

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

CARLOS HENRIQUE FÉLIX DA SILVA

EFEITOS DE PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS E
MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS COMUNIDADES DE PLANTAS
COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS E SEUS EFEITOS SOBRE
FORMIGAS DA CAATINGA

RECIFE – PE

2018

CARLOS HENRIQUE FÉLIX DA SILVA

**EFEITOS DE PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS E
MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS COMUNIDADES DE PLANTAS
COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS E SEUS EFEITOS SOBRE
FORMIGAS DA CAATINGA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco como parte dos requisitos necessários para
a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Inara Roberta Leal

Coorientador: Prof. Dr. Alan Neil Andersen

RECIFE – PE

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso (CRB4/1728)

Silva, Carlos Henrique Félix da

Efeitos de perturbações antrópicas crônicas e mudanças climáticas sobre as comunidades de plantas com nectários extraflorais e seus efeitos sobre formigas da Caatinga / Carlos Henrique Félix da Silva - 2018.

129 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal
Coorientador: Alan Neil Andersen

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2018.

Inclui referências e anexos

1. Florestas tropicais sazonalmente secas 2. Aridez 3. Néctar extrafloral I. Leal, Inara Roberta (orient.) II. Andersen, Alan Neil

577.30913

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-053

CARLOS HENRIQUE FÉLIX DA SILVA

**“EFEITOS DE PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS E MUDANÇAS
CLIMÁTICAS SOBRE AS COMUNIDADES DE PLANTAS COM NECTÁRIOS
EXTRAFLOREIS E SEUS EFEITOS SOBRE FORMIGAS DA CAATINGA”**

APROVADA EM 26/02/2018

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Inara Roberta Leal (Orientadora)
(Universidade Federal de Pernambuco)

Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira
(Universidade Estadual de Campinas)

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli
(Universidade Federal de Pernambuco)

Profa. Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes
(Universidade Federal de Pernambuco)

Prof. Dr. Oswaldo Cruz Neto
(Universidade Federal de Pernambuco)

RECIFE– 2018

*À minha mãe, Cícera Félix, que além do amor
despertou em mim o gosto pelas plantas e bichos.
Dedico.*

AGRADECIMENTOS

Eu não seria capaz de concluir este trabalho sem a ajuda e a colaboração de muitas pessoas. Por isso, os produtos desta tese refletem o esforço conjunto dessa gente especial, ao longo de quatro anos de dedicação. Minha experiência trabalhando com plantas e formigas, além de fascinante e inesquecível, é também coletiva. Assim, quero humildemente agradecer,

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão das bolsas de estudos no Brasil e no exterior;

Ao Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO, Darwin) pelo espaço cedido para o estágio, e aos funcionários da instituição, especialmente à Elie Costa, Jodie Hayward e Magen Petit, pelo acolhimento e carinho ímpar durante o período de intercâmbio na Austrália.

À minha orientadora Inara Leal, por ter me acolhido, desde o primeiro contato via e-mail. Obrigado por todo aprendizado, oportunidades, exemplos e por sempre me encorajar a ir além;

Ao meu coorientador, Alan Andersen, pela contribuição indispensável para a construção desta tese, pela recepção ímpar em seu laboratório e por todo aprendizado durante minha estadia no “Down Under”;

Ao Xavier Arnan, que teve um papel fundamental durante todo o processo de construção desta tese, por estar sempre 100% disposto a ajudar e por me ensinar que ciência se faz com humildade;

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e aos técnicos Hildebrando e Soraya, que contribuíram imensamente durante meu processo de formação;

Aos membros titulares da banca de defesa, professores Paulo Sérgio Oliveira, Marcelo Tabarelli, Ariadna Valentina Lopes e Oswaldo Cruz, e aos membros suplentes Mauro Guida e Hiram Falcão, pela gentileza e valiosas contribuições ao trabalho;

Aos proprietários dos sítios e fazendas do Parque Nacional do Catimbau, que autorizaram o trabalho de coleta de dados em suas propriedades;

Aos companheiros de campo, Leila Janaína, Márcia Emanuelle, Natan, Felipe Siqueira, Diego Sotero, Welton Lupercinio e Gabriela Burle, pela ajuda essencial durante as coletas;

Aos meus amigos, Lucas Erikson e Diego Trindade, pela ajuda com os testes estatísticos e a Gisele Milaré pelas figuras;

A todos os amigos do Laboratório de Interação Planta-Animal (LIPA) pelo aprendizado, e colaboração ao longo desses quatro anos, especialmente Xavier Arnan, Elâine Ribeiro, Daniella Reis, Felipe Siqueira, Talita Câmara, José Domingos e Fernanda Maria;

Aos grandes amigos Leila Janaína, Giedre Benatto, Márcia Emanuelle, Camila Miranda, Lara Mesquita, e Lucas Erikson, com os quais tive o prazer de dividir, além do mesmo lar, muitas alegrias e tantos momentos inesquecíveis;

Aos amigos dos cursos de campo da Caatinga e Pantanal, especialmente Gisele Milaré, Lilibeth Chelala, Marcella Woolley, Vanessa Nobrega, Sabine Rocha, Diego Pires, Daniele Moreno, pelos momentos de aprendizado, interação e pela amizade;

Aos meus amigos da Austrália, Jaquelin Silva, Gabriela Burle, Laila Fieto, Simon Frost, Maria Salazar, Alexandra Gutierrez, Daniel McKey, Florian Roson, Pauline Leancker, Adèle Remazeilles, Salomè Gotreau, e Jazmin Gomez, pelo acolhimento e carinho fundamentais durante o meu estágio sanduíche do outro lado do planeta;

Aos meus muitos amigos que, embora longe, sempre torceram por mim;

À minha mãe Cícera Félix e à irmã Henriqueta Félix pelo amor, dedicação, e por estarem sempre ao meu lado, me apoiando, aconselhando e acreditando nos meus sonhos;

A Deus, por ter me concedido, entre tantas outras coisas, perseverança e força e por ter me apresentado a tanta gente imprescindível ao meu projeto e à minha vida.

