos. Perturbações podem ter origem natural, como terremotos, incêndios florestais, vulcões, inundações ou ciclones, por exemplo; ou podem ser de origem antrópica. Perturbações são processos determinantes na dinâmica desses ecossistemas, tendo forte influência na estrutura, composição e serviços. (FRANKLIN *et al.*, 2002; CHAZDON, 2003). A regeneração, ou sucessão secundária, consiste em um processo que florestas passam após uma perturbação, onde ocorre um progressão de estágios com alterações ecológicas, sendo na estrutura das comunidades que habitam na área e até fatores abióticas do ecossistema devido a mudanças nas condições ambientais entre as fases iniciais e finais da regeneração (CHAZDON, 2012; BAZZAZ, 1979; LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2011). A trajetória e velocidade das mudanças variam conforme a natureza da perturbação, sendo natural ou antrópica, sendo aguda ou crônica, por exemplo. Isto inclui 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 regeneração, ecólogos têm buscado entender como ocorre esse processo em diferentes florestas desde o início do século XX, Onde uma série de hipóteses tem sido propostas na tentativa de mapear os padrões sucessionais de diversidade biológica, devido à complexidade e variabilidade de fatores eventos ambientais e de perturbação envolvidos (KAYES; ANDERSON; PUETTMANN, 2010; PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014). 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). Como resultado, a maioria dos modelos nem sempre são aplicáveis às florestas secas, onde há diferentes processos ecológicos e mudanças na composição funcional ao longo da regeneração (QUESADA *et al.*, 2009; LOHBECK *et al.*, 2013).

2.2 Regeneração em florestas tropicais secas

Estudos sobre florestas secas têm indicado que existe um aumento na riqueza, estrutura e biomassa da comunidade vegetal ao longo da regeneração, 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, vem sendo observado que fatores como a capacidade de rebrota das espécies, onde os indivíduos novos permanecem ligados aos adultos e, assim, têm maiores chances de sobreviverem a perturbações, podem acelerar o processo de regeneração natural, o que vem sendo encarado como mais importantes nas florestas secas (BARROS, 2021; KAMMESHEIDT, 1999; DE FIGUEIRÔA *et al.*, 2006).

2.3 Atuação da fauna na regeneração

Embora os estudos de regeneração a respeito das alterações na comunidade de plantas sejam dominantes, trabalhos recentes têm avaliado as mudanças nas comunidades de animais (KNEITEL, 2010; PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014). Ecossistemas em regeneração fornecem diferentes tipos de recursos para animais, de acordo com o estágio da regeneração, como alimento, abrigo ou condições de forrageamento, o que torna as alterações na comunidade de animais intrinsecamente relacionada com a recuperação da vegetação local (SHELFORD, 1907, 1911; FOX, 1982; DUNN, 2004; CHAZDON, 2012). De fato, é esperado que os animais respondam às mudanças no ambiente, que afetem os processos dos ecossistemas e que estejam relacionados à comunidade de plantas, como através da herbivoria, polinização, dispersão e/ou predação de sementes. O crescimento da vegetação tende a ser acompanhado de um aumento na complexidade ambiental e na quantidade e qualidade de recursos e possibilidades de interação entre espécies (BROWN, 1984; CHAZDON, 2008; LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2011; 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 e complexidade de interações, costuma-se observar um aumento na ocorrência e abundância de animais especializados à medida que a regeneração fica mais avançada (MONAMY; FOX, 2000; SORENSEN; FEDIGAN, 2000; RIOS-LÓPEZ; MITCHELL AIDE, 2007; KARTHIK; VEERASWAMI; SAMAL, 2009; GONZÁLEZ *et al.* 2022).

Analisar correlações entre as diversidades funcional e filogenética podem permitir compreender os processos de configuração de comunidades biológicas (WEBB, 2000; RICOTTA *et al.*, 2005; DIAZ & CABIDO, 2001; PETCHEY & GASTON, 2006). Uma correlação positiva indicaria um sinal filogenético nas características funcionais e, portanto, uma origem evolutiva comum (PAGEL, 1999). Já padrões diferentes entre a diversidade funcional e a diversidade filogenética podem ocorrer quando os atributos funcionais são

convergentes, o que levaria à conclusão de que a filogenia está refletindo processos históricos mais antigos e os atributos funcionais refletem uma evolução mais recente dirigida pela adaptação ao ambiente. Para testar os significados dessas correlações, as análises devem ser cuidadosas principalmente na seleção dos índices que serão usados.

Isto contribui com o entendimento dos mecanismos que moldam as comunidades, que podem ser filtros ambientais ou competição, por exemplo. 1) Se os traços funcionais forem conservados na evolução das linhagens de espécies (i.e., traços são mais similares entre as espécies mais próximas filogeneticamente), segundo ACKERLY (2003), e os filtros ambientais forem o processo ecológico dominante (WEIHER & KEDDY 1995, WEBB 2000), níveis de coocorrência entre espécies próximas filogeneticamente tendem a ser altos, indicando uma atração filogenética; 2) Por outro lado, se os traços funcionais forem filogeneticamente conservados e a competição por recursos limitados for o principal processo ecológico, espécies próximas filogeneticamente tendem a apresentar baixos níveis de coocorrência, indicando uma dispersão filogenética; 3) No entanto, se os traços funcionais evoluírem convergentemente e as espécies filogeneticamente próximas forem funcionalmente diferentes, os filtros ambientais podem favorecer a coocorrência de espécies filogeneticamente distantes, sendo também uma dispersão filogenética (WEBB *et al.* 2002).

2.4 Formigas como bioindicadoras

É cada vez maior a utilização de grupos bioindicadores em estudos no mundo. Este processo consiste na observação de um determinado táxon capaz de indicar alguma alteração no ambiente escolhido que possa influenciar uma comunidade ou toda a biodiversidade do local de estudo (PEARSON, 1994; PEARSON; CARROLL, 1998; LINDENMAYER, 1999; KERR *et al.*, 2000; RAINIO; NIEMELA, 2003). Por representarem cerca de, 99% da biota global, os invertebrados passaram a ser cada vez mais usados como indicadores (DINGLE *et al.*, 1997).

Em países da zona temperada, diversos invertebrados, especialmente insetos, passaram a ser mais usados em estudos de bioindicação em ambientes terrestres (FREITAS *et al.*, 2006). No caso dos trópicos, que mantém uma alta diversidade desses grupos, mas com taxonomia ainda embrionária, o desenvolvimento da bioindicação permanesse inicial para vários táxons (FREITAS *et al.*, 2006).

Dentre os grupos que foram bem sucedidos na sua utilização como bioindicadores destacam-se muitos insetos, entre eles: formigas, libélulas, borboletas, abelhas e algumas famílias de besouros (BROWN, 1991; BROWN; FREITAS, 2000a, 2000b, 2003; PEARSON;

CASSOLA, 1992; CLARKE; SAMWAYS, 1996; AGOSTI *et al.*, 2000; FREITAS *et al.*, 2003).

As formigas constituem a família Formicidae, que é dividida em 16 subfamílias descritas (BOLTON, 1994). Embora suas espécies somem apenas 1,5% da fauna de insetos descrita atualmente, elas constituem mais de 15% do total da biomassa animal de florestas tropicais, savanas e campos, estão distribuídas por todos os ambientes terrestres do planeta, com exceção apenas do continente antártico e em algumas ilhas do Pacífico (FITTKAU; KLINGE, 1973; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Esta notoriedade tem produzido uma série impressionante de interações antagonísticas e mutualísticas entre formigas e outros organismos. Formigas de modo geral são um grupo predominantemente predador e vários estudos têm destacado o seu papel estruturador de comunidades de artrópodes (CARROLL; JANZEN, 1973; JEANNE, 1979; WILSON, 1987; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Também atuam como dispersores primários e secundários de sementes, o que influencia na distribuição populacional de plantas (ROBERT; HEITHAUS, 1986; LEAL; OLIVEIRA, 1998, 2000; LEAL, 2003a).

Várias características fazem das formigas organismos ideais para inventários rápidos e programas de monitoramento. Dentre elas: (1) diversidade relativamente alta em praticamente todos os ambientes terrestres; (2) dominância numérica e em biomassa; (3) importância ecológica, por interagirem com outros organismos em todos os níveis tróficos; (4) maioria das espécies com ninho perene e estacionário, o que permite coletas repetidas; (5) área de forrageamento restrita, geralmente de alguns centímetros e, em raros casos chegando a poucas centenas de metros; (6) ocupação de todos os estratos de um ecossistema (solo e vegetação); (7) sensibilidade a perturbações ou modificações do hábitat; (8) grande conhecimento taxonômico disponível; (9) relativa facilidade de amostragem e de identificação (FITTKAU; KLINGE, 1973; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; ALONSO; AGOSTI, 2000; BESTELMEYER *et al.*, 2000; KASPARI; MAJER, 2000; SCHULTZ; MCGLYNN, 2000; PASSERA; ARON, 2005; FREITAS *et al.*, 2006). Por estas características, são consideradas um bom grupo para testar modelos e hipóteses no que diz respeito aos fatores ambientais responsáveis pelos padrões de diversidade e dinâmica de comunidades terrestres.

Ao contrário de outros organismos que se movem constantemente entre habitats em busca de alimento, locais para acasalamento e/ou para nidificação, a presença das formigas é uma característica mais constante em um local, podendo então ser amostradas e monitoradas com a segurança de que representam as unidades estudadas (ALONSO, 2000). Além disso, também podem ser bons indicadores de diversidade, uma vez que sua riqueza e diversidade

variam com as de outros taxa, incluindo plantas (MAJER *et al.*, 1983) e vários invertebrados (FREITAS *et al.*, 2006).

De modo geral, muitas espécies de formigas têm baixa tolerância a diversos fatores bióticos e abióticos, e por isso, são extremamente sensíveis a variações ambientais (ANDERSEN, 2000; KASPARI; MAJER, 2000; ANDERSEN *et al.*, 2004). As respostas da comunidade de formigas a perturbações podem incluir alterações de interações interespecíficas, afetando seus serviços ecossistêmicos, além da perda de diversidade, mudanças na composição de espécies, (PHILPOTT *et al.*, 2010, LEAL *et al.*, 2014, 2015, RIBEIRO-NETO *et al.*, 2016, OLIVEIRA *et al.*, 2017).

