



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

CENTRO DE BIOCÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

JÔNATAS LEVI GOMES DA SILVA

**SERVIÇOS DE PROTEÇÃO ANTI-HERBIVORIA PRESTADOS POR FORMIGAS
EM UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE CAATINGA**

Recife

2020

JÔNATAS LEVI GOMES DA SILVA

**SERVIÇOS DE PROTEÇÃO ANTI-HERBIVORIA PRESTADOS POR FORMIGAS
EM UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia de populações e comunidades

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Inara Roberta Leal

Coorientadora: Dr^ª. Fernanda Maria Pereira de Oliveira

Recife

2020

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso
(CRB4 1728)

Silva, Jônatas Levi Gomes da

Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de caatinga / Jônatas Levi Gomes da Silva – 2020.

38 f.: fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Coorientadora: Fernanda Maria Pereira de Oliveira

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2020. Inclui referências.

1. Florestas tropicais sazonalmente secas 2. Serviços ecossistêmicos 3. Sucessão secundária I. Leal, Inara Roberta (orient.) II. Oliveira, Fernanda Maria Pereira de (coorient.) III. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2020-107

JÔNATAS LEVI GOMES DA SILVA

**SERVIÇOS DE PROTEÇÃO ANTI-HERBIVORIA PRESTADOS POR FORMIGAS
EM UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

APROVADA EM: 17/02/2020

BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dra. Inara Roberta Leal - UFPE

Prof. Dr. Xavier Arnan Viadiu

Prof. Dr. Bruno Karol Cordeiro Filgueiras

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por sempre ter me dado forças para chegar até aqui. Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES e ao Projeto Ecológico de Longa Duração - PELD Catimbau pela concessão da bolsa e pelo financiamento para realização deste trabalho. Agradeço a minha orientadora Prof^ª. Dra. Inara Roberta Leal, por ter me concedido a oportunidade de ingressar no mestrado sob sua orientação que segue desde o período da graduação, e por todo suporte concedido até o momento. Agradeço a minha coorientadora Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira, por ter me ajudado desde a estruturação do projeto até a fase final com suas colaborações nas correções e ajuda na análise de dados. Agradeço a Haymée Nascimento de Alencar pelo seu companheirismo, por sua ajuda na coleta de dados e em diversas outras ocasiões. Agradeço a Ronald Noutcheu, Thiago Lima e Genifer Ranile, pela ajuda na coleta de dados. Aos meus pais Carlos e Gizélia e toda minha família por ter me ajudado e dado suporte para chegar até aqui. E a todos que de alguma forma colaboraram para a execução deste trabalho.

RESUMO

Assim como acontece em diversos ecossistemas tropicais, em decorrência de perturbações antrópicas, áreas de Caatinga foram substituídas por outro tipo de uso do solo e depois foram abandonadas, estando atualmente em processos de sucessão secundária. Contudo, pouco se sabe como se dá a sucessão em vegetação de Caatinga. Além disso, também não se sabe se serviços ecossistêmicos perdidos devido a perturbações antrópicas são recuperados durante a sucessão, nem mesmo em florestas úmidas onde os estudos de sucessão são comuns. Deste modo, este trabalho se propôs a verificar como se dão as interações plantas-formigas e se os serviços anti-herbivoria prestados por formigas a plantas com nectários extraflorais (NEFs) são restabelecidos ao longo de um gradiente sucessional na Caatinga. Para isso, foram marcadas 10 parcelas de 0,1 ha, as quais foram previamente utilizadas para agricultura de corte-e-queima e em seguida foram abandonadas e estão regenerando de 9 a 55 anos (i.e. cronosequência) e quatro parcelas de 0,1 ha onde não há registro de corte raso da vegetação nos últimos 150 anos. Em cada parcela foram estimadas a riqueza de espécies de formigas, o número de interações entre espécies de plantas portadoras de nectários extraflorais e espécies de formigas e a qualidade do serviço de proteção anti-herbivoria prestados pelas espécies de formigas medido através do ataque a herbívoros simulados. Foi observado um total de 533 interações entre plantas com NEF e formigas, envolvendo 463 plantas de 17 espécies e 19 espécies de formigas. A família de plantas com NEF dominante foi Fabaceae (12 espécies), seguida de Euphorbiaceae (4 espécies) e Cactaceae (1 espécie). *Camponotus crassus*, *Dorymyrmex thoracicus* e *Cephalotes pusillus* foram as espécies mais abundantes. Com relação ao serviço de proteção anti-herbivoria, oferecemos 5400 cupins sobre 360 plantas com NEFs, desse total, foram registrados 69 ataques (1,27%), os quais foram desferidos por indivíduos de 10 espécies de formigas, sendo as espécies com maior número de ataques *Camponotus crassus* (29) seguida de *Dorymyrmex thoracicus* (18). Não observamos diferença significativa no número de interações entre plantas portadoras de NEFs e formigas, riqueza e composição de espécies formigas ao longo do gradiente de sucessão, assim como no tempo de ataque das espécies de formigas. Entretanto, a taxa de ataque aumentou ao longo do gradiente sucessional. Nossos resultados corroboraram nossa hipótese parcialmente, evidenciando que a medida que as áreas são regeneradas, os serviços prestados por formigas são recuperados.

Palavras-chave: Serviços ecossistêmicos. Sucessão secundária. Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

ABSTRACT

As in many tropical ecosystems, due to anthropogenic disturbances, areas of Caatinga were replaced by another kind of land use and then abandoned, currently in the process of secondary succession. However, little is known about the succession of Caatinga vegetation. In addition, it also does not know whether ecosystem services lost due to anthropogenic disturbances are recovered during a succession, not even in rainforests where succession studies are common. Thus, the objective of this work is to verify whether, and how, ant-plant interactions and anti-herbivory services provided by ants to EFN-bearing plants are reestablished in a successional gradient in Caatinga forest. For this, 10 plots of 0.1 ha were marked, which were previously used for slash-and-burn agriculture and then abandoned and are regenerating from 9 to 55 years (i.e. chronosequence) and four plots of 0.1 ha where there is no record of clear cutting of vegetation in the last 150 years. In each plot, the richness, number of interactions of EFN-bearing plants and ants species, and the quality of the anti-herbivory protection service provided by ants, were estimated. A total of 533 interactions between EFN-bearing plants and ants were recorded, involving 463 plants of 17 species and 19 species of ants. The most abundant family of EFN-bearing plants was Fabaceae (12 species), followed by Euforbiaceae (4 species) and Cactaceae (1 species). *Camponotus crassus*, *Dorymyrmex thoracicus* and *Cephalotes pusillus* were the most abundant species. Regarding the anti-herbivory protection service, we offer 5400 termites on 360 EFN-bearing plants, 69 attacks (1.27%) were recorded, which were carried out by 10 species of ants, being the species with the highest number of attacks *Camponotus crassus* (29) followed by *Dorymyrmex thoracicus* (18). We did not observe significant difference in the number of interactions, richness and composition of ant species along the gradient of succession, as well as in time of attack of the ant species. However, the attack rate increased over the successional gradient. Our results partially corroborate our hypothesis, showing that as the areas are regenerated, the services provided by ants are recovered.

Key-words: Ecosystem services. Secondary succession. Seasonally Dry Tropical Forests.

LISTA DE FIGURAS

Artigo

- FIG. 1 - Taxa de ataque de cupins por formigas em plantas portadoras de nectários extraflorais em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. 37
- FIG. 2 - Tempo (em minutos) desde a oferta de cupins como herbívoros simulados até o ataque por formigas em plantas portadoras de nectários extraflorais em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. 37
- FIG. 3 - Número de interações entre formigas e plantas portadoras de nectários extraflorais de acordo com o período fenológico em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. 38
- FIG. 4 - Tempo de ataque por formigas a cupins oferecidos como herbívoros simulados em plantas portadoras de nectários extraflorais de acordo com o período fenológico em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. 38

LISTA DE TABELAS

Artigo

- Tabela 1 - Espécies e famílias de plantas portadoras de nectários extraflorais em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil..... 35
- Tabela 2 - Número de interações e número de ataques de cada espécie de formiga amostrada em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. 36
- Tabela 3 - Resultado da Análise de Correspondência Canônica (CCA) utilizado para testar a influência da biomassa sobre a comunidade formigas em um gradiente sucessional em áreas de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil..... 36

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	12
2.1	<i>Perturbações antrópicas e a sucessão secundária</i>	12
2.2	<i>Florestas tropicais sazonalmente secas - Caatinga</i>	14
2.3	<i>Serviços ecossistêmicos e a sucessão secundária na Caatinga</i>	16
3	SERVIÇOS DE PROTEÇÃO ANTI-HERBIVORIA PRESTADOS POR FORMIGAS EM UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE CAATINGA	19
3.1	MATERIAIS E MÉTODOS	22
3.1.1	<i>Área de estudo</i>	22
3.1.2	<i>Desenho amostral</i>	22
3.1.3	<i>Análise de dados</i>	24
3.2	RESULTADOS	25
3.3	DISCUSSÃO	26
	REFERÊNCIAS	29

1 INTRODUÇÃO

Em decorrência das perturbações antrópicas, diversos ecossistemas ao redor do globo se encontram ameaçados devido à perda de suas áreas originais para outro tipo do uso do solo. Na maior parte das vezes, o destino dessas áreas, antes ocupadas por vegetação nativa, é a agricultura e a pecuária extensiva, atividades já bem conhecidas por seus elevados danos aos ecossistemas. Após consecutivos ciclos dessas atividades, frequentemente ocorre a queda da produtividade, ocasionando assim o abandono das áreas. Como consequência, as áreas abandonadas têm aumentado em sua extensão em todo o globo, dando início a processos de sucessão secundária.