“Vai ter com a formiga, ó preguiçoso; olha para os seus caminhos, e sê sábio”

Provérbios 6:6

RESUMO

Este estudo teve como objetivo compreender quais os efeitos individuais e combinados das perturbações antrópicas crônicas (e.g. coleta de produtos florestais, caça e pastoreio extensivo) e das mudanças climáticas (aqui mensurada pela redução dos níveis de precipitação) sobre a diversidade de plantas com nectários extraflorais (NEFs), e qual o papel desse grupo de plantas sobre a estrutura e organização espacial da comunidade de formigas de solo da Caatinga. No primeiro artigo nós investigamos a influência das perturbações humanas e redução da precipitação sobre as diversidades taxonômica, funcional e filogenética de plantas com NEFs, em 20 parcelas (0,1 ha) distribuídas ao longo dos gradientes de perturbação e precipitação no Parque Nacional do Catimbau, nordeste do Brasil. Para isso, combinamos as principais fontes de perturbações humana em um índice global, o qual inclui a densidade de pessoas, a extração de madeira e a pressão de animais domésticos (caprinos e bovinos), além de indicadores de acessibilidade às áreas. De maneira geral, verificamos efeitos individuais negativos das perturbações antrópicas sobre os três componentes da diversidade de plantas com NEFs. Os efeitos individuais da precipitação foram, por sua vez negativos apenas para as diversidades funcional e filogenética. Também observamos que perturbação e precipitação interagiram de forma a modular os três componentes da diversidade de plantas extranectaríferas. Para a diversidade taxonômica, a redução de precipitação teve um efeito negativo apenas em áreas com alto nível de perturbação. Já para as diversidades funcional e filogenética, a redução de precipitação teve um efeito negativo em áreas mais perturbadas e positivo em áreas mais conservadas. No segundo artigo nós avaliamos a função das plantas com NEFs sobre a distribuição espacial dos ninhos de formigas de solo e como essa relação é moldada pelas perturbações antrópicas e redução da precipitação. Observamos que formigas que dependem diretamente do néctar extrafloral nidificaram a 1m de distância das plantas com NEFs e maior distância foi de 4 m, enquanto espécies que não dependem do néctar extrafloral nidificam a uma distância superior a 1,5 m e alguns ninhos foram localizados a 6 m de distância das plantas com NEFs. Esses resultados indicam que plantas com NEFs são um recurso chave para a estruturação espacial das comunidades de formigas que nidificam no solo, afetando diretamente essas comunidades através do suprimento do recurso e indiretamente, através de competição das espécies comportamentalmente dominantes. Não verificamos relação entre aumento da perturbação e redução da precipitação sobre a distribuição espacial dos ninhos em relação às plantas com nectários extraflorais. Em conjunto, nossos resultados sugerem que as mudanças climáticas terão importantes efeitos sobre a comunidade de plantas da Caatinga ao aumentar a sua sensibilidade mediante as perturbações antrópicas. Diante das mudanças climáticas globais, as florestas tropicais secas representam habitats ameaçados, e nossos achados sugerem que Caatinga necessita ser priorizada em termos de políticas de conservação. Adicionalmente, diante da importância ecológica das plantas com NEFs para as formigas, o declínio dos três componentes da diversidade pode ter efeitos sobre as populações de plantas e formigas, bem como sobre o mutualismo promovido pelas glândulas extraflorais.

Palavras-chave: Aridez; diversidade e estrutura taxonômica, funcional e filogenética; florestas tropicais sazonalmente secas; néctar extrafloral; teoria do forrageamento ótimo.

ABSTRACT

The aim of this study was to investigate the individual and combined effects of chronic anthropogenic disturbance (e.g. harvesting of timber and non-timber forest products, hunting, and grazing by livestock) and climate change (increasing aridity measured by precipitation levels) on the diversity of plants bearing extrafloral nectary (EFNs), and the effects of EFNs on the spatial organization of ground-dwelling ant community in Caatinga vegetation. The first chapter evaluates the effects of both human disturbance and precipitation reduction on taxonomic (TD), functional (FD) and phylogenetic diversities (PD) of the EFN-bearing plant community in 20 plots (0.1 ha) distributed along disturbance and precipitation gradients at Catimbau National Park, Northeast Brazil. We firstly combined the main sources of human disturbance in a global multimeric index, which includes the number of people, wood extraction, and domestic animal pressure (goats and cattle), as well as human accessibility indicators to the focal plots (e.g. distance to house, distance to road and number of people with influence to the plot). We observed individual negative effects of human disturbance on the TD, FD and PD of EFNs-bearing plants. The effect of precipitation reduction was individually negative only on both functional and phylogenetic diversity. Additionally, we observed interactive effects of disturbance and precipitation on the three components of EFNs-bearing plants. For taxonomic diversity, precipitation reduction showed a negative effect only in more disturbed areas, while for functional and phylogenetic diversity precipitation reduction imposed negative effects in more disturbed areas and positive in more conserved sites. The second chapter investigates the effects of EFN-bearing plants on the spatial distribution of epigeic ant nests, and how this relationship is shaped by disturbance and precipitation. We found that ant species that are heavily dependent on nectar sources nested within 1 m of the nearest EFN-producing plant and none were located more than 4 m distant, whereas almost all nests of non-users were located >1.5 m and some >6 m distant. Our results provide empirical evidence that EFN is a key driver of the spatial structure of ground-nesting ant communities, both directly through the supply of a key food resource, and indirectly through competition from behaviorally dominant, heavy-user ant species. Finally, we did not find a relationship between either disturbance or precipitation reduction on the proximity of heavy users' nests to EFNs-bearing plants. Our results together indicate that climate changes will have important effects on Caatinga plant community by increase their sensibility to anthropogenic disturbance. Given the global climate changes, dry tropical forests are habitats of concern, and our findings suggests government polices conservations should prioritize Caatinga ecosystem. Additionally, given the great ecological relevance of EFNs-bearing plants for ants, decline in TD, FD and PD might have important effects on both plants and ants populations, as well as on a key mutualism promoted by extrafloral glands.

Keywords: Aridity, seasonally dry tropical forest; extrafloral nectar; optimal forage theory; taxonomic, functional and phylogenetic diversity and structure.

ÍNDICE

APRESENTAÇÃO.....	11
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	13
REVISÃO DE LITERATURA	16
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	42
CAPÍTULO I	61
<i>Individual and combined effects of chronic anthropogenic disturbance and climate change on taxonomic, functional and phylogenetic diversity of extrafloral nectary-bearing plants in Brazilian Caatinga</i>	<i>62</i>
CAPÍTULO II.....	104
<i>Extrafloral nectar as a driver of ant community spatial structure along disturbance and rainfall gradients in Brazilian Caatinga</i>	<i>105</i>
CONSIDERAÇÕES FINAIS	132
ANEXOS	136
<i>Normas para publicação nos periódicos.....</i>	<i>137</i>

APRESENTAÇÃO

As perturbações antrópicas crônicas (PACs) e as mudanças climáticas são apontadas como duas das principais causas do declínio da biodiversidade global (Sala et al., 2000; Sirami et al., 2017). Atualmente, a maioria dos habitats está sujeita a esse tipo de perturbações, as quais, interligadas de formas complexas, podem levar ao declínio de populações, sobretudo aquelas mais especialistas, e, em alguns casos, à extinção local, que incute em modificações na composição, riqueza e dominância das comunidades relacionadas (Kalascka et al., 2004). Por sua vez, as mudanças climáticas globais, têm levado a importantes mudanças tanto na morfologia dos organismos (Hughes, 2000), quanto na distribuição das espécies (Martin, 1998), nas interações ecológicas e no funcionamento dos ecossistemas (Walther et al., 2002).