3 ARTIGO – CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE CAATINGA

Daniel Siqueira de Vasconcelos¹, Xavier Arnan Viadiu², Inara Roberta Leal³

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 Universidade de Pernambuco, Campus Garanhuns. Rua Cap. Pedro Rodrigues 105, São José, CEP: 55294902 - Garanhuns, PE, Brasil

³ 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

3.1 Resumo

A vegetação de Caatinga, assim como várias outras florestas tropicais, vem sendo perturbada e substituída por outros tipos de uso do solo. Algumas destas áreas acabam sendo abandonadas e se encontram em processo de regeneração. Porém, pouco se sabe sobre como as comunidades biológicas são reorganizadas ao longo da regeneração, principalmente em florestas secas, onde os estudos deste tema ainda são mais escassos. Adicionalmente, os poucos estudos sobre este tema avaliam como a riqueza, abundância e composição de espécies se recuperam ao longo da regeneração. Aqui avaliamos como a diversidade funcional e filogenética da comunidade de formigas se recupera ao longo de um gradiente de regeneração em vegetação de Caatinga. Empregamos o crescimento da biomassa vegetal como medida de regeneração em parcelas de 0,1 hectare que foram estabelecidas em áreas usadas com agricultura de corte e queima e abandonadas em diferentes períodos de tempo, de 8 a 54 anos, compondo um gradiente de regeneração. Com as espécies de cada parcela identificadas, caracterizamos as relações filogenéticas, com auxílio da literatura. Para o estudo da diversidade funcional, medimos atributos morfológicos relacionados às funções ecossistêmicas de cada espécie (e.g. tamanho do corpo, comprimento relativo dos olhos e comprimento relativo das pernas). Em seguida, aplicamos uma série de índices que avaliam a diversidade filogenética e funcional ao longo da regeneração, e analisamos as relações de cada índice com a biomassa vegetal das parcelas. Os resultados indicam que a diversidade funcional e a filogenética aumentaram com o crescimento da biomassa vegetal. Além disso, observamos sinais filogenéticos nos atributos funcionais morfológicos analisados. Esses achados em conjunto sugerem que à medida que a vegetação regenera a comunidade de formigas recupera os clados e os grupos funcionais perdidos com as perturbações. Também demonstram que comunidades de animais podem seguir os padrões de recuperação observados para a vegetação. Nossos achados trazem informações relevantes sobre a resiliência da Caatinga após perturbações antrópicas agudas, no que diz respeito ao processo de reestruturação e reorganização de comunidades biológicas.

Palavras-Chave: Formicidae; Filogenia; Atributos morfológicos; Florestas secas; Regeneração

3.2 Introdução

Todos os ecossistemas do planeta estão sofrendo as consequências das atividades antrópicas (MALHI *et al.*, 2014; SINGH, 1998). Grande parte da cobertura vegetal no mundo está sujeita a remoção total por atividades rurais, o que torna a perda e fragmentação de habitats a principal ameaça à biodiversidade e seus serviços ecossistêmicos (LAURANCE *et al.*, 2014). Mas também é observado uma grande parcela de áreas desmatadas abandonadas, e que estão em processo de regeneração natural (LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2010; MORA *et al.*, 2014). Apesar da possibilidade das florestas primárias não retornarem com o processo de regeneração das biotas tropicais, o estabelecimento de florestas secundárias permite o retorno de vários de seus organismos e de seus serviços ecossistêmicos. O que torna o estudo dos processos de regeneração natural de extrema importância para o entendimento da resiliência de florestas tropicais, bem como para propor estratégias de restauração de áreas degradadas (DENT; WRIGHT, 2009; YOUNG, 2000).

Ao longo do processo de sucessão existe mudanças nas condições abióticas, e estágios finais possuem condições ambientais mais favoráveis como menor temperatura, mais umidade (CALLAWAY, 2009; GUIDEN *et al.*, 2021; KRAFT *et al.*, 2014). Essas condições levam um aumento na complexidade ambiental, que pode ser traduzida como maior quantidade e diversidade de recursos, possibilitando a coocorrência de mais espécies nas comunidades (CALLAWAY 2009). De fato, estudos realizados em florestas úmidas observam aumento progressivo na riqueza da comunidade de plantas ao longo da sucessão acompanhado de uma substituição gradual de espécies pioneiras por competidoras (LETCHER & CHAZDON 2009, NORDEN *et al.* 2009). E segundo DUNN (2004), esse mesmo padrão também é observado com comunidades de animais.

Para florestas tropicais secas, estudos sobre sucessão são bem mais escassos que em florestas úmidas (QUESADA *et al.* 2009), mas mostram uma tendência para o aumento na riqueza, estrutura e biomassa da comunidade vegetação ao longo da sucessão, assim como uma substituição de espécies pioneiras por espécies características da floresta madura (LEBRIJA-TREJOS *et al.* 2010, 2011, MORA *et al.* 2015). No entanto, também existem estudos que têm observado processos diferentes dos descritos para as florestas úmidas. O estudo de BARROS *et al.* (2021), conduzido na floresta seca da Caatinga, por exemplo, não verificou aumento na riqueza de espécies, nem mudanças direcionais na composição de espécies, nos clados filogenéticos ou nos atributos funcionais das plantas ao longo do gradiente de sucessão. Os autores sugerem que o modelo de sucessão na Caatinga se

assemelha ao modelo de EGLER (1954) de composição florística inicial, onde a limitação de dispersão é a força estruturadora predominante da sucessão (BARROS *et al.* 2021).

Não apenas o trabalho de BARROS *et al.* (2021), como outros pesquisadores (ARNAN *et al.* 2018; BIHN *et al.* 2010) vêm buscando utilizar outras medidas de diversidade para melhor descrever a organização das comunidades ao longo de gradientes ambientais diversos. Informações promissoras estão sendo obtidas sobre a organização das comunidades através do uso de métricas que incorporem diversidade filogenética e diversidade funcional (FAITH, 1992; WEBB *et al.*, 2002; PETCHEY; GASTON, 2006; SWENSON, 2014). Entende-se que a diversidade filogenética reflita informações sobre a história evolutiva dos clados que compõem uma comunidade, enquanto a diversidade funcional refere-se a diversidade de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais de das espécies de uma comunidade, as quais fornecem informações sobre a funcionalidade dos ecossistemas (PETCHEY; GASTON, 2006; WEBB *et al.*, 2002). Portanto, ao estudar a diversidade filogenética e funcional de comunidades biológicas ao longo do processo de regeneração podemos entender se milhões de anos de evolução e funções ecossistêmicas podem ser novamente recuperados com o avanço da sucessão ecológica.

Pelo fato de muitas espécies de formigas terem tolerância estreita a diversos fatores bióticos e abióticos, são extremamente sensíveis a mudanças ambientais, as tornando conhecidos indicadores biológicos de qualidade de habitat e de monitoramento de recuperação de áreas degradadas (ANDERSEN, 2000; KASPARI; MAJER, 2000). Além de terem filogenia extremamente diversa e relativamente bem conhecida (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), seus atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais têm sido frequentemente usados para inferir funções e serviços ecossistêmicas (WEISER; KASPARI, 2006; SALAS-LÓPEZ, 2017). Dessa forma, existem trabalhos verificando como a comunidade de formigas se recupera ao longo de gradientes de regeneração de florestas úmidas (BUSTOS *et al.*, 1996; ESTRADA *et al.*, 1999), havendo uma quantidade menor desse tipo de informação para florestas secas. Um estudo prévio, por exemplo, com comunidade de formigas ao longo de uma cronosequência da Caatinga, não observou mudanças na diversidade taxonômica destes insetos, apesar das alterações do ambiente em que foram coletadas (BOMBI-HAEDO 2019). Isto reforça a importância de estudar outros parâmetros de medida de diversidade, como a funcional e a filogenética, que possam nos auxiliar no entendimento de como a comunidade varia neste tipo de gradiente.

O objetivo geral deste estudo foi investigar a diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas ao longo de um gradiente de regeneração da vegetação da Caatinga após agricultura de corte-e-queima. Testaremos a hipótese geral que a diversidade filogenética e funcional aumentarão com o avanço da regeneração da vegetação.

3.3 Materiais e Método

3.3.1 Área de Estudo

O presente trabalho foi realizado com coletas feitas no Parque Nacional do Catimbau (8°24'00" e 8°36'35" Sul e 37°09'30" e 37°14'40" Oeste; 607 Km²), uma unidade de conservação de proteção integral com de 607 km² localizada entre os municípios de Buíque, Tupanatinga e Ibiribim, em Pernambuco, nordeste do Brasil. O clima regional é semiárido, com precipitação anual variando entre 480 e 1100 mm e temperatura média de 23°C e (SNE 2002). Os principais solos são areias quartzosas (SNE 2002), e a vegetação é típica da Caatinga, com arbustos e árvores principalmente das famílias Fabaceae, Euphorbiaceae, Boraginaceae e Burseraceae; as herbáceas do sub-bosque mais comuns são Malvaceae, Cactaceae e Bromeliaceae (RITO *et al.* 2017). Apesar da criação do Parque ter sido em 2002, até o momento as famílias que viviam dentro dos seus limites não foram indenizadas e continuam usando recursos naturais para subsistência (RITO *et al.* 2017). Como resultado, a vegetação é um mosaico de campos de agricultura, áreas em regeneração e áreas de floresta madura.

3.3.2 Desenho amostral

O estudo foi realizado em 10 parcelas de 20 m × 50 m em áreas que sofreram agricultura de corte e queima, com plantação de milho e feijão por poucos anos, seguida de abandono entre 8 e 54 anos, caracterizando uma cronossequência (ver mais detalhes sobre as áreas em BARROS *et al.*, 2021). Além destas, outras cinco parcelas sem histórico de corte e queima foram utilizadas como áreas controle (BOMBI-HAEDO 2019). Dados de biomassa para cada parcela foram estimados por SOUZA *et al.* (2019) (Tabela 1) e estão positivamente relacionados à idade de abandono das parcelas ($r=0,77$, $p<0,001$). Por ser uma medida mais precisa e confiável que a idade de abandono, utilizamos biomassa como variável descritiva da regeneração da vegetação. As parcelas foram estabelecidas em áreas com tipo de vegetação, solo e relevo similares (BARROS *et al.*, 2021).

3.3.3 Formigas amostradas

A comunidade de formigas estudada foi coletada no trabalho de BOMBI-HAEDO (2019). A coleta foi feita com armadilhas de queda (i.e. *pitfalls*), colocadas 10 em cada parcela e expostas por 48h, na estação chuvosa. As formigas foram classificadas em morfoespécies, identificadas a nível de gênero seguindo a chave de 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. No total, as formigas coletadas fazem parte de 66 espécies pertencentes a 25 gêneros e sete subfamílias. A lista com a formigas identificadas em cada parcela encontra-se na Tabela 2 (BOMBI-HAEDO 2019).