Embora as extensões das florestas secundárias tenham aumentado durante o último século, levando também ao aumento dos estudos sobre sucessão secundária, ainda existem lacunas sobre as dinâmicas florestais e seus processos ecossistêmicos, principalmente ao que se diz respeito aos serviços e funções ecossistêmicas. A maior parte dos estudos realizados sobre sucessão secundária indicam que no decorrer da sucessão, tanto para comunidades de plantas como de animais, ocorre um aumento da riqueza de espécies e uma substituição direcional de espécies colonizadoras e generalistas por espécies competidoras e especializadas. No entanto, é necessário entender se essas mudanças se traduzem na recuperação de funções e serviços ecossistêmicos ao longo da sucessão.

Grande parte da literatura sobre sucessão secundária está focada em florestas úmidas. No entanto, florestas secas ao redor do globo estão entre os ecossistemas mais ameaçados atualmente, principalmente porque são muito populosas, e a sua vegetação e clima facilitam a agricultura e a criação de animais. A Caatinga, um tipo de floresta tropical sazonalmente seca, possui uma das mais elevadas densidades populacionais humanas e apenas 40% da sua cobertura original. Ela pode ser considerada um sistema socioecológico dependente do extrativismo, no qual grande parte dos nutrientes do solo e da vegetação são continuamente perdidos através da produção agrícola e animal, mas quase nunca reintroduzidos no sistema por técnicas de manejo. Em função disso, após o uso do solo para a agricultura e pecuária durante algum tempo, tais áreas são abandonadas, dando origem a florestas secundárias. Embora existam alguns poucos estudos avaliando como a vegetação da Caatinga se recupera ao longo da sucessão, há pouca informação sobre se, e como, as interações bióticas associadas a essa vegetação e os serviços providos por essas interações são recuperados ao longo da sucessão de áreas abandonadas.

Um exemplo de interação biótica existente na Caatinga se dá entre plantas e formigas. As relações entre plantas e formigas são muito frequentes e diversas e representam um elevado grau de importância. Como exemplo, podemos citar a relação existente entre formigas e plantas portadoras de nectários extraflorais. Essas interações são bastante usadas em estudos que avaliam como mutualismos são variáveis no tempo e no espaço ou como mutualismos respondem a fatores bióticos.

Este trabalho se propôs a verificar como as interações entre plantas com nectários extraflorais e formigas, e os serviços de proteção contra herbívoros prestados por formigas a essas plantas são afetados ao longo da sucessão secundária da Caatinga. As formigas que interagem com plantas portadoras de nectários extraflorais desempenham um importante papel para as plantas. Ao se alimentarem do néctar extrafloral que lhe são ofertados, as formigas oferecem proteção contra o ataque de herbívoros, diminuindo assim as taxas de herbivoria e auxiliando no desenvolvimento e na reprodução das plantas. Considerando que cerca de 30% da flora da Caatinga é composta por plantas com nectários extraflorais, uma eventual ruptura dessas interações mutualísticas e a não recuperação dos serviços prestados pelas formigas ao longo da sucessão podem influenciar a comunidade de plantas, o que pode conseqüentemente alterar as trajetórias sucessionais da flora da Caatinga. Nossos resultados poderão ajudar na compreensão das dinâmicas de regeneração natural em florestas tropicais sazonalmente secas, mais especificamente na Caatinga, após distúrbios antrópicos, colaborando para o entendimento sobre o comportamento das comunidades vegetais, animais e suas interações.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 *Perturbações antrópicas e a sucessão secundária*

Durante o último século, paisagens naturais de cobertura vegetal contínua foram transformadas em remanescentes de florestas secundárias imersas em matrizes antrópicas em um processo mais conhecido como perda e fragmentação de habitats. A perda e a fragmentação de habitats estão entre as maiores ameaças à biodiversidade (LAURANCE *et al.* 2011), estando diretamente relacionadas às atividades humanas, tais como extração de madeira, agricultura, pecuária e construção de estradas, além do aumento de incêndios e da caça (LAURANCE & PERES 2006; TABARELLI *et al.* 2010). O Brasil, por exemplo, durante as últimas três décadas (período entre 1985 e 2017) perdeu cerca de 71 milhões de hectares de florestas, resultado proveniente do crescimento da agricultura e pecuária (Projeto MapBiomas). Como consequência, as paisagens antrópicas, resultantes dessa conversão, cobrem agora grandes áreas na maioria das biotas tropicais terrestres (LAURANCE *et al.* 2014).

Em decorrência dos distúrbios provenientes da perda e fragmentação de habitat, muitas espécies tiveram suas populações drasticamente reduzidas a ponto de, em alguns casos, chegarem a se extinguir localmente (DIRZO & RAVEN 2003). Experimentos realizados em paisagens fragmentadas de diversos biomas e diferentes escalas durante um período de 35 anos demonstraram que a fragmentação de habitat ocasiona uma redução de 13% a 75% da biodiversidade (HADDAD *et al.* 2015). Como resultado, comunidades biológicas são simplificadas e homogeneizadas em decorrência da perda de espécies e adicionalmente da perda de funções e serviços ecossistêmicos (LÔBO *et al.* 2011; HADDAD *et al.* 2015). Embora o desmatamento tenha sofrido uma leve queda nos últimos anos, o ritmo em que áreas de florestas tem sido substituídas por matrizes antrópicas segue de maneira alarmante (ASSIS *et al.* 2019), agravando os danos da perda da biodiversidade, podendo ocasionar mudanças irreversíveis para o ecossistema (ZEMP *et al.* 2017).

Nas regiões neotropicais, muitas áreas utilizadas para agricultura e pecuária sofreram esgotamento natural de nutrientes e foram abandonadas (BENAYAS *et al.* 2007). Tal fato é reflexo de práticas extrativistas sem adição ou se quer devolução dos nutrientes absorvidos pela produção de culturas vegetais ou pastos para os animais domésticos, que após sucessivos ciclos de produção levam a queda da produtividade da cultura e o abandono da área (WACEKE & KIMENJU, 2007). Além da queda de produtividade, também existe uma tendência natural de migração das populações rurais para grandes centros urbanos em busca de mais conforto de

vida e novas oportunidades financeiras, havendo então o abandono da tradição de utilização direta da terra para o sustento próprio (BENAYAS *et al.* 2007; WACEKE & KIMENJU, 2007; GRAU & AIDE, 2008). Dessa forma, uma proporção cada vez maior de áreas utilizadas para atividades agro-pastoris têm sido abandonadas e encontram-se em processo de regeneração natural ou sucessão secundária (BROWN & LUGO, 1990). Como resultado, está ocorrendo um aumento significativo de florestas secundárias em todo o mundo (FAO, 2011).

As florestas secundárias podem ser definidas como a vegetação que se estabelece após uma perturbação natural ou antrópica (HORN, 1974). Em escala global, as florestas secundárias se estabelecem frequentemente após a substituição da vegetação natural por outro tipo de uso do solo como agricultura de corte e queima para cultivo de curto período, corte de vegetação para implantação de pastagens ou culturas permanentes, coleta de madeira para lenha ou extração de celulose, e queimadas (GUARIGUATA & OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2008). Uma revisão realizada em 1990 por Brown & Lugo mostrou que cerca de 40% de todas as áreas de florestas nos trópicos correspondem a florestas secundárias, possuindo as mesmas uma taxa de conversão de 9 milhões de hectares por ano, valor que atualmente é muito maior. Contudo, mesmo com uma grande extensão e com o crescimento de florestas secundárias em todo o globo, ainda existem lacunas sobre como as mesmas efetivamente mantêm biodiversidade, funções e serviços ecossistêmicos (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.* 2017).