As ameaças impostas pelas perturbações humanas e mudanças climáticas são suficientemente preocupantes quando consideradas individualmente, entretanto seus efeitos interativos podem ter consequências ainda mais severas para a biodiversidade (Travis, 2003; Parmesan e Yohe, 2003). Uma maneira de abordar os efeitos combinados das perturbações humanas e futuras mudanças climáticas é substituir o tempo pelo espaço e investigar as atuais interações entre perturbações e as mudanças climáticas em áreas que simulem o que ocorreria ao longo do tempo (Caddy et al., 2017). Assim, nesse trabalho nós investigamos os efeitos individuais e sinérgicos das PACs e das mudanças climáticas sobre a comunidade de plantas e o seu mutualismo com formigas mediado pelos nectários extraflorais (NEFs) em uma importante floresta tropical sazonalmente seca brasileira – a Caatinga.

Os NEFs são glândulas que produzem secreções açucaradas as quais atraem artrópodes diversos, especialmente formigas (Wheeler, 1910) que ao utilizar esses recursos líquidos protegem a planta contra o ataque de herbívoros (e.g. Bentley, 1977a; Keeler, 1989).

A presença de NEFs já foi reportada para aproximadamente 4.000 espécies vegetais (Marazzi e Sanderson, 2010) em mais de 108 famílias de Angiospermas (Weber e Agrawal, 2014). A disponibilidade do néctar extrafloral é apontada como um importante fator influenciando a comunidade de formigas arborícolas, ao promover a atividade de forrageamento, bem como a diversidade desses insetos por meio do aumento da sobrevivência da colônia, seu crescimento e reprodução (Davidson, 1997). Entretanto, nosso entendimento sobre o efeito que as plantas com NEFs tem sobre a comunidade de formigas, principalmente aquelas que nidificam no solo e sobem às plantas para forragear, ainda permanece pouco explorado (mas veja, Blüthgen et al. 2000, 2004, Câmara et al., 2016).

Como uma típica região semiárida, a Caatinga abriga densas populações humanas, que utilizam os recursos naturais como fonte de subsistência há centenas de anos (Coimbra-Filho e Câmara, 1996). Adicionalmente, as recentes projeções climáticas indicam que a média pluviométrica anual, que varia marcadamente na região, seja reduzida em torno de 22% até o ano de 2100 (Magrin et al., 2014). Especificamente para as plantas com NEFs, espera-se que as PACs e mudanças climáticas afetem o mutualismo mediado pelas glândulas de néctar extrafloral ao reduzir a produção e secreção de recursos líquidos, bem como diminuir a vida útil das glândulas extraflorais, alterar a distribuição de plantas extranectaríferas, estrutura e/ou composição da comunidade de formigas (Blüthgen e Reifenrath, 2003; Whalen e McKey, 2007; Leal et al., 2015). As plantas com NEFs perfazem uma porção representativa da flora da Caatinga (veja Melo et al., 2010; Leal et al., 2015), e os efeitos das perturbações crônicas já se mostraram como uma importante força estruturadora da comunidade de plantas com NEFs e suas formigas associadas, com efeitos diretos sobre a performance desse grupo vegetal, bem como com efeitos indiretos sobre a quebra dos mutualismos com formigas (Leal et al., 2015). Assim, a Caatinga constitui-se como um sistema ideal para avaliar os efeitos individuais e interativos das PACs e das

mudanças climáticas sobre a comunidade de plantas portadoras de NEFs, bem como seu impacto sobre a comunidade formigas que utilizam este recurso.

Para tanto, essa tese foi dividida em duas partes. O primeiro capítulo trata de como o aumento da intensidade das perturbações humanas crônicas e a redução da precipitação influenciam a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de plantas portadoras de nectários extraflorais. O segundo capítulo, por sua vez, investiga o papel desse grupo de plantas sobre os padrões de densidade e distribuição espacial das formigas que nidificam no solo da Caatinga, além de avaliar como a perturbação e precipitação moldam essa organização.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Bentley, B.L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 407–427.
- Blüthgen, N.; Verhaagh, M.; Goitía, W.; Jaffé, K.; Morawetz, W.; Barthlott, W. 2000. How plant shapes the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125: 229–240.
- Blüthgen, N.; Reifenrath, K. 2003. Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution. *Australian Journal of Botany*, 51: 515–527.
- Blüthgen, N.; Stork, N.E.; Fiedler, K. 2004. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos*, 106: 344–358.
- Caddy-Retalic, S.; Andersen, A.; Aspinwall, M. et al. 2017. Bioclimatic transect networks: powerful observatories of ecological change. *Ecology and Evolution*, 7: 4607–4619.
- Câmara, T.; Almeida, W.R.; Tabarelli, M.; Andersen, A.N.; Leal, I.R. 2016. Habitat fragmentation, EFN-bearing trees and ant communities: ecological cascades in Atlantic forest of northeastern Brazil. *Austral Ecology*, 42: 31–39.

- Coimbra-Filho, A.F.; Câmara, I.G. 1996. Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região Nordeste do Brasil. Fundação Brasileira para Conservação da Natureza, Rio de Janeiro.
- Davidson, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 153–181.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 56–61.
- Kalacskaa, M.; Sanchez-Azofeifaa, G.A.; Calvo-Alvaradob, J.C.; Quesadac, M.; Rívarda, B.; Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200: 227–247.
- Keeler, K.H. 1979. Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at two elevations in Jamaica. *Biotropica*, 11: 152–154.
- Leal, L.C; Andersen, A.N.; Leal, I.R. 2015. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica*, 47: 468-474.
- Magrin, G.O.; Marengo, J.A.; Boulanger, J.P.; Buckeridge, M.S.; Castellanos, E.; Poveda, G.; Scarano, F.R.; Vicuña, S. 2014. Central and South America. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 1499-1566.
- Marazzi, B.; Sanderson, M.J. 2010. Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. *Evolution*, 64: 3570–3592.
- Melo, Y.; Machado, S.R.; Alves, M. 2010. Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163: 87–98.
- Parmesan, C.; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37–42.
- Sala, O.E.; Chapin, F.S.I.; Armesto, J.J.; Berlow, E.; Bloomfield, J.; Dirzo, R.; Huber-Sanwald, E.; Huenneke, L.F.; Jackson, R.B.; Kinzig A.; Leemans, R.; Lodge, D.M.;

- Mooney, H.A.; Oesterheld, M.; Poff, N.L.; Sykes, M.T.; Sykes, M.T.; Walker, B.H.; Walker, M.; Wall, D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287:1770–1774.
- Sirami, C.; Caplat, P.; Popy, S.; Clamens, A.; Arlettaz, R.; Jiguet, F.; Brotons, L.; Martin, J.L. 2017. Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 385–394.
- Travis, J.M.J. 2003. Climate change and habitat destruction a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270: 467–473.
- Walther, G.R.; Post, E.; Convey, P.; Menzel, A.; Parmesan, C., Beebee T.J.C.; Fromentin J.M.; Hoegh-Guldberg, O.; Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 16: 389–395.
- Weber, M.; Agrawal, A.A. 2014. Defense mutualisms enhance plant diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 11: 16442–16447.
- Wheeler, W.M. 1910. *Ants: their structure, development and behaviour*. U.S.A.: Lancaster.