3.3.4 Medidas de diversidade filogenética e funcional

Uma vez com a lista de formigas de cada parcela, foi feita primeiramente uma caracterização das relações filogenéticas. Foi usada a abordagem de ARNAN *et al.* (2018), incorporando o máximo de informações possível referente às relações de parentesco evolutivo, considerando a incerteza filogenética ainda existente. Foi usada como base uma filogenia a nível de gênero de MOREAU & BELL (2013), com a atualização das relações filogenéticas da subfamília Myrmicinae do trabalho de WARD *et al.* (2015). Adotamos cinco métricas complementares para investigar a diversidade filogenética: (a) Diversidade filogenética de Faith (PD de Faith); (b) distância média entre pares (MPD); (c) distância média do táxon mais próximo (MNTD); (d) o índice de parentesco líquido (NRI); e (e) o índice de táxon mais próximo (NTI) (Tabela 3).

O índice de diversidade de Faith calcula o comprimento de ramo (tempo de divergência) da árvore filogenética ligando todas as espécies representadas na comunidade, e é muito utilizado em pesquisas de conservação (FAITH, 1992; FOREST *et al.*, 2007; MORLON *et al.*, 2011). MPD calcula a distância média (em milhões de anos) entre dois indivíduos selecionados aleatoriamente dentro de uma parcela específica (considerando coespecíficos), enquanto MNTD calcula a distância média que separava cada indivíduo na comunidade de seu parente heteroespecífico mais próximo (WEBB *et al.*, 2002). Quando o MNTD está mais fortemente correlacionado com a variável ambiental do que o MPD, ié um indicativo de que o ambiente tem um efeito mais forte na composição filogenética da comunidade terminal do que na basal. Como os índices MPD e MNTD podem ser influenciados pela riqueza de espécies, também medimos o tamanho do efeito padronizado (SES) para ambos, respectivamente NRI e NTI, comparando o parentesco filogenético observado com o parentesco filogenético esperado em comunidades nulas geradas

aleatoriamente. As comunidades aleatórias foram geradas randomizando a matriz de dados da comunidade usando o algoritmo de troca independente 1000 vezes. Em seguida, calculamos o SES de MPD e o SES de MNTD tomando a diferença entre as distâncias filogenéticas médias nas comunidades observadas versus nas comunidades nulas, padronizadas pelo desvio padrão das distâncias filogenéticas nos dados nulos ($SES = (\text{meanobs} - \text{averagenull}) / \text{sdnull}$) (Webb *et al.*, 2002; Swenson, 2014; Arnan, 2018). Por fim, multiplicamos o SES de MPD e o SES de MNTD por -1 , obtendo NRI e NTI, respectivamente. Os valores de NRI e NTI indicaram se os táxons da comunidade estavam mais relacionados (valores positivos) ou menos relacionados (valores negativos) do que o esperado ao acaso. No entanto, os dois índices diferem em escala filogenética, onde NRI reflete informações sobre filogenias inteiras, enquanto NTI reflete informações sobre a parte mais terminal da árvore.

Para o estudo da diversidade funcional, utilizamos (a) Diversidade Funcional de Petchey & Gaston (PETCHEY & GASTON, 2002) e as correspondentes funcionais de (b) distância média entre pares (FD-MPD); (c) distância média do táxon mais próximo (FD-MNTD); (d) o índice de parentesco líquido (FD-NRI); e (e) o índice de táxon mais próximo (FD-NTI) (ver Tabela 3). Ao invés de árvores filogenéticas, geramos um dendrograma funcional, caracterizado através de medidas morfométricas das formigas. Para cada espécie, medimos de uma a seis operárias menores escolhidas aleatoriamente, os seguintes atributos funcionais morfológicos: (1) tamanho do corpo, (2) comprimento relativo dos olhos, (3) comprimento relativo do clipeo, (4) comprimento relativo do escapo, (5) comprimento relativo da mandíbula e (6) comprimento relativo das pernas (Tabela 4). Estes atributos funcionais morfológicos são relacionadas aos comportamentos de forrageamento, modos de aquisição de recursos e tamanho da presas (ARNAN *et al.* 2018; BIHN *et al.* 2010; SILVA & BRANDAO 2010). A diversidade funcional de Petchey e Gaston calcula o comprimento total do ramo do dendrograma funcional formado pelo agrupamento das espécies no espaço de características morfológicas (PETCHEY & GASTON, 2002). Aqui, o dendrograma funcional foi criado gerando uma matriz de distância euclidiana a partir dos valores de traço padronizados z das diferentes espécies e agrupando as espécies usando o método de grupo de pares não ponderados com média aritmética (UPGMA). PG-FD foi calculado usando a função `alfa` no pacote `BAT` em R. As métricas FD-MPD, FD-NRI, FD-MNTD e FD-NTI foram calculadas da mesma forma que as métricas filogenéticas, exceto que distâncias euclidianas baseadas nas características morfológicas, em vez de tempos de divergência. Apesar do índice de diversidade filogenética de Faith e a diversidade funcional de Petchey e Gaston não serem ponderados pela abundância, os índices complementares são ponderados pela abundância.

Os índices foram calculados a partir das funções *pd.* (PD), *ses.mpd* (MPD e NRI) e *ses.mntd* (MNTD e NTI) do pacote *picante* em programa R. Para cada índice foram rodadas 1000 filogenias, e o valor médio foi retido para uso em futuras análises.

3.3.5 Análises estatísticas

Para análises estatísticas, foi feita Regressão Linear para testar a relação de cada índice, com a variável explicativa (biomassa) ao longo da cronossequência. Fizemos uma análise para cada variável resposta (PD, MPD, MNTD, NRI, NTI, PG-FD, FDMPD, FD-MNTD, FD-NRI, e FD-NTI).

3.3.6 Sinais filogenéticos em características funcionais de formigas

Utilizaremos o λ de Pagel (PAGEL, 1999), para testar os sinais filogenéticos nas características funcionais avaliadas. Este índice permite comparar a distribuição observada de características com a distribuição esperada de características com base em um modelo de evolução de movimento browniano. Através da função *phylosig* no pacote *phytools* (REVELL, 2012) em R, calculamos os valores de λ para cada característica e para cada uma das 1000 árvores simuladas.

3.4 Resultados

A comunidade estudada foi composta por 66 espécies pertencentes a 25 gêneros e sete subfamílias (Tabela 2). A subfamília com o maior número de espécies coletadas foi **Myrmicinae** (36 espécies), seguida de **Dolichoderinae** (12 espécies) e **Formicinae** (9 espécies). O gênero mais diverso foi *Pheidole* (15 espécies), seguido de *Solenopsis* (9 espécies) e *Camponotus* (7 espécies). As espécies mais amplamente distribuídas foram *Dinoponera quadriceps* e *Solenopsis* sp3 (presentes em todas as parcelas) seguidas de *Ectatomma muticum* (presente em todos os plots da cronossequência, e em 80% das parcelas controle). Na escala das parcelas, o número de espécies coletadas variou de 11 a 25 nas parcelas em regeneração ($19,5 \pm DP = 4,01$), enquanto nas parcelas controle a variação foi 17 a 24 ($20,2 \pm DP = 2,59$).

Em relação à diversidade filogenética, foi observada uma relação positiva significativa entre o índice de diversidade de Faith e a biomassa das parcelas ($R^2 = 0,36$; $p = 0,01$) (Figura 1). Já a distância média entre pares (MPD) foi negativamente relacionada com a biomassa das parcelas ($R^2 = 0,22$; $p = 0,042$) (Figura 2). Como a biomassa não influenciou a riqueza das formigas ($R^2 = 0,1$; $p = 0,13$), isto indica que os índices de diversidade filogenética não foram influenciados pela riqueza da comunidade nas parcelas. Portanto, aceitamos o índice de

parentesco líquido (NRI) como marginalmente significativo ($R^2 = 0,15$; $p = 0,08$) (Figura 3). Por fim, a biomassa não explicou os valores da distância média do táxon mais próximo (MNTD) ($R^2 = -0.05284$; $p = 0.5948$) e do índice de táxon mais próximo (NTI) ($R^2 = 0.003782$; $p = 0.3235$).

Quanto à diversidade funcional, o índice de Petchey e Gaston também foi positivamente relacionado com a biomassa das parcelas ($R^2 = 0,32$; $p = 0,017$) (Figura 4). Contudo, a biomassa não foi relacionada com os valores de FD-MPD, FD-MNTD, FD-NRI ou FD-NTI. A lista com os resultados das regressões de cada índice encontra-se na Tabela 5.

Observamos sinais filogenéticos significativos no comprimento de Webber, comprimento do clípeo, do escapo antenal e das pernas, indicando que estes atributos são filogeneticamente conservados nas linhagens das formigas amostradas no estudo (Tabela 6).

3.5 Discussão

Neste estudo avaliamos a diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas ao longo de uma cronossequência de tempo de abandono após agricultura de corte e queima em áreas de Caatinga para verificar se grupos filogenéticos e funcionais perdidos com este tipo de perturbação são recuperados com a regeneração da vegetação. Os resultados demonstram uma relação positiva significativa entre biomassa e alguns dos índices de diversidade filogenética e funcional avaliados (e.g. Diversidade filogenética de Faith (PD de Faith), distância média entre pares (MPD), e Diversidade Funcional de Petchey e Gaston), corroborando nossa hipótese que as diversidades filogenética e funcional das comunidades aumentam com o processo de regeneração. Também demonstramos que os atributos funcionais morfológicos analisados tem forte sinal filogenético, o que indica que são filogeneticamente conservados. Esses resultados em conjunto sugerem que a regeneração da vegetação da Caatinga pode recuperar clados e funções perdidos após a agricultura de corte e queima, mesmo mantendo a diversidade taxonômica da comunidade inalterada, ressaltando a importância de se avaliar diferentes dimensões de diversidade para conhecer a reorganização das comunidades em áreas em regeneração.

Nossos achados corroboram estudos prévios que verificaram uma recuperação da diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas com a regeneração da vegetação. No trabalho de LEE, R. H. *et al* (2021), onde caracterizaram as relações taxonômicas, funcionais e filogenéticas de formigas em uma floresta secundária úmida de Hong Kong, observaram uma relação positiva entre as métricas de diversidade e a

regeneração da floresta. Contudo a variável utilizada foi temperatura e cobertura de dossel. O mesmo não foi observado no trabalho de NOOTEN, S. S. *et al.* (2021), que observaram pouca recuperação de diversidade taxonômica, funcional e filogenética de formigas entre as áreas de sucessão e a controle. Ambos estudos foram realizados em florestas sub-tropicais. Já em florestas secas, o estudo realizado por GONZÁLEZ *et al.* (2022) no México, observou aumento da diversidade filogenética e funcional de anfíbios e répteis nas áreas de regeneração, na estação chuvosa.