Estudos sobre a sucessão secundária em florestas úmidas, indicam que ao longo do tempo há um aumento progressivo no número de indivíduos, riqueza de espécies, área basal e biomassa da comunidade de plantas, sendo um padrão semelhante também observado para comunidades animais (GUARIGUATA & OSTERTAG, 2001; CHAZDON 2008). Tal padrão de implementação gradual de características ao longo do tempo, vai de acordo com a hipótese da sucessão de maneira direcional, isto é, espécies com maior capacidade de colonização, curto ciclo de vida e com hábitos mais generalizados vão sendo substituídas por espécies com maior capacidade de competição, ciclo de vida longo e hábitos mais especializados ao decorrer da sucessão, resultando em uma substituição de atributos da comunidade (EGLER, 1954; HORN, 1974; GUARIGUATA & OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2012). Entretanto, essa progressão depende de vários fatores, como exemplo, intensidade ou tempo de uso das áreas, ou mesmo outros tipos de perturbações, como as perturbações antrópicas crônicas (*i.e.* remoção contínua de pequenas porções de biomassa da floresta sem causar perda de habitat) (GUARIGUATA & OSTERTAG, 2001). Tais fatores podem influenciar a intensidade e velocidade das mudanças nas comunidades ao longo da sucessão (UHL, 1987), ocasionar um bloqueio no processo de

sucessão (SARMIENTO, 1997), ou mesmo resultar em trajetórias sucessionais aleatórias, tendo como consequência ecossistemas com características totalmente diferentes daquele anterior à perturbação (*e.g.* invasão de novas espécies, estabelecimento e fixação de espécies que não são características dos estágios finais de sucessão, extinção de espécies ou perda de funções e serviços ecossistêmicos) (TILMAN, 2014). Além disso, outras teorias foram propostas para as possíveis trajetórias sucessionais, por exemplo, uma das teorias propostas por Egler (1954) era de que todas espécies da sucessão secundária se estabeleceram no processo inicial da sucessão, fato relacionado predominantemente ao banco de sementes da área na época de abandono. Sendo assim, a trajetória sucessional poderia ocorrer de formas não direcionais, diferendo dos modelos usualmente apresentados.

Mesmo que a sucessão secundária já seja um tema bem estudado e documentado para florestas tropicais, ainda existem poucas informações sobre como se dá este processo em florestas tropicais sazonalmente secas, pois a maioria dos estudos foi desenvolvida em florestas úmidas (ver revisão em CHAZDON, 2008). Deste modo, compreender como se dá a dinâmica sucessional ao decorrer da sucessão em florestas tropicais sazonalmente secas se torna uma questão emergente na ecologia, além de poder fornecer subsídios para a conservação da biodiversidade neste bioma, visto que o mesmo é altamente ameaçado por atividades antrópicas e vem perdendo continuamente suas áreas de florestas naturais, em conjunto com toda sua biodiversidade.

2.2 Florestas tropicais sazonalmente secas - Caatinga

As florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) correspondem a cerca de 42% de toda vegetação tropical e subtropical do mundo (MURPHY & LUGO, 1995), e embora suas extensões correspondam a quase metade das florestas tropicais do mundo, ainda não se é bem conhecido sua biodiversidade, interações ecológicas e dinâmica sucessional. As FTSS são caracterizadas predominantemente por seu baixo regime de precipitação, que varia de 250 a 2500 mm anuais, elevadas taxas de irradiação solar e evaporação, e um longo período de estiagem (MURPHY & LUGO, 1995; PENNINGTON *et al.* 2009). Tais características ocasionam adaptações às espécies ocorrentes nesses locais, por exemplo, perda de folhas em período de estiagem, armazenamento de água em caules e raízes, ampla distribuição do sistema radicular para absorção de mais água, ou mesmo espécies que completem todo seu ciclo de vida na estação chuvosa (MURPHY & LUGO, 1995; GIULIETTI *et al.* 2004).

Diferente de outros domínios fitogeográficos, as FTSS possuem as maiores densidades populacionais humanas, tornando esse ecossistema um dos mais ameaçados do mundo (MURPHY & LUGO, 1995; VIEIRA & SCARIOT, 2006). Devido às pressões provenientes das atividades antrópicas (principalmente pela extração de recursos florestais para subsistência como coleta de lenha, extração de produtos florestais não madeireiros, criação extensiva de animais domésticos, entre outros), esse ecossistema foi drasticamente degradado (MURPHY & LUGO, 1995). Na América do Sul, as maiores áreas de FTSS são encontradas no nordeste do Brasil, tendo seus principais núcleos nas Caatingas (SILVA *et al.* 2017).

A Caatinga é a maior e mais diversa FTSS da América do Sul (SILVA *et al.* 2017). Em 2017 cerca de 3150 espécies de plantas já haviam sido descritas em conjunto a um elevado número de espécies de outros grupos de animais, além de diversas espécies endêmicas (Ver SILVA *et al.* 2017). A Caatinga abrange uma extensão territorial de 912.529 km² (SILVA *et al.* 2017), o que corresponde a cerca de 10% do território brasileiro e aproximadamente 70% do território nordestino (MMA, 2011). Entretanto, não diferente de outros ecossistemas encontrados nas FTSS, a Caatinga também se encontra ameaçada por pressões decorrentes da remoção da vegetação para a criação de bovinos e caprinos, agricultura de corte queima para o plantio de culturas de ciclo curto, coleta de lenha e madeira, e a caça (LEAL *et al.* 2005), além de possuir a maior densidade populacional dentre outras regiões de FTSS (26 habitantes/ km²) (INSA, 2012). Entretanto, como observado em florestas úmidas, muitas áreas de Caatinga têm sido abandonadas devido à queda de produtividade por uso excessivo do solo e encontram-se em regeneração (SILVA *et al.* 2017). Embora esteja ocorrendo um aumento nos estudos de sucessão em florestas tropicais sazonalmente secas nos últimos anos (*e.g.* LEBRIJA-TREJOS *et al.* 2011; CHAZDON, 2012, LOHBECK *et al.* 2013, MORA *et al.* 2014), ainda pouco se sabe sobre como se dá a sucessão em áreas de Caatinga e como a comunidade vegetal e animal e suas interações são afetadas.

Alguns estudos sobre sucessão secundária em FTSS indicam que a trajetória sucessional é semelhante ao observado em florestas úmidas (Ver CHAZDON 2008; LEBRIJA-TREJOS *et al.* 2011, LOHBECK *et al.* 2013, MORA *et al.* 2014), isto é, uma substituição gradual das características do ecossistema, proveniente da substituição das espécies ao longo do tempo (CHAZDON, 2012). Entretanto, estudos realizados em áreas de Caatinga sugerem que a sucessão não ocorre de maneira linear, sendo dependente de outros fatores, como exemplo, as espécies presentes nos estágios iniciais e a capacidade destas espécies em rebrotar (SAMPAIO *et al.* 2010; PAULA, 2017; BARROS, 2018). Outra diferença para as florestas úmidas foi

proposta por Lohbeck *et al.* (2013) em que no início da sucessão em florestas secas ocorram mais espécies de plantas com estratégias mais conservativas, resistentes ao estresse imposto nesse ecossistema, enquanto espécies com estratégias aquisitivas ocorram predominantemente no final da sucessão, onde as condições ambientais seriam mais amenas (LOHBECK *et al.* 2013). Deste modo, ainda é incerto sobre o padrão sucessional em áreas de FTSS, principalmente em áreas de Caatinga, tornando-se importante estudar como comunidades vegetais e animais e as suas interações são modificadas no decorrer da regeneração e, principalmente, se estes mutualismos são recuperados com o avanço da sucessão.

2.3 Serviços ecossistêmicos e a sucessão secundária na Caatinga

As interações entre organismos diferentes podem ser classificadas de diversas maneiras, mas, de modo geral, é comum classificá-las de acordo com os resultados finais para as espécies envolvidas. Quando as espécies envolvidas em uma interação obtêm benefícios, a interação é classificada como mutualística. O mutualismo pode ser descrito como a relação existente entre indivíduos de duas ou mais espécies diferentes que tem como resultado, benefício para ambas (STADLER & DIXON, 2008). Existem diversos tipos de mutualismo, como por exemplo: mutualismo de rizóbios e leguminosas, associações liquênicas, polinização, mutualismo protetivo (BEGON *et al.* 2009), e de modo geral, as relações mutualísticas desempenham importantes papéis no ecossistema, visto que influenciam na estrutura e nas funções ecossistêmicas das comunidades (GUARIGUATA & OSTERTAG, 2001). Entretanto, em decorrência de perturbações de alta intensidade (*e.g.* perturbações antrópicas agudas que antecedem a sucessão, ou crônicas, durante a sucessão) tais relações podem ser quebradas, o que pode resultar em graves consequências para o ecossistema.