REVISÃO DE LITERATURA

Perturbações Naturais e Antrópica

Os ecossistemas naturais são sujeitos a distúrbios biológicos e físicos, os quais são considerados fatores importantes na dinâmica de comunidades, além de responsáveis pela heterogeneidade espacial, seleção e evolução das histórias de vida (Sousa, 1984). As perturbações, embora normalmente tenham conotações negativas relacionadas a qualquer evento que impactam um determinado organismo são, na verdade, um processo relacionado à manutenção, ao funcionamento e a estrutura dos ecossistemas (Pickett e White, 1985). A perturbação natural é definida como um evento que causa modificações na biota, geralmente atuando desde um único indivíduo ou população, até comunidades e ecossistemas, incluindo os fluxos e retenção de matéria orgânica e seus processos associados (Creed, 2006). Além das perturbações de origem natural, a maioria dos ecossistemas ao redor do globo está sujeita as perturbações de origem humana, que são provocadas pelos variados tipos de uso da terra (Melo et al., 2010), e podem ter efeitos muito diferentes daqueles causados pelas perturbações naturais (Foster et al., 1998), sejam essas diferenças na escala espacial (área), temporal (frequência e duração), ou até mesmo na sua intensidade e previsibilidade (Pavlovic, 1994). Embora os padrões ecológicos e os processos que as originam essas perturbações sejam, inicialmente similares, existe uma tendência de que as perturbações naturais tenham efeitos positivos sobre a manutenção dos processos ecológicos ecossistêmicos. Por sua vez, as perturbações causadas pela ação humana são apontadas atualmente, como uma das principais causas da perda da biodiversidade, bem como da descaracterização dos ecossistemas naturais (World Resources Institute, 1997).

As diferenças entre as perturbações naturais e humanas são baseadas, principalmente, na intensidade e frequência de ocorrência, sendo as perturbações naturais menos intensas e

frequentes, além de ocorrerem de forma aleatória no espaço, quando comparadas com as perturbações antrópicas (Pickett e White, 1985). De acordo com a Hipótese da Perturbação Intermediária (Connell, 1978), em uma dada comunidade, espera-se que um pico de diversidade ocorra sob níveis intermediários de frequência e intensidade de perturbação. Isso aconteceria porque comunidades sujeitas a regimes de perturbação de baixa frequência e/ou intensidade seriam compostas apenas por espécies boas competidoras (i.e., espécies características de comunidades maduras dos estágios finais de sucessão). Por outro lado, comunidades sujeitas a regimes de perturbação de alta frequência e/ou intensidade seriam compostas apenas por espécies boas colonizadoras (i.e., espécies pioneiras), mantendo esses ecossistemas em estágios iniciais de sucessão e, portanto, com baixa diversidade. Mas nas comunidades que sofrem perturbações de frequência e intensidade moderadas, espécies com diferentes habilidades de colonização e competição (i.e., espécies ocorrentes em diferentes estágios sucessionais) podem coexistir, ocorrendo assim um pico de diversidade (Connell, 1978). Dessa maneira, as comunidades sujeitas às perturbações de origem natural estariam mais próximas ao regime intermediário de perturbação, enquanto que as comunidades sob regime de perturbações antrópicas estariam mais próximas ao regime intenso/ ou muito frequente de perturbação.

As alterações de áreas naturais causadas pelo homem são universais e continuam crescendo globalmente (Sala, 2000). Atualmente, estima-se que cerca de 48% da área total terrestre esteja sujeita as perturbações humanas, entretanto, quando consideradas apenas as regiões habitáveis do planeta, as áreas perturbadas somam três quartos (Hannah et al., 1994). Devido aos efeitos negativos impostos em diversos ecossistemas do planeta, as perturbações de origem humana vêm recebendo cada vez mais atenção da comunidade científica (Colón e Lugo, 2006; Shahabuddin e Kumar, 2006). Esses efeitos podem ser notados por meio da redução na abundância de populações, podendo causar algumas vezes até extinções locais, as

quais acarretam alterações na composição de espécies; na riqueza e na dominância entre espécies nas comunidades afetadas, e nas interações ecológicas (Kalascka et al., 2004; Shahabuddin e Kumar, 2006).

A compreensão das perturbações antrópicas envolve uma análise das classes dessas perturbações, as quais podem ser divididas em perturbações agudas e perturbações crônicas (Singh, 1998). As perturbações agudas consistem na total descaracterização de uma área e estão relacionadas à perda de habitat, transformação de grandes áreas em plantações ou pastagens. Esse tipo de perturbação, por ter efeitos mais facilmente identificados, são também mais bem estudados (Singh, 1998; Watt, 1998). Inúmeros trabalhos apontam as consequências da perturbação aguda no ecossistema, e incluem a extinção local e regional de espécies, além da mudança nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética (Girão et al., 2007; Santos et al., 2010; Munguía-Rosas et al., 2014). Em contrapartida, as perturbações antrópicas crônicas (PAC) são mais difíceis de serem acessadas, pois são baseadas na extração moderada de recursos, criando assim, um gradiente entre as áreas mais conservadas e mais perturbadas (Watt, 1998).

As PAC são caracterizadas como atividades constantes que modificam o ambiente de forma gradual, não o descaracterizando de maneira drástica (Singh, 1998; Martorell e Peters, 2005). Essas perturbações podem ser exemplificadas por atividades relacionadas a criação extensiva de rebanhos em áreas de florestas, a atividade de extração seletiva de madeira, a coleta de produtos não madeireiros (i.e., frutos, sementes, cascas, entre outros), e a caça ininterrupta (Singh, 1998; Martorell e Peters, 2005). Apesar dos efeitos deste tipo de perturbação ser aparentemente gradativo, ele é também deletério, pois causam simplificação e homogeneização das comunidades, alterando o funcionamento dos ecossistemas e sua capacidade de prover serviços (Singh, 1998). Essas mudanças, que inicialmente podem ser ignoradas em um contexto geral, podem levar a uma gradual perda da resiliência da

comunidade, tornando-a gradativamente mais vulnerável às perturbações, que outrora podiam ser absorvidas sem alterações nos padrões e funções da comunidade (Folke et al., 2004).