A relação positiva entre o índice de diversidade de Faith e a biomassa da vegetação indica que vários clados da comunidade de formigas estão sendo recuperados com o avanço da regeneração. Dentre estes, temos clados mais basais, tais como os gêneros *Neoponera* e *Platythyrea*, e clados mais recentes, como *Gnamptogenys* e *Trachymyrmex* (Figura 5). A significância entre biomassa distância média entre pares (MPD) indica que a regeneração afeta fortemente clados mais basais da filogenia da comunidade, o que pôde ter contribuído com o retorno de mais representantes da subfamília Ponerinae, por exemplo. O índice de parentesco líquido (NRI) que, assumimos como biologicamente importante, indica que as comunidades mais regeneradas são filogeneticamente mais agrupadas. Isto pode ser explicado pelo retorno de gêneros representantes de subfamílias já existentes nas parcelas, como duas espécies de *Gnamptogenys* (*Gnamptogenys striatula* e *Gnamptogenys* sp1) complementando a subfamília Ectatomminae, antes composta apenas por *Ectatomma muticum*, além da chegada de *Acanthoponera mucronata* como única representante da subfamília Heteroponerinae, mas que possui parentesco filogenético próximo de Ectatominae (Figura 6). *Brachymyrmex* sp1 retorna à comunidade como único representante do gênero, somando na subfamília Formicinae. Além da subfamília Ponerinae, antes representada apenas por *Dinoponera quadriceps* ter recebido novos gêneros, com os já citados *Noeponera villosa* e *Platythyrea* sp1.

Apesar da biomassa não ter explicado possíveis mudanças na composição taxonômica da comunidade de formigas ao longo da regeneração ($F = 1.44$, $p = 0.148$) (dados não publicados), pequenas mudanças observadas nas parcelas puderam ser observadas. *Dorymyrmex*, que é um gênero termofílico dominantes em áreas perturbadas (Bestelmeyer, 2000, 1997) apresenta sete espécies presentes nos estágios iniciais da regeneração (Tabela 2). Ao mesmo ponto em que cinco espécies deste gênero (*Dorymyrmex* sp1, *Dorymyrmex* sp3, *Dorymyrmex* sp4, *Dorymyrmex* sp5 e *Dorymyrmex* sp6) deixam de ocorrer nas parcelas com estágios sucessionais mais avançados, as espécies dos gêneros citados anteriormente retornam à comunidade, além de duas espécies de *Camponotus* (*Camponotus vittatus* e *Camponotus*

crassus) que, era um gênero que já possuía espécies nas parcelas menos regeneradas, mas que recebe a espécie *Camponotus crassus*, ocupando o nicho de forma mais abundante. Esses resultados sugerem o fenômeno de dinâmica compensatória da comunidade, onde espécies são substituídas no ambiente sem mudar drasticamente a riqueza (GONZALEZ & LOREAU 2009). Estas mudanças de espécies na comunidade explicam os aumento e disposição observados na diversidade filogenética.

Com relação à diversidade funcional, apenas o índice de Petchey e Gaston foi significativamente relacionado com a biomassa das parcelas, demonstrando uma recuperação nas funções ecossistêmicas realizadas por formigas nas áreas com vegetação mais madura. Espécies como *Camponotus crassus*, *Neoponera villosa* e *Cephalotes Pusillus*, que tem hábitos mais especializados (CALIXTO *et al.*, 2021; ROCHA *et al.*, 2020; POWELL, 2008), ocorreram em parcelas com maior biomassa e, conseqüentemente, maior tempo de regeneração, devem ter levado a essa relação significativa. Os demais índices, no entanto, não foram relacionados com a biomassa, não nos trazendo informações sobre como a regeneração influencia essas métricas de diversidade funcional.

Encontramos sinais filogenéticos significativos em atributos morfológicos funcionais, como o comprimento do clipeo, do escapo antenal e das pernas, indicando que espécies de formigas mais próximas filogeneticamente compartilham características funcionais semelhantes, e contribuem para a conservação destes atributos. Isto corrobora estudos prévios que encontraram forte relação filogenética em traços morfológicos de formigas (e.g. WEBB *et al.*, 2002; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009; MACHAC *et al.*, 2011; DONOSO, 2014; ARNAN *et al.*, 2017, 2018), sugerindo que as características morfológicas funcionais das espécies de formigas na Caatinga são evolutivamente conservadas, tornando forte correlação entre os padrões de diversidade filogenética e diversidade funcional.

Em síntese, nosso estudo demonstrou que o uso de análises filogenéticas e funcionais podem contribuir para o melhor entendimento de como a diversidade da comunidade de formigas se recupera após perturbações agudas em áreas de Caatinga. Isso é especialmente verdade se levarmos em conta que a riqueza de espécies não foi relacionada com a biomassa da vegetação, nossa medida de regeneração. Estudos futuros devem avaliar a generalidade do padrão aqui descrito abordando diferentes grupos de animais e a regeneração após outros tipos de perturbação comum à Caatinga e outros tipos de florestas secas, como a criação de animais domésticos e o uso de produtos florestais madeireiros e não madeireiros.

Agradecimentos

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), e da Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE processo IBPG-1040-2.05/20). Este estudo forma parte da Dissertação de Mestrado de Daniel Siqueira de Vasconcelos, com bolsa da FACEPE na Universidade Federal de Pernambuco.

Referências Bibliográficas

ARNAN, Xavier; CERDÁ, Xim; RETANA, Javier. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 448-457, 2017.

ARNAN, Xavier et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, v. 631, p. 429-438, 2018.

ANDERSEN, A.N. Global ecology of rainforest ants - functional groups in relations to environmental stress and disturbance. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T.R. (eds.). **Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington and London: Smithsonian Inst. Press, 2000.

BACCARO, Fabricio B. et al. Guia para os gêneros de formigas do Brasil. **Manaus: Editora INPA**, v. 388, 2015.

BARROS, Maria Fabíola et al. Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. **Forest Ecology and Management**, v. 482, p. 118881, 2021.

BESTELMEYER, Brandon T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, n. 6, p. 998-1009, 2000.

BIHN, Jochen H.; GEBAUER, Gerhard; BRANDL, Roland. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. **Ecology**, v. 91, n. 3, p. 782-792, 2010.

BOMBI-HAEDO, Katherine. **Mudança na composição taxonômica e estrutura trófica de formigas ao longo de um gradiente sucessional de Caatinga**. 2019. Dissertação

de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.

BUSTOS, Javier; ULLOA-CHACÓN, Patricia. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). **Revista de Biología Tropical**, p. 259-266, 1996.

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

CALIXTO, Eduardo Soares et al. Plant species specificity of ant–plant mutualistic interactions: Differential predation of termites by *Camponotus crassus* on five species of extrafloral nectaries plants. **Biotropica**, v. 53, n. 5, p. 1406-1414, 2021.

CAVENDER-BARES, Jeannine et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.

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

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

DONOSO, David A. Assembly mechanisms shaping tropical litter ant communities. **Ecography**, v. 37, n. 5, p. 490-499, 2014.

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

ESTRADA, Catalina; FERNÁNDEZ, Fernando. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). **Revista de Biología Tropical**, v. 47, n. 1-2, p. 189-201, 1999.

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.

FAITH, Daniel P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological conservation**, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.

FOREST, Félix et al. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. **Nature**, v. 445, n. 7129, p. 757-760, 2007.

HANSEN, Matthew C. et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. **science**, v. 342, n. 6160, p. 850-853, 2013.

LEE, Roger Ho et al. Secondary forest succession buffers extreme temperature impacts on subtropical Asian ants. **Ecological Monographs**, v. 91, n. 4, p. e01480, 2021.

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.

GONZÁLEZ, Clementina; MACIP-RÍOS, Rodrigo; SUAZO-ORTUÑO, Ileri. Phylogenetic structure and diversity among herpetofaunal communities along a successional gradient of a tropical dry forest in Mexico. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 20, n. 3, p. 249-255, 2022.

HÖLLDOBLER, B. ; WILSON, E. O. **The ants**. Harvard University Press: Cambridge, 1990.

KASPARI, M.; MAJER, J.D. Using ants to monitor environmental change. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T.R. (eds.). **Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington and London: Smithsonian Inst. Press, 2000.

MACHAC, Antonin et al. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. **Ecography**, v. 34, n. 3, p. 364-371, 2011.

MALHI, Yadvinder et al. Tropical forests in the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 39, p. 125-159, 2014.

MOREAU, Corrie S.; BELL, Charles D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240-2257, 2013.

MORLON, Hélène et al. Spatial patterns of phylogenetic diversity. **Ecology letters**, v. 14, n. 2, p. 141-149, 2011.

NORDEN, Natalia et al. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. **Ecology Letters**, v. 12, n. 5, p. 385-394, 2009.

NOOTEN, Sabine S.; LEE, Roger H.; GUÉNARD, Benoit. Evaluating the conservation value of sacred forests for ant taxonomic, functional and phylogenetic diversity in highly degraded landscapes. **Biological Conservation**, v. 261, p. 109286, 2021.

DE OLIVEIRA, Ana Paula Carneiro; BERNARD, Enrico. The financial needs vs. the realities of in situ conservation: an analysis of federal funding for protected areas in Brazil's Caatinga. **Biotropica**, v. 49, n. 5, p. 745-752, 2017.

OVERBECK, Gerhard E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and distributions**, v. 21, n. 12, p. 1455-1460, 2015.

PAGEL, Mark. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401,

n. 6756, p. 877-884, 1999.

PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.

POWELL, Scott. Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in *Cephalotes* ants. **Functional Ecology**, v. 22, n. 5, p. 902-911, 2008.

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.

REVELL, Liam J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in ecology and evolution**, n. 2, p. 217-223, 2012.

ROCHA, Franklin; LACHAUD, Jean-Paul; PÉREZ-LACHAUD, Gabriela. Myrmecophilous organisms associated with colonies of the ponerine ant *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae) nesting in *Aechmea bracteata* bromeliads: a biodiversity hotspot. **Myrmecological News**, 2020.

SALAS-LÓPEZ, Alex. Predicting resource use in ant species and entire communities by studying their morphological traits: Influence of habitat and subfamily. **Ecological Indicators**, v. 78, p. 183-191, 2017.

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.

SWENSON, Nathan G. **Functional and phylogenetic ecology in R**. Springer Science & Business Media, 2014.

WARD, Philip S. et al. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, v. 40, n. 1, p. 61-81, 2015.

WEBB, Campbell O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, p. 475-505, 2002.