Um tipo de relação mutualística que podemos destacar é a relação existente entre formigas e plantas portadoras de nectários extraflorais (NEFs) (STEPHESON, 1982). Tal relação consiste em um tipo de mutualismo de proteção, onde as plantas secretam néctar nas partes vegetativas ou nas partes externas de órgãos reprodutivos e, portanto, não relacionados à polinização da planta, sendo assim chamados de néctar extrafloral (BENTLEY, 1977). Este néctar atrai insetos predadores que forrageiam sobre as plantas, sobretudo formigas, que se alimentam do néctar, mas também de outros insetos que se encontram nas plantas, diminuindo a herbivoria causada por estes insetos (RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007). Dessa forma, as formigas obtêm alimento nas plantas, mas também protegem as plantas contra o ataque de

herbívoros, constituindo assim uma interação mutualística (STEPHENSON, 1982). As relações entre plantas e formigas são muito frequentes e diversas (MARAZZI *et al.* 2013), e representam um elevado grau de importância na Caatinga (LEAL *et al.* 2015; CAMARA *et al.* 2018), isto devido as suas diversas funções ecológicas, elevada abundância e diversidade que as plantas portadoras de NEFs possuem (MARAZZI *et al.* 2013). Todavia, assim como outras relações mutualísticas, a interação entre plantas portadoras de NEFs e formigas também pode ser afetada por perturbações.

Diversos trabalhos retratam os efeitos da perturbação sobre as interações entre formigas e plantas. Estudos verificaram que como resultado das perturbações, pode ocorrer uma redução na diversidade taxonômica, funcional e filogenética de comunidades de formigas (ARNAN *et al.* 2018) e também levar a perda de serviços providos pelas formigas às plantas, como dispersão de sementes e proteção contra herbivoria (LEAL *et al.* 2014, 2015; OLIVEIRA *et al.* 2019). Leal *et al.* (2015) observaram que com o aumento de perturbações antrópicas na Caatinga ocorria a diminuição da visitação de formigas em plantas portadoras de NEFs. Como as plantas recebem menos visitas por suas formigas atendentes e ficam vulneráveis ao ataque por herbívoros, isto reflete na performance dos indivíduos, de forma que a abundância de determinadas espécies é reduzida em áreas com maior nível de perturbação, podendo resultar em declínio ou até perdas de espécies (LEAL *et al.* 2015). Um outro conjunto de estudos também realizados na Caatinga verificaram que as interações entre formigas e plantas com NEF são mais generalistas (CÂMARA *et al.* 2018) e mais instáveis (CÂMARA *et al.* 2019) não apenas com o aumento de perturbações antrópicas, mas também com o aumento de aridez. Além disso, já foi constatado consequências provenientes da perda e ruptura dessas interações e serviços prestados por parceiros mutualistas. Por exemplo, Riginos *et al.* (2015) observaram que devido à quebra dessa relação de proteção causada pela invasão de espécies de formigas invasoras, há aumento dos danos causados por elefantes em espécies de árvores na Savana Africana.

Diante deste cenário, a proposta deste trabalho foi verificar como o serviço de proteção anti-herbivoria prestado pelas formigas são restabelecidos ao longo de um gradiente sucessional na Caatinga. Nossa hipótese geral é que à medida que a sucessão avança a proteção das plantas com NEF aumenta devido às condições ambientais mais favoráveis e à maior diversidade de plantas que proporcionam a ocorrência de espécies de formigas mais especializadas que interagem de forma mais estreita com as plantas.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

MANUSCRITO A SER ENVIADO AO JORNAL OECOLOGIA

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

Oecologia

3 SERVIÇOS DE PROTEÇÃO ANTI-HERBIVORIA PROVIDOS POR FORMIGAS AUMENTAM COM O AVANÇO DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE CAATINGA

Jônatas Levi Gomes da Silva¹; Fernanda Maria Pereira de Oliveira²; Inara Roberta Leal^{2*}

¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail: jonatas.l.gomes@gmail.com

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail: irleal@ufpe.br

* Autor correspondente

SERVIÇOS DE PROTEÇÃO ANTI-HERBIVORIA PROVIDOS POR FORMIGAS AUMENTAM COM O AVANÇO DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE CAATINGA

O crescimento acelerado da população humana e sua crescente demanda por recursos naturais estão gerando impactos globais sem precedentes. Entre eles, o extenso desmatamento das florestas ao redor do mundo. Nas regiões neotropicais, muitas das áreas utilizadas para atividades agropastoris são abandonadas por perda na produtividade devido à não adição/reposição de nutrientes e encontram-se em regeneração natural (Benayas *et al.* 2007). Também existe uma tendência natural de migração das populações rurais para centros urbanos, abandonando a utilização direta do solo para sustento próprio (Waceke & Kimenju, 2007; Grau & Aide, 2008). Ambos fatores têm resultado no aumento do número de áreas perturbadas que têm sido abandonadas, dando início ao processo de sucessão secundária (Brown & Lugo, 1990). Como resultado, as extensões das florestas secundárias têm aumentado significativamente em todo o mundo (FAO, 2011).

Embora as florestas secundárias correspondam a cerca de 40% de todas as florestas nos trópicos (Brown & Lugo, 1990), ainda se sabe pouco sobre como se dá a dinâmica de populações de plantas e animais e a consequente composição e estrutura das comunidades, bem como se funções e serviços ecossistêmicos são recuperados ao longo da sucessão. Interações mutualísticas provêm importantes serviços ecossistêmicos como polinização, dispersão de sementes, proteção anti-herbivoria, entre outros (Bronstein, 2015) e sua recuperação à medida que a sucessão avança é um tema bastante relevante, mas ainda pouco estudado. A falha na recuperação destes serviços pode retardar a velocidade de regeneração, pois caso não haja polinização e dispersão das plantas, não há regenerante (Potts *et al.* 2010), e caso a herbivoria seja alta, o recrutamento e sobrevivência dos indivíduos regenerantes são comprometidos. (Marquis, 1984).

De maneira geral, estudos sobre sucessão secundária indicam que há um aumento progressivo no número de indivíduos, riqueza de espécies, área basal e biomassa da comunidade de plantas, sendo um padrão semelhante também observado para comunidades animais (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). Entretanto, a maior parte dos estudos sobre sucessão foram realizados em florestas tropicais úmidas, existindo poucas informações sobre como se dá este processo em florestas tropicais sazonalmente secas (ver revisão em Chazdon,

2008). Em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), estudos indicam que a trajetória sucessional é semelhante ao observado em florestas úmidas (Ver Lebrija-Trejos *et al.* 2011), isto é, uma substituição gradual das características do ecossistema, proveniente da substituição das espécies ao longo do tempo (Chazdon, 2012). Entretanto, estudos realizados em áreas de Caatinga sugerem que a sucessão não ocorre de maneira linear, sendo dependente de outros fatores, como exemplo, as espécies presentes nos estágios iniciais e a capacidade destas espécies em rebrotar (Sampaio *et al.* 2010; Paula, 2017; Barros, 2018). Deste modo, ainda é incerto sobre o padrão sucessional em áreas de FTSS, principalmente em áreas de Caatinga, tornando-se importante estudar como comunidades vegetais e animais e as suas interações são modificadas no decorrer da regeneração e, principalmente, se estes mutualismos são recuperados com o avanço da sucessão.

As FTSSs correspondem a quase metade de toda vegetação tropical e subtropical do mundo (Murphy & Lugo, 1995), e apesar desta grande extensão, sua biodiversidade, interações e provisão de serviços ecossistêmicos ainda não são bem conhecidos. Na América do Sul, a Caatinga se caracteriza como a maior e mais diversa FTSS (Silva *et al.* 2017), abrangendo uma extensão territorial de 912.529 km² (Silva *et al.* 2017). Entretanto, não diferente de outros ecossistemas encontrados nas FTSS, a Caatinga também se encontra ameaçada por pressões decorrentes da remoção da vegetação para a criação de bovinos e caprinos, agricultura de corte queima para o plantio de culturas de ciclo curto, corte de madeira para lenha, e a caça (Leal *et al.* 2005), além de possuir a maior densidade populacional dentre outras regiões de FTSS (26 habitantes/ km²) (INSA, 2012). Entretanto, como observado em florestas úmidas, muitas áreas de Caatinga têm sido abandonadas devido à queda de produtividade por uso excessivo do solo e encontram-se em regeneração (Silva *et al.* 2017). Embora esteja ocorrendo um aumento nos estudos de sucessão em florestas tropicais sazonalmente secas nos últimos anos (*e.g.* Lebrija-Trejos *et al.* 2011; Chazdon, 2012, Lohbeck *et al.* 2013, Mora *et al.* 2014), ainda pouco se sabe sobre como se dá a sucessão em áreas de Caatinga e como a comunidade vegetal e animal e suas interações são afetadas.