Efeitos das Perturbações sobre a Diversidade da Flora

De maneira geral, as atividades antrópicas têm como principal consequência a diminuição da riqueza de espécies nos ecossistemas (Silva e Tabarelli, 2000; Gerstner et al., 2014). Entretanto, a riqueza de espécies quando avaliada isoladamente revela poucos detalhes sobre a maneira como determinada comunidade se estrutura após os eventos de perturbação. Sabe-se, por exemplo que as perturbações humanas trazem consigo consequências mais abrangentes, as quais incluem modificações no funcionamento dos ecossistemas, bem como nas histórias evolutivas das comunidades biológicas (Morris, 2010; Ribeiro et al., 2016; Sfair et al., no prelo). Portanto, para entender as consequências mais abrangentes das perturbações humanas faz-se necessário avaliar os diferentes níveis de diversidade (Pavoine e Bonsall, 2010).

O processo de extinção das espécies ocorre de forma direcionada e, de maneira geral, grupos vulneráveis carregam consigo um conjunto de atributos comuns (Fréville et al., 2007; Leão et al., 2014). Nesse sentido, a abordagem funcional leva em consideração as características/atributos de um grupo que conferem as espécies vulnerabilidade ou resistência de coexistir em determinado ambiente e pode ser representada pela diversidade, frequência e divergência de atributos na comunidade (Pla et al., 2012). O uso de medidas funcionais vem sendo aprimorado nos últimos anos (Petchey e Gaston, 2006; Cianciaruso et al., 2009), incluindo aquelas que buscam compreender como os gradientes naturais e artificiais influenciam a organização funcional de comunidades (e.g. Díaz et al., 2007; Mouchet et al., 2010). Especificamente, estudos usando a vegetação como modelo têm revelado, por

exemplo, que em estágios sucessionais espécies de uma mesma série geralmente apresentam um conjunto de atributos relacionados ao ambiente em que ocorrem (Lebrija-Trejos et al., 2010). Atividades de extração de madeira também já foram descritas como relacionadas com espécies vegetais com menor área foliar e investimento em massa foliar; e a pressão pastagem, exercida por animais domésticos, esteve relacionada com a variação intraespecífica, em que a herbivoria por esses animais foi correlacionada com o aumento de indivíduos vegetais com maior densidade de madeira e massa foliar, provavelmente uma estratégia para reduzir a palatabilidade (Sfair et al., no prelo). Por último, alguns estudos têm mostrado ainda, que diferentes fontes de perturbações antrópicas crônicas podem causar mudanças na frequência de grupos funcionais, a exemplo de espécies tolerantes à sombra, que compõem o estrato emergente (Oliveira et al., 2004) e que são polinizadas e dispersas por vertebrados (Girão et al., 2007; Santos et al., 2008).

Assim, a partir dos achados acima citados, parece razoável pensar que as perturbações antrópicas exercem influência sobre a diversidade funcional, de modo que as comunidades se reorganizam de forma a manter uma maior contribuição dos atributos ligados à tolerância das condições ambientais criadas por essas perturbações, além de estratégias relacionadas ao investimento estrutural e reprodutivo. Sob essa perspectiva, as perturbações antrópicas podem atuar como filtros ambientais, selecionando as espécies com traços que permitam a sua persistência em áreas perturbadas (Chase e Myers, 2011).

Além dos efeitos sobre a diversidade funcional, as perturbações antrópicas podem ainda acarretar modificações nas histórias evolutivas das espécies (Santos et al., 2010; 2014a; Munguía-Rosas et al., 2014; Ribeiro et al., 2016). Por isso juntamente com a tradicional abordagem taxonômica e funcional, a estrutura filogenética também é utilizada para compreender como as comunidades se estruturam após eventos de perturbação (Webb et al., 2002; Santos et al., 2010). O estudo da estrutura filogenética também pode fornecer indícios

sobre os processos ecológicos que organizam uma comunidade, como os filtros ambientais e competição (Webb, 2000; Webb et al., 2002). As perturbações humanas podem afetar a estrutura filogenética e diversidade de comunidades de formas contrastantes, dependendo do nível de organização florística que segue após os distúrbios (Arroyo-Rodríguez et al., 2012). Se o balanço entre a extirpação e a proliferação de linhagens particulares resulta na coocorrência de grupos mais relacionados, comunidades em áreas perturbadas devem ser filogeneticamente pobres e agrupadas que em áreas onde a perturbação é ausente (Santos et al., 2010; Munguía-Rosas et al., 2014). Por outro lado, se o resultado da reorganização florística resulta na coocorrência de grupos distantemente relacionados, as comunidades serão filogeneticamente mais diversas e mais dispersas em áreas perturbadas. Uma terceira possibilidade é que a reorganização da comunidade não resulte em mudanças significantes na estrutura e diversidade filogenética, porque os grupos que proliferam são igualmente dispersos ao longo da filogenia (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Benítez-Malvido et al., 2014). Por exemplo, Zhang et al. (2004), ao avaliar onze trabalhos com a temática em questão, observaram que parte destes trabalhos (5 trabalhos no total) relacionou os efeitos das perturbações antrópicas com o agrupamento filogenético das comunidades originais; ao passo que outra parte desses esforços (6 trabalhos no total) observaram que as perturbações tiveram pouca ou nenhuma influência sobre a estrutura filogenética. Os diferentes resultados a cerca da influência de perturbações humanas sobre a estrutura filogenética poderiam estar relacionados com uma ampla variedade de fatores, como tipo de perturbação, intensidade da perturbação, distribuição dos atributos na comunidade antes dos eventos de distúrbios, bem como forma de vida dos clados (Hillerislambers et al., 2012; Swenson, 2013; Zhang et al., 2014). Além de limitadas e contrastantes, as evidências empíricas disponíveis sobre as respostas filogenéticas se concentram nas respostas às perturbações agudas, tais como o desmatamento e fragmentação (Santos et al. 2010; 2014a; Arroyo-Rodríguez et al., 2012,

Andrade et al., 2015) e atualmente, apenas um trabalho demonstra os efeitos que as perturbações crônicas exercem sobre a estrutura e diversidade filogenética (Ribeiro et al., 2016), com reflexos a perda de histórias evolutivas da flora da Caatinga.