WEISER, Michael D.; KASPARI, Michael. Ecological morphospace of New World ants. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 2, p. 131-142, 2006.

YOUNG, Truman P. Restoration ecology and conservation biology. **Biological conservation**, v. 92, n. 1, p. 73-83, 2000.

DIRZO, Rodolfo et al. **Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation**. Island Press, 2011.

GILLESPIE, T.; LIPKIN, B.; SULLIVAN, L.; BENOWITZ, D.; PAU, S.; KEPPEL,

G. The rarest and least protected forests in biodiversity hotspots. **Biodiversity and Conservation**, n. 21, p. 3597–3611. 2012.

GONZALEZ, A.; LOREAU, M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, n. 40, p. 393–414, 2009.

JANZEN, D. H. Tropical dry forests. The Most Endangered Major Tropical Ecosystem, pp. In: WILSON, E.O., **Biodiversity**. 1988.

LAURANCE, W. F, J. SAYER, AND K. G. CASSMAN. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. Trends. In: **Ecology and Evolution**, n. 29, p. 107–116, 2014.

LEAL, Inara R. et al. Ants of the Caatinga: diversity, biogeography, and functional responses to anthropogenic disturbance and climate change. In: **Caatinga**. Springer, Cham, 2017. p. 65-95.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE. 2003.

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.

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.

PORTILLO-QUINTERO, Carlos A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. Arturo. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological conservation**, v. 143, n. 1, p. 144-155, 2010.

RITO, K. F., V. ARROYO-RODRIGUES, R. T. QUEIROZ, I. R. LEAL, AND M. TABARELLI. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, n. 105, p.828–838, 2017.

SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, n. 24, p. 1–2, 1998.

SUNDERLAND, T. et al. Global dry forests: a prologue. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 1-9, 2015.

Tabela 1: Parcelas com idade de abandon e volume de biomassa vegetal de Caatinga estabelecidas em um gradiente de regeneração de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. Dados segundo Souza *et al.* (2019). As parcelas nomeadas com R indicam o gradiente de regeneração, enquanto as nomeadas com C inticam o tratamento controle.

Parcela	Idade (anos)	Biomassa (ton.ha-1)
R01	8	5.41
R02	11	5.92
R03	14	9.84
R04	21	8.72
R05	27	14.06
R06	39	33.81
R07	41	38.55
R08	44	18.96
R09	49	16.44
R10	54	18.56
C01	150	63.61
C02	150	75.1
C03	150	48.68
C04	150	20.42
C05	150	36.08

Tabela 2: Espécies de formigas coletadas com armadilhas de queda em parcelas estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. As parcelas nomeadas como (R) indicam as parcelas da regeneração, enquanto as nomeadas com (C) indicam o tratamento controle. Os espaços marcados com (x) indicam a parcela onde cada espécie ocorreu.

ESPÉCIES	PARCELAS														
	R01	R02	R03	R04	R05	R06	R07	R08	R09	R10	C01	C02	C03	C04	C05
Subfamília Dolichoderinae															
<i>Dolichoderus diversus</i>											x				
<i>Dorymyrmex</i> sp1		x													
<i>Dorymyrmex</i> sp2	x	x	x	x	x	x		x			x				x
<i>Dorymyrmex</i> sp3		x			x										
<i>Dorymyrmex</i> sp4		x	x												
<i>Dorymyrmex</i> sp5			x	x											
<i>Dorymyrmex</i> sp6				x	x										
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	x	x	x	x	x	x				x		x	x	x	
<i>Forelius</i> sp. 1			x	x	x	x	x			x		x	x		
<i>Forelius</i> sp. 2			x			x	x	x					x		
<i>Forelius</i> sp. 3		x		x					x	x				x	
<i>Linepithema</i> sp1			x		x						x		x		
Subfamília Ectatomminae															
<i>Ectatomma muticum</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Gnamptogenys striatula</i>						x		x		x		x			
<i>Gnamptogenys</i> sp1							x		x			x			
Subfamília Formicinae															
<i>Brachymyrmex</i> sp1										x		x			
<i>Camponotus crassus</i>							x	x	x						x
<i>Camponotus</i> px. <i>cingulatus</i>														x	
<i>Camponotus cingulatus</i>													x	x	
<i>Camponotus</i> sp1			x			x	x		x		x				
<i>Camponotus</i> sp2			x											x	
<i>Camponotus</i> sp3											x				
<i>Camponotus vittatus</i>						x						x			
<i>Myrmelachista</i> sp1												x			
Subfamília Heteroponerinae															
<i>Acanthoponera mucronata</i>							x								
Subfamília Myrmicinae															
<i>Acromyrmex rugosus</i>											x				
<i>Atta laevigata</i>					x										
<i>Atta sexdens</i>			x		x	x						x			
<i>Cephalotes pusillus</i>										x		x		x	
<i>Crematogaster</i> sp1	x			x			x		x		x			x	x
<i>Crematogaster</i> sp2							x					x		x	
<i>Cyphomyrmex transversus</i>		x				x			x	x		x		x	x
<i>Kalathomyrmex emeryi</i>										x					
<i>Mycetophylax</i> sp1														x	
<i>Pheidole</i> sp1	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
<i>Pheidole</i> sp2		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Pheidole</i> sp3								x							x
<i>Pheidole</i> sp4			x		x	x	x				x		x		

(Continuação)

(Continuação) **Tabela 2:** Espécies de formigas coletadas com armadilhas de queda em parcelas estabelecidas um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Buíque – PE. As parcelas nomeadas como (R) indicam as parcelas da regeneração, enquanto as nomeadas com (C) indicam o tratamento controle. Os espaços marcados com (x) indicam a parcela onde cada espécie ocorreu.

<i>Pheidole</i> sp5								x	x	x					
<i>Pheidole</i> sp6	x	x	x	x			x	x	x	x		x	x	x	
<i>Pheidole</i> sp7						x			x						x
<i>Pheidole</i> sp8	x	x		x	x		x	x	x	x		x	x	x	
<i>Pheidole</i> sp9						x		x	x						x
<i>Pheidole</i> sp10						x	x		x		x		x	x	
<i>Pheidole</i> sp11		x		x	x		x				x				x
<i>Pheidole</i> sp12							x				x				
<i>Pheidole</i> sp13					x	x	x						x		
<i>Pheidole</i> sp14	x			x											
<i>Pheidole</i> sp15					x		x						x		
<i>Solenopsis</i> sp1		x		x	x	x	x			x	x	x	x	x	x
<i>Solenopsis</i> sp2		x				x						x	x	x	
<i>Solenopsis</i> sp3	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Solenopsis</i> sp4	x			x		x		x		x					x
<i>Solenopsis</i> sp5				x			x			x					
<i>Solenopsis</i> sp6			x						x		x				
<i>Solenopsis</i> sp7		x	x			x			x		x				
<i>Solenopsis tridens</i>			x			x						x			
<i>Solenopsis virulens</i>		x		x	x						x			x	x
<i>Trachymyrmex</i> sp1					x				x		x				
<i>Trachymyrmex</i> sp2													x		
<i>Wasmannia auropunctata</i>													x		
Subfamília Ponerinae															
<i>Dinoponera quadriceps</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Neoponera villosa</i>										x					
<i>Platythyrea</i> sp1						x									
Subfamília Pseudomyrmecinae															
<i>Pseudomyrmex</i> sp1													x		
<i>Pseudomyrmex</i> sp2									x						

Tabela 3: Índices de diversidade filogenética e funcional utilizados para caracterizar a comunidades de formigas da Caatinga (Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, NE do Brasil) com suas descrições.

Métrica de diversidade	Descrição
Diversidade filogenética	
DP de Faith	Comprimento total do ramo (tempo de divergência) da árvore filogenética que liga todas as espécies representadas na comunidade. Não ponderada pela abundância.
Distância média entre pares (MPD)	Distância filogenética média (em milhões de anos) entre dois indivíduos selecionados aleatoriamente dentro de uma parcela específica (considerando coespecíficos). Abundância ponderada.
Distância média do táxon mais próximo (MNTD)	Distância filogenética média (em milhões de anos) que separa cada indivíduo da comunidade de seu parente heteroespecífico mais próximo. Abundância ponderada.
Índice de Relacionamento líquido (NRI)	Quantifica a estrutura de uma filogenia de amostra derivada da distância filogenética média, consequentemente capturando o grau de agrupamento da filogenia da raiz às folhas terminais. Abundância ponderada.
Índice do táxon mais próximo (NTI)	Quantifica a estrutura terminal da filogenia da amostra, portanto, captura apenas o agrupamento dos nós terminais na árvore. Abundância ponderada.
Diversidade funcional	
DF de Petchey e Gaston	Comprimento total do ramo do dendrograma funcional que resulta quando as espécies são agrupadas no espaço de características. Não ponderada pela abundância.
Distância média entre pares com dados funcionais (FD-MPD)	Distância funcional média entre dois indivíduos selecionados aleatoriamente dentro de uma parcela específica (considerando coespecíficos). Abundância ponderada.
Distância média do táxon mais próximo com dados funcionais (FD-MNTD)	Distância funcional média que separa cada indivíduo na comunidade de seu parente co-ocorrente mais próximo. Abundância ponderada.
Índice de Relacionamento líquido com dados funcionais (FD-NRI)	Quantifica a estrutura de um dendrograma funcional de amostra derivado da distância funcional média, consequentemente capturando o grau de agrupamento do dendrograma funcional da raiz às folhas terminais. Abundância ponderada.
Índice do táxon mais próximo com dados funcionais (FD-NTI)	Quantifica a estrutura terminal do dendrograma funcional de amostra, portanto, captura apenas o agrupamento dos nós terminais no dendrograma funcional. Abundância ponderada.

Tabela 4: Atributos morfológicos avaliados no estudo para caracterizar a diversidade funcional de comunidades de formigas da Caatinga amostradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, nordeste do Brasil), sua definição e relação com funções ecossistêmicas.