Mesmo com todas as ameaças, a Caatinga abriga uma grande diversidade de interações bióticas, particularmente entre plantas e formigas (Leal *et al.* 2014; Leal *et al.* 2015; Câmara *et al.* 2018). Estudos recentes têm demonstrado que perturbações antrópicas podem reduzir a diversidade taxonômica, filogenética e funcional de comunidades de plantas (Ribeiro *et al.* 2015, 2016 e 2019) e formigas (Ribeiro-Neto *et al.* 2016, Arnan *et al.* 2018) bem como interações planta-animal (Leal *et al.* 2014, 2015; Câmara *et al.* 2018, 2019; Oliveira *et al.* 2019).

Por exemplo, Leal *et al.* (2015) observaram que a diminuição das visitas das formigas em plantas portadoras de NEFs em áreas perturbadas pode afetar negativamente o desempenho dos indivíduos reduzindo populações de espécies mais sensíveis à perturbação. Adicionalmente, Camara *et al.* (2018 e 2019) observaram, respectivamente, interações entre plantas com NEF e formigas mais generalistas e mais instáveis com o aumento de perturbações antrópicas e dos níveis de aridez. Dessa forma, já se é bem documentado que as interações e serviços são afetados negativamente pelas perturbações antrópicas, entretanto, ainda não se sabe se essas interações são restabelecidas ao longo da sucessão.

Diante do exposto, este trabalho tem como objetivo verificar se o serviço de proteção contra herbívoro provido por formigas é restabelecido ao longo de um gradiente sucessional na Caatinga. Nossa hipótese geral é que haja um aumento na proteção anti-herbivoria à medida que a sucessão avança devido às condições mais favoráveis e ao aumento na diversidade de plantas, os quais proporcionam o aumento diversidade de formigas com hábitos mais especializados e com relações mais estreitas com as plantas possuidoras de NEFs.

3.1 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1.1 Área de estudo

O trabalho foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, localizado no estado de Pernambuco (8°24'00" e 8°36'35" Sul; 37°0'30" e 37°1'40" Norte). O Parque abrange uma área de aproximadamente 600 km² e está localizado nos municípios de Buíque, Ibirimir e Tupanatinga. Segundo a classificação de Köppen o clima predominante é do tipo BShs', com transição para o tropical chuvoso do tipo As' (Freire, 2015). A precipitação média anual é bastante irregular, variando de 450 mm a 1100 mm (Rito *et al.* 2017), e a temperatura média anual é de 25°C (Freire, 2015). O tipo de solo dominante são areias quartzíticas, que correspondem a cerca de 70% do Parque (Rito *et al.* 2017). Fabaceae, Euphorbiaceae e Myrtaceae são as famílias dominantes de plantas (Rito *et al.* 2017).

3.1.2 Desenho amostral

Os experimentos foram realizados em 14 parcelas de 50 m × 20 m previamente estabelecidas pelo Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD – Catimbau). Dez parcelas foram estabelecidas em áreas que sofreram agricultura de corte-e-queima para implantação de culturas de ciclo curto como milho e feijão, foram abandonadas e estão regenerando de 9 a 55

anos (*i.e.* constituem uma cronossequência) (Barros, 2018; Souza *et al.* 2019). As informações sobre a idade de abandono das áreas foram obtidas por meio de entrevistas com os moradores do parque (Barros, 2018; Souza *et al.* 2019). As outras quatro parcelas foram utilizadas como controle e foram estabelecidas em áreas em que não há registro de corte da vegetação nos últimos 150 anos (Barros, 2018; Souza *et al.* 2019). Em cada uma das 14 parcelas todos os indivíduos adultos de espécies lenhosas com diâmetro à altura do solo (DAS) ≥ 3 cm e altura ≥ 1 m foram amostrados e identificados até o menor nível taxonômico possível com a ajuda de parataxonomistas e especialistas para alguns táxons (Barros, 2018). Em seguida foi calculada a biomassa da vegetação lenhosa, a qual está positivamente relacionada ($r=0,77$, $p<0,001$) com a idade de abandono das áreas (incluindo as controle, com idade de 150 anos, ver (Souza *et al.* 2019). Dessa forma, utilizamos a biomassa como *proxy* de regeneração, procedimento normalmente adotado em trabalhos sobre sucessão secundária, pois é melhor relacionada com o grau de regeneração de uma área que a idade de abandono (Ver Lohbeck *et al.* 2015). Todas as parcelas foram estabelecidas em condições similares de solo (solos arenosos), relevo (terreno plano) e vegetação (caatinga arbustivo-arbórea) (Barros, 2018; Souza *et al.* 2019).

Todos os indivíduos adultos de espécies lenhosas possuidores de NEFs de cada parcela foram marcados. Para tal, consultamos a lista de espécies das parcelas (Barros 2018, Souza *et al.* 2019) e em seguida buscamos estes indivíduos *in loco*. A riqueza de espécies de formigas visitantes dos NEFs, número de interações e o experimento de qualidade de proteção anti-herbivoria, foram realizados de janeiro a maio de 2019, período correspondente a estação chuvosa. Este período compreende o início da emissão de folhas, quando há maior produção de néctar extrafloral (Korndörfer & Del-Claro, 2006), até a produção de flores e frutos da maioria das espécies da área.

A riqueza de espécies de formigas visitantes dos NEFs e o número de interações foram determinados em todos os indivíduos com NEFs marcados nas parcelas. As plantas foram cuidadosamente inspecionadas por 15 minutos e foram consideradas que estavam sendo atendidas quando as formigas eram observadas se alimentando de pelo menos uma glândula de néctar extrafloral. Ao todo, foram realizadas três leituras em cada planta (6h, 8h e 10h), compreendendo o período de pico de atividade das formigas, visto que em altas temperaturas as formigas têm sua atividade reduzida (Oliveira *et al.* 1999; observações em campo).

Para a mensuração da riqueza de espécies de formigas e realização do experimento de proteção anti-herbivoria, foram estabelecidos transectos de 20 m aleatórios em cada parcela.

Em cada mês o transecto foi realizado em uma direção diferente, o que permitiu amostrar grande parte das plantas com NEF presentes nas parcelas. Todas as plantas portadoras de nectários extraflorais localizadas na faixa do transecto (1 m para cada lado) que possuíssem altura maior que um metro e mais de três centímetros de diâmetro acima do solo foram selecionadas para realização do experimento. Para verificar a atividade de proteção anti-herbivoria das espécies de formigas, foram utilizados cupins como herbívoros simulados, como adotado originalmente por Oliveira (1997). Cupins vivos foram colados pelo dorso em diferentes folhas das plantas selecionadas. Os cupins foram observados por 15 minutos e o comportamento das formigas (encontro, ataque, remoção) foi registrado. Em cada planta selecionada foram realizadas três leituras (6h, 8h e 10h), compreendendo o período de pico de atividade das formigas. Em cada leitura, cinco novos cupins eram colados em outras cinco folhas aleatórias. Foi considerado ataque quando as formigas capturaram o cupim. O tempo levado desde que o cupim foi colado na folha, até o ataque das formigas foi registrado. Duas medidas de efetividade de proteção anti-herbivoria foram usadas (1) taxa de ataque (proporção de cupins atacados em relação aos 15 cupins colados nas plantas) e (2) tempo de ataque.

As formigas que não puderam ser identificadas em campo foram coletadas, mantidas em álcool 70% e identificadas posteriormente no Laboratório de Interação Planta-Animal da UFPE.

3.1.3 *Análise de dados*

Para avaliarmos o efeito do aumento de biomassa, utilizado como proxy do avanço da sucessão secundária, sobre (1) o número de interações entre plantas portadoras de NEFs e formigas, (2) a riqueza das espécies de formigas visitantes, (3) taxa de cupins atacados e (4) tempo de ataque, utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM). Utilizamos distribuição de Poisson para o número de interações e riqueza das espécies de formigas, distribuição gaussiana para o tempo de ataque e distribuição binomial para a taxa de cupins atacados. Adicionalmente, para verificar o efeito do estágio fenológico das plantas sobre a proteção anti-herbivoria, comparamos o número de interações, a riqueza de espécies de formigas, a taxa de ataque aos cupins, e o tempo de ataque, pelo número de plantas observadas em cada período fenológico (folha, flor e frutos) através de Análises de Variâncias (ANOVA). Realizamos também uma Análise de Correspondência Canônica (CCA) para verificar se com o avanço da sucessão secundária ocorria mudança na composição das espécies de formigas interagindo com

as espécies de plantas. Todas análises foram realizadas com o programa R versão 3.5.1 (R Core Team 2018).