As relações entre as diversidades taxonômica, funcional e filogenética são bastante complexas (Faith, 2008; Devictor et al., 2010). Inicialmente, espera-se uma relação positiva entre essas três medidas de diversidade, uma vez que a presença de um maior número de espécies pode significar um maior número de traços funcionais em uma comunidade, assim como um maior número de linhagens representadas (Losos, 2008). Contudo, essas relações nem sempre são lineares. Duas comunidades com a mesma diversidade taxonômica podem diferir quanto as relações filogenéticas entre as espécies, em decorrência de suas diferentes histórias evolutivas (Webb et al., 2002; Losos e Glor, 2003), além de poder diferir quanto aos traços funcionais devido as diferentes condições ambientais (Stevens et al., 2003; Petchey et al., 2007). Entretanto, uma estreita relação entre as diversidades funcional e filogenética é esperada se os traços funcionais que permitem as espécies persistirem em um determinado ambiente são evolutivamente conservadas, ou seja, apresentam um sinal filogenético (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). Assim, para compreender de que maneira as comunidades vegetais se reestruturam após eventos de perturbação, faz-se necessário a abordagem integrativa de diferentes abordagens de diversidade, que incluem os três componentes da diversidade: diversidade taxonômica, funcional e filogenética.

Efeitos das Perturbações sobre a Fauna e Interações Ecológicas

Além dos diversos efeitos dos distúrbios antrópicos sobre a vegetação, os animais também são impactados pelas atividades humanas. Especificamente, a perda de habitat, alteração e degradação de áreas naturais associadas às perturbações antrópicas são as maiores

ameaças à vida selvagem ao redor do globo (Wilcove et al., 1998, Gibbons et al., 2000, Hanski, 2005). Os efeitos diretos dessas alterações sobre os animais são bem aparentes, no sentido de extinguir as espécies em escala local por meio de eventos imediatos ou de longo prazo (Hanski, 2005). Entretanto, as perturbações humanas também podem afetar a fauna de formas indiretas, seja por meio de modificações de habitat (Bubenik, 1982), de mudanças nas taxas de migração (Kuck et al., 1985), pelo aumento na competição com espécies não-nativas (Williamson, 1996), pela limitação do sucesso de espécies nativas (Hobbs e Huenneke, 1992), ou através de mudanças na composição de espécies como resposta a mudanças na vegetação nativa (Mills et al., 1989). Nesse sentido, percebe-se que mesmo quando as atividades antrópicas não modificam drasticamente um determinado habitat, outras consequências dessas perturbações podem reduzir as populações ou até mesmo afetar o comportamento animal.

Um estudo com vespas sociais nos Estados Unidos revelou que a proximidade de populações humanas foi diretamente proporcional a agressividade desses insetos ao longo do tempo, especialmente após períodos de reprodução (Curtis e Stamp, 2006). Na Itália, Apollonio e colaboradores (2005) demonstraram que o aumento das atividades humanas reduziu significativamente o número de fêmeas e juvenis de cervos *Dama dama* Linnaeus, 1758, ao longo de 20 anos. Essas mudanças no comportamento das espécies em resposta aos distúrbios humanos, de maneira geral, estão relacionadas a diminuição do *fitness* causada pela redução de áreas e tempo disponível para o forrageio (Gill et al., 1996), reprodução (de Jong et al., 2013), ou até mesmo da redução do tempo de repouso (Rosa et al., 2006). Normalmente, a presença humana também está relacionada com o aumento do gasto energético utilizado em atividades de locomoção (Houston et al., 2012) e/ou respostas fisiológicas (Ackerman et al., 2004).

Em uma outra perspectiva, os impactos dos distúrbios humanos também podem ter efeito sobre a distribuição espacial das comunidades. Uma variedade de estudos tem mostrado que as perturbações humanas desempenham um forte impacto sobre a estrutura de ninhos de espécies animais diversas, bem como sobre as taxas de reprodução das colônias (e.g. Bolduc e Guillemette, 2003; Curtis e Stamp, 2006; Gillis et al., 2012). Os ninhos de animais de solo são especialmente vulneráveis as perturbações, pois a sua localização aumenta a probabilidade de pisoteio, predação por animais, ou até o seu abandono pela geração parental em resposta às perturbações (Pangau-Adam, 2006; Gillis et al., 2012). Grande parte dos estudos que demonstraram os efeitos das perturbações sobre ninhos está restrita ao grupo das aves, que podem ser afetados diretamente pela presença física de humanos (Lenington, 1979; Giese, 1996; Carney e Sydman, 1999). Contudo, organismos invertebrados também podem ser impactados por esses distúrbios. Sabe-se, por exemplo, que perturbações mecânicas em ninhos de formigas podem levar a modificações na entrada de luz e correntes de ar nas câmaras de reprodução, com consequências imediatas sobre a rainha e a prole, e em alguns casos pode levar à imigração para novas áreas de nidificação (Hölldobler e Wilson, 1990).

As perturbações antrópicas também exercem importante influência sobre as interações ecológicas. Em uma comunidade, todos os organismos estão conectados por meio de diferentes processos, que em conjunto atuam na manutenção da biodiversidade (Bascompte e Jordano, 2007). A exclusão local de espécies pode desencadear a quebra de interações com reflexos em cascata, em curto, ou longo prazo, acentuando o processo de degeneração ecológica em áreas perturbadas (Kearns et al., 1998). Quando avaliamos os efeitos das perturbações sobre as interações entre plantas e animais, as mutualísticas são particularmente vulneráveis (Bond, 1994). Em um mutualismo, os parceiros envolvidos possuem uma maior dependência entre si (Stiles, 2000). A quebra da interação e, em consequência, dos benefícios

providos aos parceiros envolvidos pode comprometer a aptidão das espécies e a permanência desses indivíduos no habitat (Jordano, 1987). Mudanças no cenário ecológico onde as interações ocorrem podem ainda modificar o balanço entre custo/benefício da interação e transformar uma relação ecológica originalmente mutualística em antagônica (Eaton et al., 2011).

Mudanças Climáticas

Embora o clima da Terra tenha passado por muitas mudanças durante a sua existência, é inegável que as mudanças globais atuais são fortemente influenciadas pela ação humana sobre os ecossistemas naturais (Houghton et al., 2006; Lewis et al., 2009). Nesse contexto, o Antropoceno surge como um paradigma que descreve o impacto cumulativo da civilização, em maneiras diversas, onde as atividades antrópicas têm modificado a Terra, numa magnitude semelhante aos impactos da era do gelo, entretanto em um período de tempo consideravelmente mais curto (Crutzen e Stoermer, 2000; Steffen et al., 2011).