Característica	Significado funcional	Referência	Definição
Tamanho do corpo (comprimento de Weber)	Fortemente correlacionado com muitos traços fisiológicos, ecológicos e de história de vida, incluindo o uso de recursos	Kaspari e Weiser, 1999 , Bihn e outros, 2010	Comprimento diagonal do mesossoma no perfil, a partir do encontro entre o pronoto e escudo cervical até o ângulo basal posterior da metapleura
Comprimento relativo do olho	Provavelmente correlacionado com o principal período de forrageamento (dia vs. noite)	Bihn e outros, 2010	Razão entre o comprimento do olho e o comprimento do mesossoma
Comprimento relativo do escape	Possivelmente correlacionado com a capacidade de receber informações quimiossensoriais. Formigas com escapos longos podem ser mais sensíveis a trilhas de feromônio.	Weiser e Kaspari, 2006	Razão entre o comprimento do escapo e o comprimento do mesossoma
Comprimento relativo da mandíbula	Possível indicador de estilo de vida predatório e, portanto, tipos de recursos consumidos	Weiser e Kaspari, 2006	Relação entre o comprimento da mandíbula e o comprimento do mesossoma
Comprimento relativo do clipeo	Correlacionado com a capacidade de sucção e comportamento de alimentação líquida	Davidson e outros, 2004	Razão entre o comprimento do clipeo e o comprimento do mesossoma
Comprimento relativo da perna	Possivelmente correlacionado com o modo de aquisição de recursos e eficiência de forrageamento, bem como com a capacidade de lidar com a temperatura da superfície de forrageamento	Kaspari e Weiser, 1999 , Bihn e outros, 2010	Razão entre o comprimento da perna (comprimento combinado do fêmur e da tíbia) e o comprimento do mesossoma

Tabela 5: Resultados das regressões lineares entre os índices de diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas amostradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. Os sinais positivos e negativos retratam a direção do relacionamento. A ausência de qualquer sinal significa que não houve relação significativa.

Diversidade Filogenética	Biomassa (ton.ha-1)	r²
PD	+	0,360
MPD	-	0,224
NRI	<i>NA</i>	0,150
MNTD	<i>NA</i>	-0,053
NTI	<i>NA</i>	0.004

Diversidade Funcional		
FD	+	0,317
FD.MPD	<i>NA</i>	0,047
FD.NRI	<i>NA</i>	-0,076
FD.MNTD	<i>NA</i>	-0,049
FD.NTI	<i>NA</i>	-0,013

Tabela 6: Sinal filogenético quantificado pelo λ de Pagel ($p < 0,05$) dos atributos funcionais das formigas amostradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Traço Funcional	λ de Pagel
Comprimento de Webber	0.00001
Comprimento relativo do olho	1
Distância entre os olhos	0.08689
Comprimento relativo do clipeo	0.00071
Largura relativa do clipeo	0.02969
Comprimento relativo da mandíbula	0.1558
Comprimento relativo do escapo	0.0022
Comprimento relativo da perna	0.00046

Figura 1. Relação entre os índice de diversidade filogenética de Faith (PD) da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

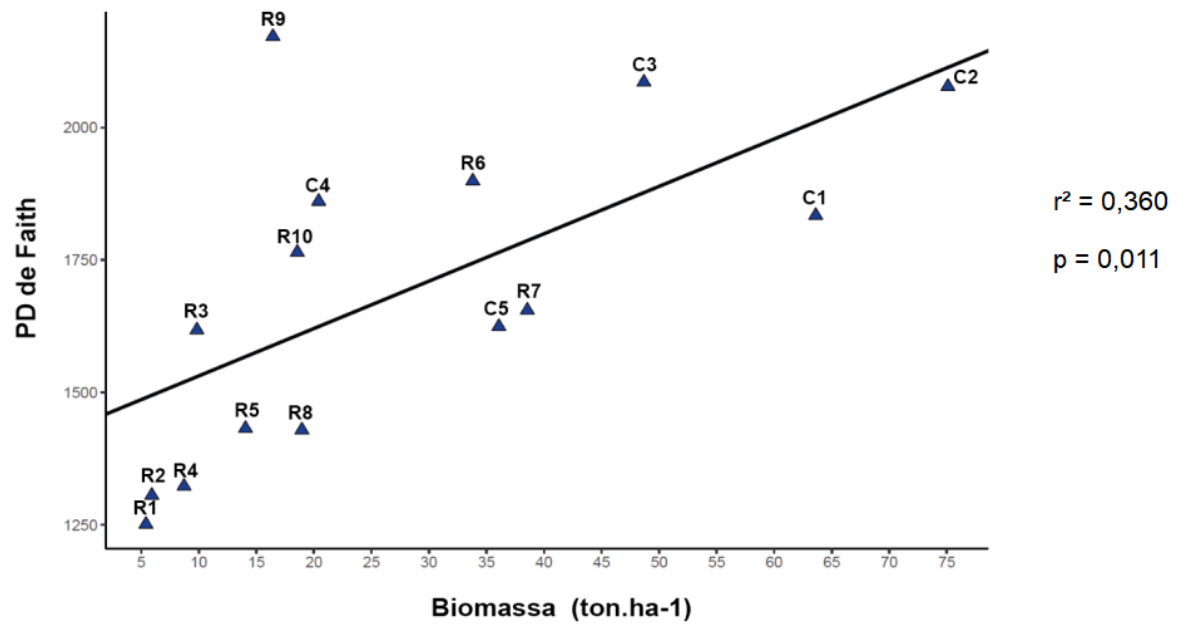


Figura 2. Relação entre os índice de diversidade filogenética Distância Média entre pares (MPD) da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

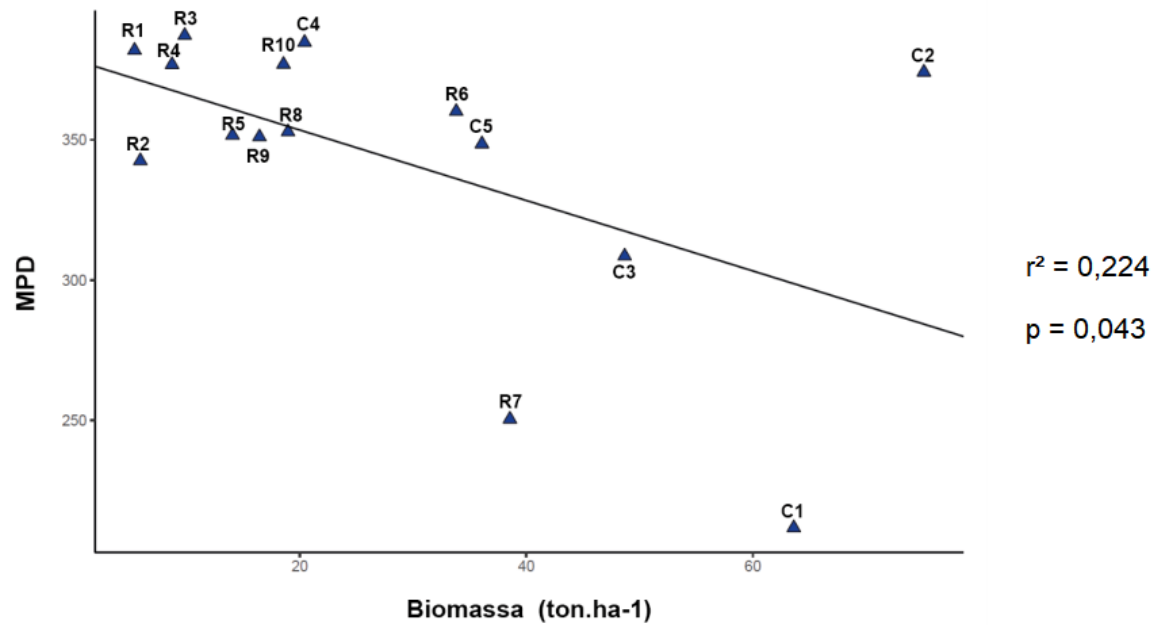


Figura 3. Relação entre os índice de diversidade filogenética Índice de Parentesco Líquido (NRI) da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. As parcelas com valores menores que zero (dentro do retângulo verde) indicam que possuem clados mais dispersos filogeneticamente. As parcelas fora do retângulo, são compostas por clados filogeneticamente agrupados. O (*) no valor de 'p' indica que, apesar de não ter sido estatisticamente significativo, consideramos os resultados desta regressão como biologicamente importante para a discussão.

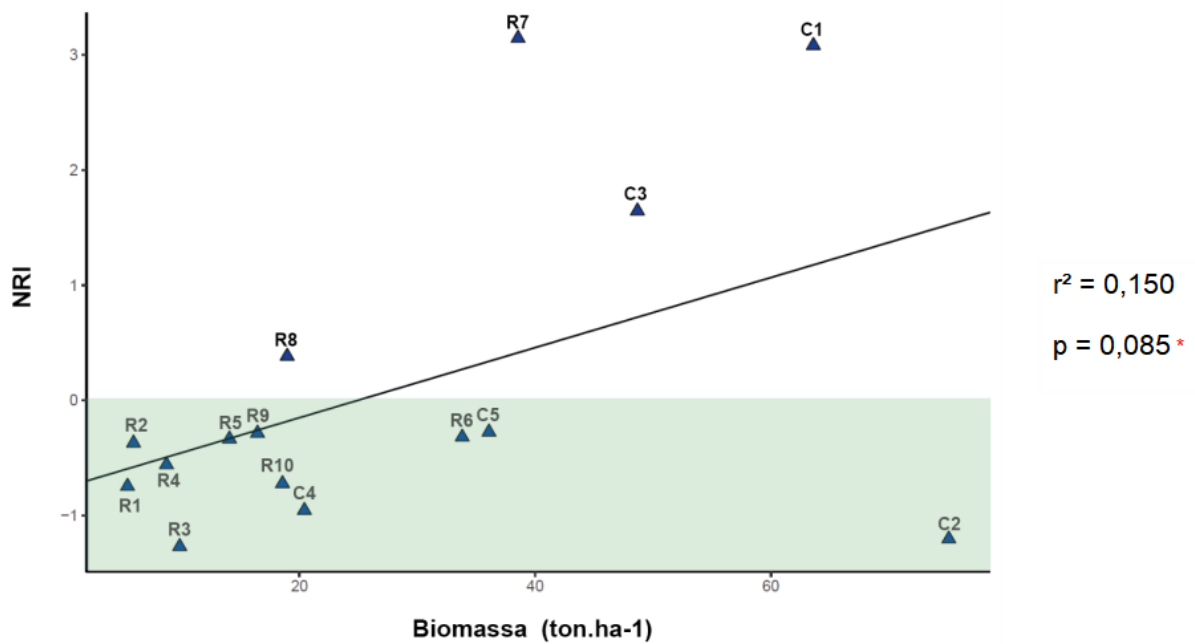


Figura 4. Relação entre o índice de diversidade funcional de Petchey & Gaston da comunidade de formigas e a biomassa das parcelas de regeneração (R) e controle (C) amostradas em vegetação de Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