3.2 RESULTADOS

Foi observado um total de 533 interações entre plantas com NEF e formigas, envolvendo 463 plantas de 17 espécies e 19 espécies de formigas. A família de plantas com NEF mais abundante foi Fabaceae (12 espécies), seguida de Euforbiaceae (4 espécies) e Cactaceae (1 espécie) (Tabela 1). Em relação as formigas, *Camponotus crassus*, *Dorymyrmex thoracicus* e *Cephalotes pusillus* foram as espécies mais abundantes (Tabela 2). Com relação ao serviço de proteção anti-herbivoria, oferecemos 5400 cupins sobre 360 plantas com NEFs. Apesar do número de indivíduos diferente, as mesmas espécies de plantas foram registradas no experimento de proteção. Desse total, foram registrados 69 ataques (1,27%), os quais foram desferidos por indivíduos de 10 espécies de formigas. As formigas com maior número de ataque aos cupins foram *Camponotus crassus* (29) seguida de *Dorymyrmex thoracicus* (18) (Tabela 2).

O número de interações entre plantas com NEF e formigas variou de 18 a 60 nas parcelas de sucessão ($34,4 \pm 11,07$, média e desvio-padrão) e de 28 a 52 nas parcelas controle ($47,5 \pm 16,34$). Não observamos diferença significativa no número de interações ao longo do gradiente de sucessão ($t = 0,015$; $P = 0,98$). Quanto à riqueza de espécies de formigas, observamos uma variação de 2 a 8 nas parcelas de sucessão ($5,6 \pm 2,01$ média e desvio-padrão) e de 5 a 9 nas parcelas controle ($6,5 \pm 1,73$ média e desvio-padrão). Da mesma forma que para as interações, não observamos diferenças na riqueza de formigas no gradiente sucessional ($t = -0,55$; $P = 0,58$). Por fim, também não observamos mudanças na composição de espécies de formigas com o avanço da sucessão ($df = 1$; $f = 1,303$; $P = 0,22$, Tabela 3).

A taxa de ataque de cupins utilizados como herbívoros simulados apresentou variação de 0% a 4,7% ($1,45\% \pm 1,5\%$ média e desvio-padrão) no gradiente sucessional e de 1,7% a 2,9% nos plots controle ($2,39 \pm 0,56$ média e desvio-padrão). Apesar de não observarmos diferença nas interações ao longo da cronossequência, a taxa de ataque aumentou ao longo do gradiente sucessional ($t = 3,48$; $P = 0,004$, FIG. 1). Já o tempo em que as formigas levaram para desferir o ataque variou de 0,24' a 12' nas parcelas de regeneração ($4,08' \pm 2,63'$ média e

desvio-padrão) e 0,4' a 10' nas parcelas controle ($6,07' \pm 2,20'$ média e desvio-padrão), não havendo diferença significativa ao longo do gradiente sucessional ($t = -0,21$; $P = 0,83$, FIG. 2). Por fim, quando comparamos o serviço de proteção anti-herbivoria em plantas com diferentes estágios fenológicos, verificamos maior número de interações ($df = 2$; $P = 0,001$, FIG. 3) e maior taxa de ataque aos cupins ($df = 2$; $P = 0,001$, FIG. 4) no período de emissão de folhas. Já para a riqueza de formigas ($df = 2$; $P = 0,79$), e tempo de ataque aos cupins ($df = 2$; $P = 0,16$) não observamos diferenças significativas entre plantas em estágio vegetativo ou reprodutivo.

3.3 DISCUSSÃO

Este é o primeiro trabalho a verificar se o serviço de proteção anti-herbivoria provido por formigas a plantas portadoras de NEFs são recuperados com o avanço da sucessão secundária em uma floresta seca. Além disso, diferente da maioria dos trabalhos realizados que se concentram em apenas uma única amostragem, acompanhamos as interações durante o período vegetativo e reprodutivo das plantas, o que nos permitiu verificar como a qualidade das plantas pode mediar essa interação. Nossa hipótese foi parcialmente corroborada, pois observamos um aumento na taxa de ataques de cupins (mas não no tempo de ataque) ao longo do gradiente sucessional. Esse aumento foi independente de mudanças no número de interações planta-formiga, no número de espécies de plantas e formigas interagindo e na composição de espécies de formigas. Por fim, plantas em estágio vegetativo apresentam mais interações e maior taxa de ataque aos cupins.

Estudos sobre como se dão as dinâmicas das comunidades de plantas e animais e suas interações são escassos para florestas tropicais sazonalmente secas. De forma geral, assim como observado para florestas úmidas, existe uma tendência de aumento gradual da riqueza ao longo da sucessão, com uma substituição de espécies colonizadoras e generalistas por espécies competidoras e especialistas tanto para comunidades vegetais como para comunidades animais (Lebrija-Trejos et al. 2011; Chazdon, 2012; Lohbeck et al. 2013; Derroire *et al.* 2016). Contudo, nossos resultados não corroboram esse padrão geral pois não observamos mudanças na riqueza e composição de espécies formigas. Estudos prévios realizados em Caatinga também não observaram mudanças na diversidade e composição taxonômica e funcional de comunidade de plantas, sendo sugerido que o modelo de composição florística inicial (Egler, 1954) seja o mais provável, dependendo principalmente da capacidade de rebrota das espécies de plantas (Paula, 2017; Barros, 2018). Como a recuperação de populações animais está estritamente relacionada

a recuperação da riqueza da comunidade vegetal (Dunn, 2004), é possível que a falta de mudanças direcionais nas comunidades de plantas reflita na falta de mudanças na comunidade de formigas. Além disso, uma revisão realizada por Dunn (2004) em florestas úmidas evidenciou que mesmo após um longo período de regeneração, a composição das comunidades de formigas em florestas secundárias não havia se recuperado. Desta maneira, parece plausível que o nosso padrão para a riqueza e composição de espécies de formigas ao longo da sucessão secundária em áreas de Caatinga seja encontrado.

Em relação ao serviço de proteção das plantas com NEF prestado pelas formigas, apenas a taxa de ataques foi influenciada pelo aumento da biomassa com a sucessão. Com o aumento do número de ataques, seria plausível esperar mudanças na identidade das formigas que interagem com as plantas, com uma maior frequência de interações com espécies de formigas mais especialistas e, conseqüentemente, o aumento de ataques. Entretanto, como não encontramos mudanças na composição de espécies de formigas interagindo com as plantas, nossos resultados sugerem uma mudança no comportamento de agressividade das formigas ao longo do gradiente de sucessão, com as formigas atacando mais em áreas com maior biomassa. De fato, estudos prévios já mostraram que a perturbação pode levar a alterações nas estruturas das interações (Tylianakis *et al.* 2007). Um estudo recente realizado na mesma área de estudo que o nosso, mostrou também que mudanças nos padrões de especialização de redes de interação parecem ser dirigidos por mudanças no comportamento das formigas (Câmara *et al.* 2018).

Já em relação a fenologia das plantas, foi possível observar que tanto o número de interações quanto a taxa de ataque foram mais frequentes quando as plantas encontravam-se no estágio vegetativo, ou seja, a presença de folhas foi mais importante para esta interação que a presença de flores e frutos. De fato, o período vegetativo, mais especificamente o período de expansão foliar, corresponde a maior produção de néctar extrafloral (Korndörfer & Del-Claro, 2006), sendo o período mais crítico para incidência de herbivoria (Coley, 1980). Por essas razões, o período vegetativo caracteriza-se como o mais importante para alocação de recursos na defesa contra herbivoria (Marquis, 1984). Sendo assim, é claramente visível e plausível esperar que o período de maior atividade das formigas seja durante a presença de folhas.

Trabalhos em regeneração que retratam as dinâmicas das interações planta-animal, serviços e funções ecossistêmicas são escassos, principalmente em florestas tropicais sazonalmente secas. Embora aparentemente não haja uma substituição direcional das espécies

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

de formigas como proposto por modelos tradicionais de sucessão, o incremento de biomassa ao longo da sucessão faz com que o serviço de proteção anti-herbivoria seja recuperado, o que pode resultar em implicações para a comunidade de plantas. Sugerimos mais estudos para investigar se de fato o aumento na proporção de ataques e a ausência de mudanças na composição e riqueza de espécies de formigas possa estar relacionado a mudanças de comportamento na comunidade de formigas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Haymée Nascimento, Ronald Noutcheu, Thiago Lima e Genifer Ranile pela ajuda na coleta de dados. Ao Projeto Ecológico de Longa Duração - PELD Catimbau. E a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES pela concessão do financiamento para realização deste trabalho.