De acordo com informações do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (2014), as mudanças climáticas do Antropoceno provocarão alterações nas condições ambientais, na frequência e intensidade do clima e nos processos climáticos (Magrin et al., 2014). Especificamente, estudos com modelos climáticos globais têm projetado importantes mudanças nos regimes de chuva, aumento das temperaturas, bem como o degelo dos polos, no aumento do nível dos oceanos e eventos climáticos extremos (Marengo et al., 2012; Chou et al., 2014a; Magrin et al., 2014). A velocidade em que essas variações climáticas ocorrem é um fator que merece atenção, pois quanto mais aceleradas são essas mudanças, mais bruscas serão as consequências sobre as comunidades biológicas (Brook et al., 2005). Por exemplo, quando os padrões do clima sofrem mudanças, espécies animais e vegetais tendem a colonizar novos habitats, devido a sua sensibilidade, e procurarem novos habitats onde o

clima se tornou mais adequado ao seu estabelecimento (Peters, 1990). Em associação com as mudanças climáticas globais, as variações regionais e locais das médias de temperatura influenciam a distribuição de períodos quentes e frios, assim como mudanças nas variáveis químicas e físicas, que incluem modificações nas taxas de evapotranspiração, radiação e precipitação (Peters, 1990; Nobre et al., 1991). Considerando que tanto a temperatura, quanto a precipitação desempenham papéis fundamentais na distribuição das espécies (Chopra et al., 2005), essas modificações podem ter consequências importantes sobre a distribuição e dinâmica dos ecossistemas.

Efeito das mudanças climáticas sobre organismos

As mudanças climáticas podem afetar plantas e animais de formas variadas, incluindo mudanças na distribuição das espécies (Caplat et al., 2013; Sirami et al., 2017), nos tamanhos das populações (Vörösmarty et al., 2000; Carpenter et al., 2008); e podem ainda promover mudanças na estrutura física, metabolismo e comportamento das espécies (Cerdá et al., 1998a; Waples e Audzijonyte, 2016) e, especificamente, sobre as interações bióticas, visto que os padrões de temperatura e umidade têm um papel importante nas comunidades biológicas (Parnesan e Galbraith, 2004). As respostas ecológicas frente as mudanças climáticas têm importantes implicações dada as pretéritas e continuas modificações causadas pelas atividades humanas.

Entre as características comportamentais, os traços relacionados ao forrageamento, tais como aqueles ligados à busca e à exploração de recursos, podem ser particularmente afetados pelas mudanças climáticas (Lubin e Henshel, 1990; Cerdá et al., 1998a; Aublet et al., 2009). A precipitação e temperatura, por exemplo, podem afetar indiretamente o comportamento de forrageio de animais ao afetar a produtividade primária e,

consequentemente, a quantidade de recursos disponíveis (Rosenzweig, 1968). Além disso, a temperatura pode ter um outro efeito direto no comportamento animal, ao limitar a habilidade de espécies forrageadoras de acessar os recursos disponíveis (Kaspari et al., 2000; Brown et al., 2004; van Oudenhove et al., 2011). De acordo com os modelos de forrageamento ótimo (MacArthur e Pianka, 1966; Stephens e Krebs, 1986), a eficiência do forrageio deve ser diretamente relacionada à produção primária, bem como à disponibilidade de recursos. Entretanto, sob condições climáticas desfavoráveis, a eficiência de busca por alimento é reduzida, devido ao aumento dos custos metabólicos (Cerdá et al., 1998a). Dessa maneira, as mudanças climáticas podem ter efeitos sobre as atividades de forrageio das espécies, bem como influenciar as decisões individuais que podem reduzir o sucesso reprodutivo das espécies.

As alterações causadas pelas mudanças climáticas observadas através de mudanças comportamentais, alteração da abundância de espécies-chave (Suttle et al., 2007); de mudanças na fenologia dos organismos (Both et al., 2009), e na distribuição das espécies (Harley, 2011) podem incutir na quebra de relações ao modificar a frequência e intensidade das interações entre as espécies (Stuble e Patterson, 2014). Por exemplo, Warren et al. (2011a), observaram que o aumento da temperatura é responsável pelo amadurecimento precoce de frutos e que esse padrão de amadurecimento incute na redução da eficiência de dispersão por *Aphaenogaster rudis* (Enzmann, J., 1947), uma espécie de formiga considerada dispersora de alta qualidade. Similarmente, um estudo a longo prazo na Holanda, demonstrou que o aumento das temperaturas retardou o desenvolvimento foliar da espécie vegetal *Quercus robur* L., reduzindo o pico de biomassa de larvas de lepidópteros que se alimentavam desse recurso vegetal, a reprodução de aves insetívoras e a reprodução de aves predadoras, resultando na quebra de interações ao longo de quatro níveis tróficos (Both et al., 2009). Assim, entender como os organismos irão responder as futuras mudanças climáticas,

que levam a mudanças subsequentes em processos ecológicos chave, é essencial no sentido de prever a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas futuros (Andrew et al., 2013).

Efeitos combinados das Perturbações e Mudanças Climáticas

Os efeitos das perturbações humanas e mudanças climáticas parecem ser suficientemente preocupantes para a biodiversidade quando considerados individualmente, porém suas consequências podem ser ainda mais alarmantes se consideradas atuando conjuntamente (Travis, 2003; Parmesan e Yohe, 2003; Rito et al., 2016). Embora distúrbios humanos e mudanças climáticas sejam reconhecidamente considerados fatores chave na estrutura das assembleias, estudos que abordam seus efeitos interativos como um precursor das mudanças biológicas são extremamente escassos (Gibb et al., 2015; Sirami et al., 2017). Por exemplo, as ameaças impostas pelo crescimento populacional, perda de habitat e aumento da aridez foram responsáveis por uma marcada redução na distribuição de coalas na Austrália (Lunney et al., 2014). Um estudo realizado na África do Sul observou o aumento nas populações de corvos em resposta ao aquecimento do clima e aumento na dispersão da espécie promovida pelo aumento da infraestrutura elétrica (Cunningham et al., 2016). Similarmente, o efeito da pastagem sobre a diversidade de répteis foi observado mudando de positiva para negativa com a redução da precipitação em Israel (Rottem et al., 2015). Os efeitos combinados dos distúrbios promovidos pela ação humana e das mudanças climáticas também são consideradas uma ameaça para a distribuição de espécies e interações ecológicas especializadas. Um estudo recente de revisão bibliográfica avaliando os impactos do uso da terra e mudanças climáticas sobre a distribuição de espécies, entre os anos de 2000 e 2014 mostrou que o número de estudos que incorporam essas duas temáticas vem crescendo ao longo dos anos (Sirami et al., 2017). Porém, os estudos que abordam seus efeitos combinados representam apenas cerca de 15% do total avaliado, quando comparado com 72% dos estudos

que abordam mudanças climáticas e impactos humanos em um contexto geral (Sirami et al., 2017).