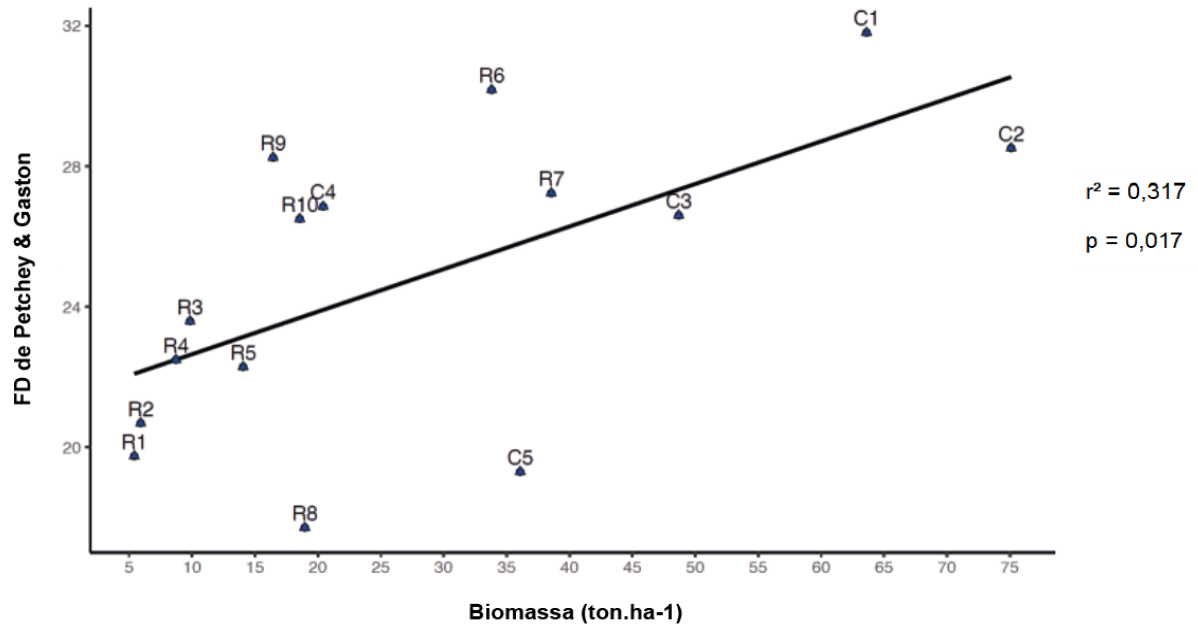


Figura 5. Exemplo de uma das 1000 árvores filogenéticas construídas a partir das espécies de formigas estudadas neste trabalho. As espécies destacadas com uma estrela representam clados recuperados no processo de regeneração.

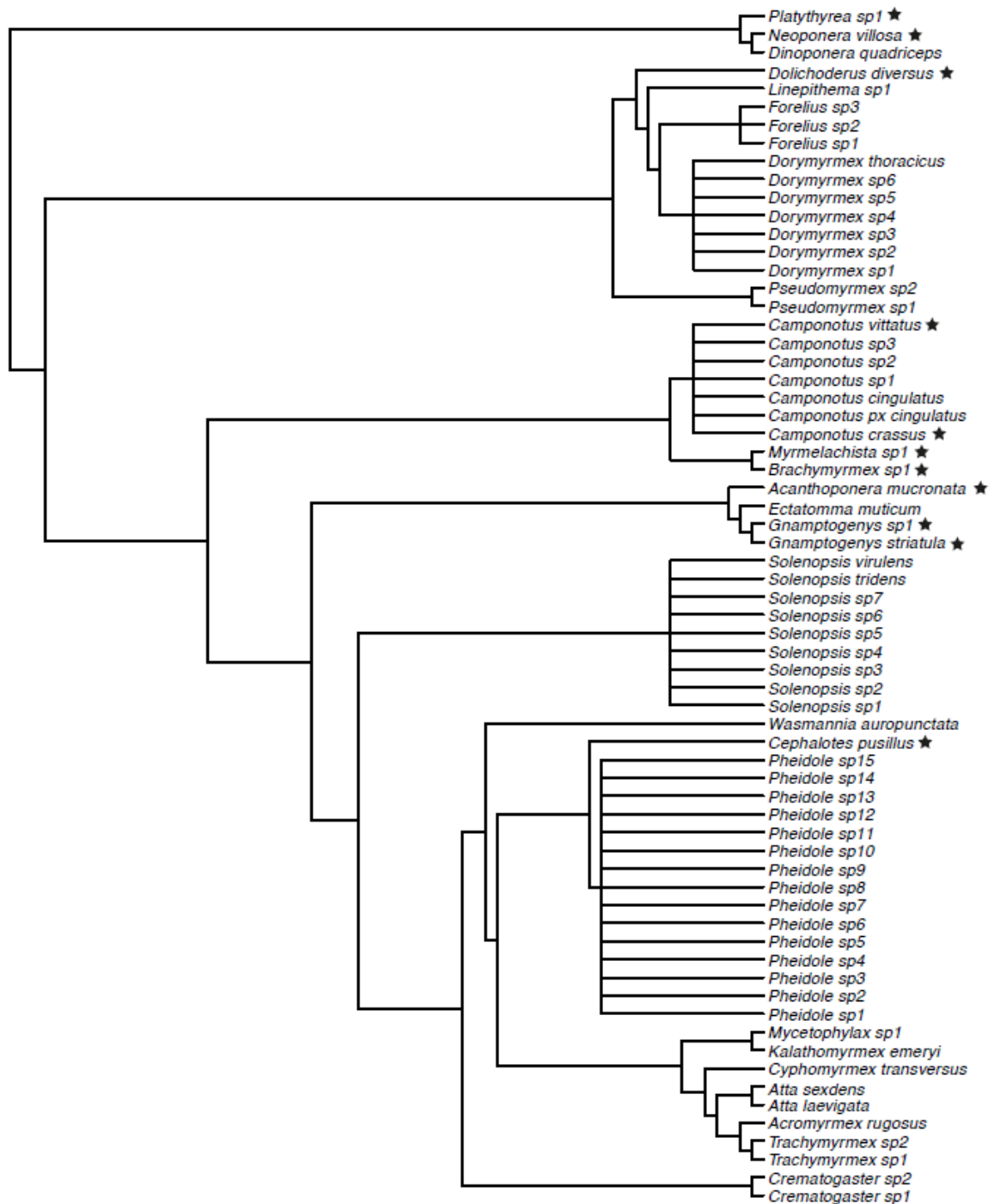
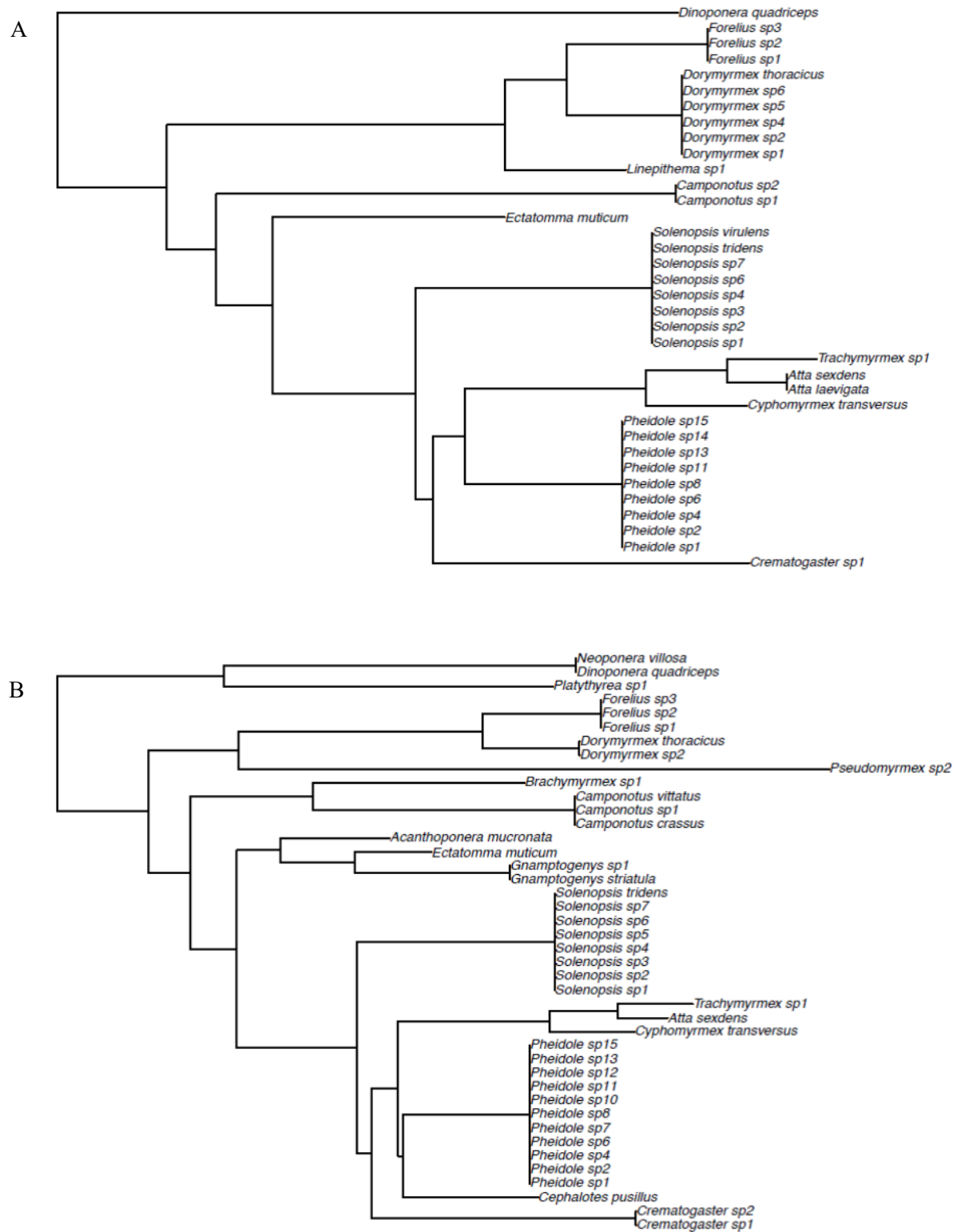


Figura 6. Comparativo entre o parentesco filogenético das espécies de formigas encontradas ao longo da cronossequência. A) árvore filogenética construída a partir das espécies que ocorrem nas parcelas menos regeneração; B) árvore filogenética construída a partir das espécies que ocorrem nas parcelas mais regeneradas.