REFERÊNCIAS

- ARNAN, X., G. B. ARCOVERDE, M. R. PIE. *et al.* 2018. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Science of the Total Environment*. 631: 429-438.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., F. P. MELO, M. MARTÍNEZ-RAMOS. *et al.* 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol Ver.* 92: 326-340.
- ASSIS, L. F. F. G., K. R. FERREIRA, L. VINHAS. *et al.* 2019. TerraBrasilis: A Spatial Data Analytics Infrastructure for Large-Scale Thematic Mapping. *ISPRS International Journal of Geo-Information*. 8: 513.
- BARROS, M. F. 2018. Regeneração Natural da Caatinga após a Agricultura: mudanças nas diversidades taxômica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas, PhD thesis, Federal University of Pernambuco, Recife, Brazil.
- BEGON, M., C. R. TOWNSEND & J. L. HARPER. 2009. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed Editora.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

- BENAYAS, J. R., A. MARTINS, J. M. NICOLAU. *et al.* 2007. Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CAB reviews: Perspectives in agriculture, veterinary science, nutrition and natural resources*. 2: 1-14.
- BENTLEY, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8: 407-427.
- BRONSTEIN, J. L. (Ed.). 2015. *Mutualism*. Oxford University Press, USA.
- BROWN, S., & A. E. LUGO. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of tropical ecology*. 6: 1-32.
- CÂMARA, T., I. R. LEAL, N. BLÜTHGEN. *et al.* 2018. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *Journal of Animal Ecology*. 87: 1022-1033.
- CÂMARA, T., I. R. LEAL, N. BLÜTHGEN. *et al.* 2019. Anthropogenic disturbance and rainfall variation threaten the stability of plant–ant interactions in the Brazilian Caatinga. *Ecography*. 42: 1960-1972.
- CHAZDON, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W.P. Carson & S.A. Schnitzer (eds.). *Tropical forest community ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. pp. 384-408.
- CHAZDON, R. L. 2012. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*. 7: 195-218.
- COLEY, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*. 284: 545-546.
- DERROIRE, G., P. BALVANERA, C. CASTELLANOS-CASTRO. *et al.* 2016. Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*. 125:1386-1397.
- DIRZO, R. & P. H. RAVEN. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*. 28:137-167.
- DUNN, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*. 18: 302-309.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

- EGLER, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Plant Ecology*. 4: 412-417.
- FAGUNDES, R., W. DÁTILLO, S. P. RIBEIRO. *et al.* 2017. Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory. *Biological Journal of the Linnean Society*. 122: 71-83.
- FAO, 2011. State of the world's forests. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- FONSECA, R. C. 2017. Evaluation of vegetation cover from IVDN vegetation indexes: possible effects of climate change at Catimbau National Park. *Journal of Hyperspectral Remote Sensing*. 7:367-377.
- FREIRE, N. C. F. 2015. Mapeamento e Análise Espectro-Temporal das Unidades de Conservação de Proteção Integral da Administração Federal no Bioma Caatinga.
- GIULIETTI, A. M., A. L. BOCAGE NETA, A. A. J. F. CASTRO. *et al.* 2004. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. 48-90.
- GRAU, H., & M. AIDE. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and society*. 13.
- GUARIGUATA, M. R. & R. OSTERTAG. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*. 148: 185-206.
- HADDAD, N. M., L. A. BRUDVIG, J. CLOBERT, *et al.* 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances*, 1, e1500052.
- HORN, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual review of ecology and systematics*. 5: 25-37.
- INSA. 2012. Sinopse do censo demográfico para o semiárido brasileiro. INSA, Campina Grande.
- KORNDÖRFER, A. P., & K. DEL-CLARO, 2006. Ant Defense Versus Induced Defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a Myrmecophilous Tree of the Brazilian Cerrado 1. *Biotropica*. 38: 786-788.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

- LAURANCE, W. F., J. L. C. CAMARGO, R. C. C. LUIZAO *et al.* 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*. 144: 56-67.
- LAURANCE, W. F. & C. A. PERES. 2006. *Emerging threats to tropical forests*. University of Chicago Press, Chicago, US.
- LAURANCE, W. F., J. SAYER & K. G. CASSMAN. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution*. 29:107-116.
- LEAL, I. R., J. M. C. SILVA, M. TABARELLI. *et al.* 2005. Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology*. 19: 701-706.
- LEAL, L. C., A. N. ANDERSEN, I. R. LEAL. 2014. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*. 174: 173-181.
- LEAL, L. C., A. N. ANDERSEN & I. R. LEAL. 2015. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica*. 47: 468-474.
- LEBRIJA-TREJOS, E., E. PÉREZ-GARCÍA, J. MEAVE *et al.* 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 27: 477-489.
- LÔBO D., T. LEÃO, F. P. L. MELO. *et al.* 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*. 17: 287-296.
- LOHBECK, M., L. POOTER, E. LEBRIJA-TEJOS. *et al.* 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*. 94: 1211-1216.
- LOHBECK, M., L. POORTER, M. MARTÍNEZ-RAMOS, & F. BONGERS. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*. 96: 1242-1252.
- LÔBO D., T. LEÃO, F. P. L. MELO. *et al.* 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*. 17: 287-296.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

- MARAZZI, B., J. L. BRONSTEIN & S. KOPTUR. 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of botany*. 111:1243-1250.
- MARQUIS, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*. 226: 537-539.
- MEDEIROS, S. S., A. M. B. CAVALCANTE, A. M. PEREZ MARIN. *et al.* 2012. Sinopse do censo demográfico para o semiárido brasileiro. INSA, Campina Grande.
- MMA. 2011. Monitoramento do desmatamento nos Biomas Brasileiros por satélite. Monitoramento do Bioma Caatinga 2008-2009 (p. 46). Brasília, DF.
- MORA, F., M. MARTÍNEZ-RAMOS, G. IBARRA-MANRÍQUEZ. *et al.* 2015. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica*. 47: 38-48.
- MURPHY, P., & A. LUGO. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. In S. Bullock, H. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 9-34). Cambridge: Cambridge University Press.
- OLIVEIRA, F. M., A. N. ANDERSEN, X. ARNAN. *et al.* 2019. Effects of increasing aridity and chronic anthropogenic disturbance on seed dispersal by ants in Brazilian Caatinga. *Journal of Animal Ecology*. 88: 870-880.
- OLIVEIRA, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology*. 11: 323-330.
- OLIVEIRA, P. S., V. RICO-GRAY & C. D. C. A. C. CASTILLO-GUEVARA. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional ecology*. 13: 623-631.
- PAULA, A. S. D. 2017. Regeneração natural de uma área de caatinga após o uso para a agricultura ao longo de uma cronosequência, PhD thesis, Federal University of Pernambuco, Recife, Brasil.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

- PENNINGTON, R.T., M. LAVIN, A. OLIVEIRA-FILHO. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40: 437–457.
- POTTS, S. G., J. C. BIESMEIJER, C. KREMEN. *et al.* 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*. 25: 345-353.
- PRADO, D. & P. GIBBS. 1993. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80: 902-927.
- PROJETO MAPBIOMAS - é uma iniciativa multi-institucional para gerar mapas anuais de cobertura e uso do solo a partir de processos de classificação automática aplicada a imagens de satélite. A descrição completa do projeto encontra-se em <http://mapbiomas.org>.
- R CORE TEAM. 2018 R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.5.1 Foundation for Statistical Computing, Viena.
- RIBEIRO, E. M., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, B. A. SANTOS. *et al.* 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*. 52: 611-620.
- RIBEIRO, E. M., M. LOHBECK, B. A. SANTOS *et al.* 2019. Functional diversity and composition of Caatinga woody flora are negatively impacted by chronic anthropogenic disturbance. *Journal of Ecology*. 107: 2291-2302.
- RIBEIRO, E. M., B. A. SANTOS, V. ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.* 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*. 97: 1583-1592.
- RIBEIRO-NETO, J. D., X. ARNAN, M. TABARELLI, & I. R. LEAL. 2016. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation*. 25: 943-956.
- RICO-GRAY, V & P. S. OLIVEIRA. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press.
- RIGINOS, C., M. A. KARANDE, D. I. RUBENSTEIN. *et al.* 2015. Disruption of a protective ant-plant mutualism by an invasive ant increases elephant damage to savanna trees. *Ecology*. 96: 654-661.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

- RITO, K. F., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, R. T. QUEIROZ. *et al.* 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*. 105: 828-838.
- SARMIENTO, F. O. 1997. Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropicanean forests and shreds mountain landscapes. *Environmental conservation*. 24: 14-23.
- SAMPAIO, E., P. GASSON, A. BARACAT. *et al.* 2010. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. *Forest Ecology and Management*. 259: 1135-1140.
- SILVA J. M. C., L. C. F. BARBOSA, I. R. LEAL. *et al.* 2017 The Caatinga: Understanding the Challenges. In: Silva J.M.C., Leal I.R., Tabarelli M. (eds) *Caatinga*. Springer.
- SOUZA, D. G., J. C. SFAIR, A. S. DE PAULA, *et al.* 2019. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest ecology and management*. 435:57-65.
- STADLER, B., & A. F. DIXON. 2008. *Mutualism: ants and their insect partners*. Cambridge university press.
- STEPHENSON, A. G. 1982. The Role of the Extrafloral Nectaries of *Catalpa Speciosa* in Limiting Herbivory and Increasing Fruit Production. *Ecology*. 63: 663-669.
- TABARELLI M., A. V. DE AGUIAR, M. RIBEIRO. *et al.* 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*. 143: 2328-2340.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*. 101: 10854-10861.
- TYLIANAKIS, J. M., T. TSCHARNTKE & O. T. LEWIS. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*. 445: 202-205.
- UHL, C. 1987. Factores controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*. 75: 377-407.
- VIEIRA, D. L. & A. SCARIOT. 2006. Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology*. 14: 11-20.

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

WACEKE, J. W. & J. W. KIMENJU. 2007. Intensive subsistence agriculture: Impacts, challenges and possible interventions. *Dynamic Soil, Dynamic Plant*. 1: 43-53.

ZEMP, D. C., C. F. SCHLEUSSNER, H. D. M. J. BARBOSA. *et al.* 2017. Deforestation effects on Amazon forest resilience. *Geophysical Research Letters*. 44: 6182-6190.

Tabela 1.

Espécies de plantas	Família
<i>Cenostigma microphyllum</i>	Fabaceae
<i>Chloroleucon foliolosum</i>	Fabaceae
<i>Mimosa tenuiflora</i>	Fabaceae
<i>Piptadenia stipulacea</i>	Fabaceae
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	Fabaceae
<i>Senegalia piauihienses</i>	Fabaceae
<i>Senna acuruensis</i>	Fabaceae
<i>Senna cana</i>	Fabaceae
<i>Senna macranthera</i>	Fabaceae
<i>Senna rizzinii</i>	Fabaceae
<i>Senna</i> sp1	Fabaceae
<i>Fabaceae</i> sp1	Fabaceae
<i>Cnidoscolus bahianus</i>	Euphorbiaceae
<i>Cnidoscolus urens</i>	Euphorbiaceae
<i>Cnidoscolus</i> sp1	Euphorbiaceae
<i>Croton sonderianus</i>	Euphorbiaceae
<i>Tacinga palmadora</i>	Cactaceae

SILVA, J. L. G. Serviços de proteção anti-herbivoria prestados por formigas em um gradiente de sucessão secundária em áreas de Caatinga

Tabela 2.

Espécies de formigas	Nº de interações	Nº de ataques
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	156	29
<i>Dorymyrmex thoracicus</i> Gallardo, 1916b	124	18
<i>Cephalotes pusillus</i> Klug, 1824	81	1
<i>Crematogaster</i> sp1	38	7
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> Fabricius, 1804	28	-
<i>Pheidole</i> sp1	23	2
<i>Crematogaster</i> sp2	21	2
<i>Azteca</i> sp1	9	-
<i>Camponotus</i> sp2	9	-
<i>Camponotus</i> sp3	8	-
<i>Pseudomyrmex pallidus</i> Smith, 1855	7	-
<i>Crematogaster</i> sp3	6	1
<i>Dorymyrmex</i> sp1	6	3
<i>Cephalotes clypeatus</i> Fabricius, 1804	5	-
<i>Ectatomma muticum</i> Mayr, 1870	4	-
<i>Dorymyrmex</i> sp2	3	1
<i>Pheidole</i> sp2	3	-
<i>Azteca</i> sp1	1	5
<i>Camponotus</i> sp1	1	-

Tabela 3.

Variável	DF	Chisq	F	P
Biomassa	1	0,231	1,303	0,22
Residual	12	2,134	-	-

FIG. 1

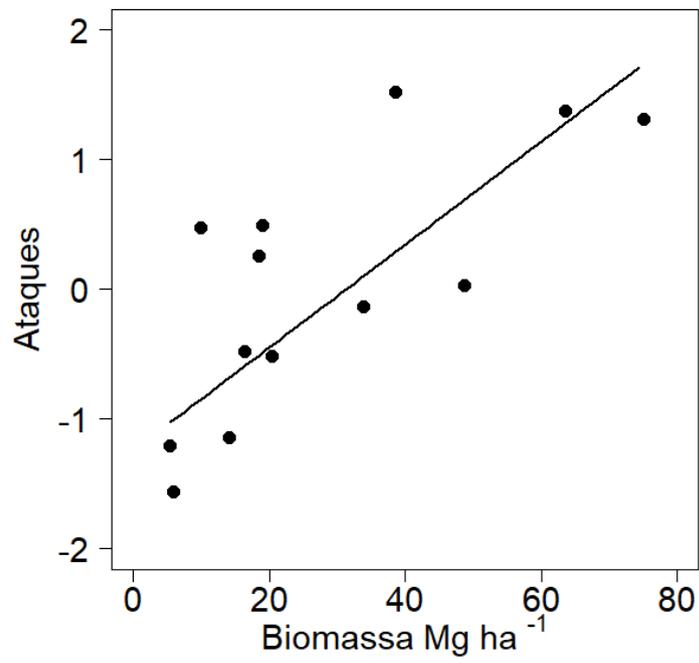


FIG. 2

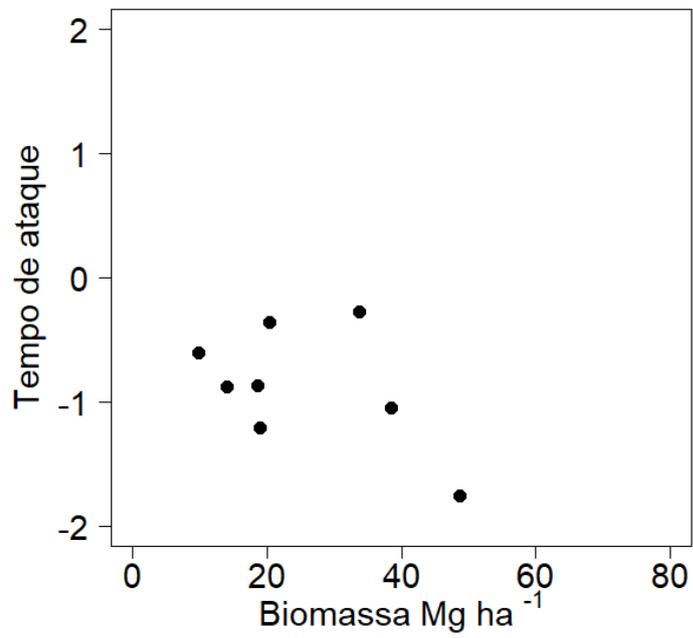


FIG. 3

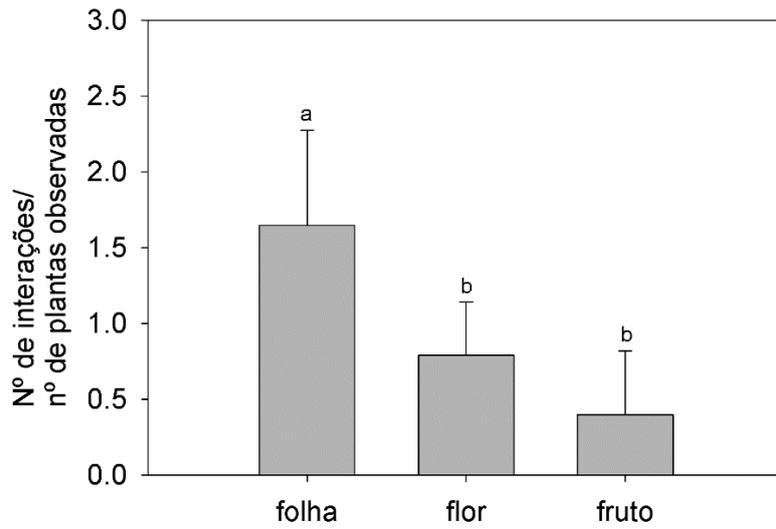


FIG. 4