4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho avaliou a diversidade filogenética e funcional da comunidade de formigas da Caatinga ao longo de uma cronosequência de tempo de abandono após agricultura de corte e queima para verificar se existe uma recuperação de grupos filogenéticos e funcionais perdidos com este tipo de perturbação. Os achados indicam relações positivas entre biomassa (i.e. uma medida de regeneração da vegetação) e alguns dos índices de diversidade filogenética e funcional avaliados (e.g. Diversidade filogenética de Faith (PD de Faith), distância média entre pares (MPD), distância média do táxon mais próximo (MNTD) e Diversidade Filogenética de Petchey e Gaston). Isso se deve, provavelmente, às condições ambientais mais favoráveis (menor temperatura e mais umidade) e maior quantidade e diversidade de recursos nas áreas com a vegetação mais madura, o que favorece a coocorrência de mais espécies nas comunidades, incluindo espécies de diferentes clados e com diferentes funções ecossistêmicas.

Também demonstramos que os atributos funcionais morfológicos analisados tem forte sinal filogenético, o que indica que grupos de formigas mais próximos filogeneticamente tem funções ecossistêmicas mais similares. Esses resultados em conjunto sugerem que a regeneração da vegetação da Caatinga pode recuperar clados e funções perdidos após a agricultura de corte e queima, mesmo mantendo a diversidade taxonômica da comunidade inalterada, ressaltando a importância de se avaliar diferentes dimensões de diversidade para conhecer a reorganização das comunidades em áreas em regeneração. Estudos futuros devem abordar a resiliência da Caatinga frente a outros tipos de perturbação e com outros grupos de organismos para avaliar a generalidade do padrão aqui descrito. Também recomendamos o uso de metodologias abrangentes, que busquem informações além de atributos taxonômicos como riqueza e composição de espécies, para o melhor entendimento dos processos de reestruturação e reorganização de comunidades biológicas ao longo do processo de regeneração da vegetação.

REFERÊNCIAS

ACKERLY, David D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S165-S184, 2003.

ALONSO, L. E. 2000. Ants as indicators of diversity. p. 80–88 In: AGOSTI, D.; J. D. MAJER; L. E. ALONSO; T. SCHULTZ (eds.). **Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Smithsonian Institution Press: Washington, 2000.

AGOSTI, Donat et al. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. **Smithsonian Institution, Washington DC**, n. 9, p. 280, 2000.

ANDERSEN, A.N. Global ecology of rainforest ants - functional groups in relations to environmental stress and disturbance. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T.R. (eds.). **Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington and London: Smithsonian Inst. Press, 2000.

ANDERSEN, Alan N. et al. Use of terrestrial invertebrates for biodiversity monitoring in Australian rangelands, with particular reference to ants. **Austral ecology**, v. 29, n. 1, p. 87-92, 2004.

ARNAN, Xavier et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, v. 631, p. 429-438, 2018.

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

BESTELMEYER, Brandon T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal ecology**, v. 69, n. 6, p. 998-1009, 2000.

BUSTOS, Javier; ULLOA-CHACÓN, Patricia. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). **Revista de Biología Tropical**, p. 259-266, 1996.

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

BOLTON, B. **Identification guide to ant genera of the world**. Harvard University Press: Cambridge, 1994.

BROWN JR., K. S. Conservation of neotropical environments: Insects as Indicators. Pp. 349-404. In: COLLINS, N. M.; J. A. THOMAS (eds.). **The conservation of insects and their habitats**. Academic Press, London, 1991.

BROWN JR., K. S. & A. V. L. FREITAS. 2000b. Atlantic Forest Butterflies: Indicators for Landscape Conservation. **Biotropica**, n. 32, v. 4b, p. 934–956, 2000a.

BROWN JR, Keith S.; FREITAS, André VL. Diversidade de Lepidoptera em Santa Teresa, Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 11, n. 12, p. 71-118, 2000.

CARROLL, C. R.; D. H. JANZEN. Ecology of foraging by ants. **Annual review of ecology and systematics**, n. 4, p. 231-257, 1973.

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.

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

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

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.

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.

DINGLE, H.; CARROL, S. P.; LOYE, J. E. Conservation, behavior and 99 % of the world's biodiversity is our ignorance really bliss? In: CLEMMONS, J. R.; BUCHHOLZ, R. (Eds.). **Behavioral approaches to conservation in the wild**. p. 72-92. 1997.

DIRZO, Rodolfo et al. **Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation**. Island Press, 2011.

ESTRADA, Catalina; FERNÁNDEZ, Fernando. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). **Revista de Biología Tropical**, v. 47, n. 1-2, p. 189-201, 1999.

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.

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

FITTKAU, E. J.; H. KLINGE. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. **Biotropica**, n. 5, p. 2-14, 1973.

FREITAS, A. V. L., LEAL, I. R., UEHARA-PRADO, M., IANNUZZI, L. **Insetos como indicadores de conservação da paisagem. Biologia da conservação: essências** (ROCHA C. F. D., BERGALLO, H.G., VAN SLUYS, M., ALVES, M. A. S (eds.). Rima: São Carlos, 2006. p. 357-384

FAITH, Daniel P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological conservation**, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.

FRANKLIN, Jerry 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.

GILLESPIE, T.; LIPKIN, B.; SULLIVAN, L.; BENOWITZ, D.; PAU, S.; KEPPEL, G. The rarest and least protected forests in biodiversity hotspots. **Biodiversity and Conservation**, n. 21, p. 3597–3611. 2012.

GONZÁLEZ, Clementina; MACIP-RÍOS, Rodrigo; SUAZO-ORTUÑO, Ileri. Phylogenetic structure and diversity among herpetofaunal communities along a successional gradient of a tropical dry forest in Mexico. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 20, n. 3, p. 249-255, 2022.

HANSEN, M. C. et al. High-Resolution Global Maps. 2021.

HÖLLDOBLER, Bert et al. **The ants**. Harvard University Press, 1990.

JANZEN, D. H. Tropical dry forests. The Most Endangered Major Tropical Ecosystem, pp. In: WILSON, E.O., **Biodiversity**. 1988.

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.

NEVES, Frederico 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.

JEANNE, R. L. A latitudinal gradient in rates of ant predation. **Ecology**, n. 60, p. 1211-1224, 1979.

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, Teegalapalli; VEERASWAMI, Gopi Govindhan; SAMAL, Prasanna Kumar. Forest recovery following shifting cultivation: an overview of existing research. **Tropical Conservation Science**, v. 2, n. 4, p. 374-387, 2009.

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

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.

KASPARI, M.; MAJER, J.D. Using ants to monitor environmental change. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T.R. (eds.). **Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington and London: Smithsonian Inst. Press, 2000.

KERR, J. T.; SUGAR, A.; PACKER, L. Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. **Conservation Biology**, v.14. p. 1726-1734. 2000.

LAURANCE, W. F, J. SAYER, AND K. G. CASSMAN. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. Trends. In: **Ecology and Evolution**, n. 29, p. 107–116, 2014.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. **Biotropica**, n. 47, p. 468–474. 2015.

LEAL I R.. Diversidade de formigas em diferentes unidades de paisagem da Caatinga. In: LEAL I R, TABARELLI M, SILVA J M C (eds). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. p. 804.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S.. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica**, n. 30, p. 170-178, 1998.

LEAL, I. R.. Dispersão de sementes por formigas na caatinga. In LEAL, I. R.; M. TABARELLI; SILVA, J. M. C. (eds.). In: **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Editora universitária da UFPE, 2003a. p: 593 – 627.

LEAL, Inara R.; WIRTH, Rainer; TABARELLI, Marcelo. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 516-528, 2014.

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.

LINDENMAYER, D. B. Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. **Forest Ecology and Management**, n.115, p. 277-287. 1999.

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.

MACKESY, Charlie. **The boy, the mole, the fox and the horse**. Random House, 2019.

MALHI, Yadvinder et al. Tropical forests in the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 39, p. 125-159, 2014.

MONAMY, Vaughan; FOX, Barry 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.

OLIVEIRA, Fernanda MP 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.

OLIVEIRA, Ana Paula Carneiro; BERNARD, Enrico. The financial needs vs. the realities of in situ conservation: an analysis of federal funding for protected areas in Brazil's Caatinga. **Biotropica**, v. 49, n. 5, p. 745-752, 2017.

OVERBECK, Gerhard E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and distributions**, v. 21, n. 12, p. 1455-1460, 2015.

PASSERA, Luc; ARON, Serge. **Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution**. NRC Research Press, 2005.

PEARSON, D. L. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. London*, n.345, p. 75-79, 1994.

PEARSON, David L.; CARROLL, Steven S. Global patterns of species richness: spatial models for conservation planning using bioindicator and precipitation data. **Conservation biology**, v. 12, n. 4, p. 809-821, 1998.

PEARSON, David L.; CASSOLA, Fabio. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. **Conservation Biology**, v. 6, n. 3, p. 376-391, 1992.

PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PHILPOTT, Stacy M. et al. Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. **Ant ecology**, v. 1, p. 137-156, 2010.

PORTILLO-QUINTERO, C. A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological Conservation**, n. 143(1), p. 144-155. 2010.

PULSFORD, Stephanie A.; LINDENMAYER, David B.; DRISCOLL, Don A. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. **Biological Reviews**, v. 91, n. 1, p. 148-167, 2016.

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.

RAINIO, Johanna; NIEMELÄ, Jari. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. **Biodiversity & Conservation**, v. 12, n. 3, p. 487-506, 2003.

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

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

ROBERTS, J. Timmons; HEITHAUS, E. Raymond. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. **Ecology**, v. 67, n. 4, p. 1046-1051, 1986.

SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, n. 24, p. 1–2, 1998.

SUNDERLAND, T. et al. Global dry forests: a prologue. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 1-9, 2015.

SALAS-LÓPEZ, Alex. Predicting resource use in ant species and entire communities by studying their morphological traits: Influence of habitat and subfamily. **Ecological Indicators**, v. 78, p. 183-191, 2017.

SCHULTZ, T.R.; MCGLYNN, P.M. The interactions of ants with other organisms. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T.R. (eds.). **Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington and London: Smithsonian Inst. Press, 2000.

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, Victor E. Ecological succession: 1. Stream fishes and the method of physiographic analysis. **The Biological Bulletin**, v. 21, n. 1, p. 9-35, 1911.

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

SWENSON, Nathan G. **Functional and phylogenetic ecology in R**. Springer Science & Business Media, 2014.

WEBB, Campbell O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WEBB, Campbell O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEIHER, Evan; KEDDY, Paul A. The assembly of experimental wetland plant communities. **Oikos**, p. 323-335, 1995.

WEISER, Michael D.; KASPARI, Michael. Ecological morphospace of New World ants. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 2, p. 131-142, 2006.

WILSON, Edward O. The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). **Conservation biology**, p. 344-346, 1987.

YOUNG TP. 2000. Restoration ecology and conservation biology. **Biological conservation**, Cambridge, v.92, n.1, p.73-83.