Perturbações Antrópicas e Redução da Precipitação na Caatinga

A Caatinga é um mosaico de florestas tropicais sazonalmente secas e arbustos esclerofíticos espinhentos que compreende 826,411 km² do Nordeste brasileiro, representando 11% do território nacional (Veloso et al., 2002). A distribuição da Caatinga se sobrepõe à região de clima tropical semiárido, que se caracteriza pela baixa precipitação (240-900 mm), que se concentra ao longo de 3 – 5 meses do ano, e temperaturas médias entre 23° e 27°C (Reddy, 1983; Sampaio, 1995). Essa deficiência hídrica durante grande parte do ano, somado a irregularidade temporal na distribuição de chuvas são os principais fatores que determinam a existência dessa floresta seca (Queiroz, 2009).

A vegetação da Caatinga pode ser considerada como um tipo de floresta de porte baixo, por apresentar a predominância de um estrato arbóreo ou arbustivo-arbóreo, folhagem decídua na estação seca e árvores com ramificação profusa, geralmente portando espinhos e acúleos (Leal et al., 2003). Outras adaptações aos longos períodos de seca incluem a suculência, ceras epicuticulares e tricomas, e o armazenamento de água nas raízes ou no caule (Andrade-Lima, 1981; Barros e Soares, 2013). As fisionomias vegetais da Caatinga são bastante diversificadas e se estendem ao longo de inúmeras formações geológicas do embasamento cristalino às bacias sedimentares, montanhas e platôs (IBGE, 1985). Numa classificação ampla, Andrade-Lima (1981) reconheceu 12 fitofisionomias baseadas na composição das espécies de plantas dominantes, as quais são influenciadas pelo clima e o solo da região.

A região semiárida do nordeste do Brasil é uma das regiões áridas mais populosas do mundo, somando 26 habitantes a cada quilômetro quadrado (INSA, 2012). Atividades como desmatamento, com fins ligados as diferentes atividades humanas, levaram a apenas 45,6% da vegetação original, composta por florestas primárias e secundárias, que possivelmente são impactadas por atividades antrópicas agudas e crônicas (MMA, 2011). As atividades da agricultura ao longo da história da região geraram uma ocupação territorial impactante e desordenada, que culminou na diminuição significativa da biodiversidade regional (MMA, 2002). Para se ter uma dimensão desses impactos, em 1993, as atividades ligadas a agricultura ocupavam 28% da área total da Caatinga (MMA, 1998) e em alguns estados do Nordeste, como por exemplo o estado de Pernambuco, mais de 25% de suas áreas de Caatinga eram degradadas, sendo 16% desse total classificadas como áreas com nível de degradação severo (Sá, et al., 2003). Por outro lado, apenas 7,4% da área total da Caatinga está protegida por meio de unidades de conservação. Desse total, apenas 1% é constituída por áreas de proteção integral, e os 6,4% restantes protegidos como áreas de uso sustentável (MMA, 2011).

O sistema agropastoril é considerado como uma das principais fontes de perturbação nos remanescentes de Caatinga (MMA, 2011). Os rebanhos (estimado em um número superior a 10 milhões de animais; Medeiros et al., 2000), comumente utilizam os estratos herbáceo, arbustivo e arbóreo (Leal et al., 2003). Esses animais foram introduzidos pelos europeus no início de 1500 e rapidamente devastaram espécies vegetais nativas que não apresentavam resistência a pastagem intensiva (Leal et al., 2003). Assim, grandes áreas, onde o solo foi muito produtivo foram substituídas por pastagem por mais de 500 anos (Leal et al., 2005). A demanda por energia é outro fator que impacta a Caatinga, com histórico de uso pelos recursos iniciado durante a ocupação do Nordeste (Riegelhaupt e Pareyn, 2010). Inicialmente, a lenha foi um subproduto da agricultura itinerante e, em seguida, se tornou

uma fonte energética para diversos setores, como o domiciliar, o comercial e o industrial (Riegelhaupt e Pareyn, 2010). Somado a essas atividades, a população rural da Caatinga, também denominados de sertanejos, utilizam de práticas como a agricultura de corte e queima; a coleta de lenha e a caça (Leal et al., 2005). Além de ser um dos ecossistemas brasileiros mais perturbados e menos estudados, a Caatinga é também negligenciada em termos de políticas públicas, tornando-se um dos ecossistemas mais ameaçados do globo (Aide et al., 2013; Sunderland et al., 2015). Nesse contexto, o problema dos distúrbios crônicos é ampliado em áreas secas como a Caatinga, que por ser constantemente impactado por essas atividades humanas, se recupera de forma mais lenta que os demais ecossistemas (Martorell e Peters, 2009).

Somado ao problema das perturbações antrópicas crônicas, a biota da Caatinga também vem sendo ameaçada pelas mudanças climáticas globais. Estudos realizados pelo Painel de Mudanças Climáticas (2007a) preveem que a região semiárida enfrentará o aumento da temperatura em torno de 3 a 6°C e a redução da precipitação em cerca de 22%, até o ano de 2100 (Magrin et al., 2014). Nas regiões semiáridas, as quais já apresentam uma vulnerabilidade quanto à disponibilidade de água, espera-se que o estresse hídrico acentue ainda mais esse problema como resposta às variações climáticas (Magrin et al., 2014). Essas mudanças podem intensificar os efeitos negativos das perturbações antrópicas crônicas e, em conjunto, esses dois fatores podem incutir em sérias consequências para a biodiversidade da região. Dessa forma, a Caatinga, ao apresentar o contínuo uso de seus recursos naturais pela população, bem como figurar entre os ecossistemas mais ameaçados diante das futuras mudanças climáticas futuras, torna-se um sistema ideal para avaliar os impactos promovidos pelas perturbações crônicas e mudanças climática sobre a sua biota.

Relações ecológicas e as interações mediadas por Nectários Extraflorais

As interações ecológicas são tidas como processo importantes, que influenciam os padrões de variação e adaptação de espécies (Thompson, 2013), bem como a organização das comunidades (Mougi e Kondoh, 2012). Essas relações foram estabelecidas desde o surgimento da vida na Terra, contudo, o surgimento das primeiras plantas terrestres, há cerca de 425 milhões de anos, representa um marco na história das interações ecológicas. No final do período Carbonífero, há aproximadamente 300 milhões de anos, já estavam presentes na natureza todos os modos básicos pelos quais um animal pode se utilizar de uma planta (Labandeira, 2002).

Atualmente, a superfície terrestre é fundamentalmente abrigo de plantas vasculares e animais, dentre os quais merecem evidência as plantas com sementes e insetos, que contribuíram substancialmente para esta diversidade. A coevolução entre plantas e animais envolve sistemas e recursos que originam uma grande variedade de interações elaboradas e complexas (Beattie e Hughes, 2002), que variam desde benéficas até deletérias (Stotz et al., 1999; Del-Claro, 2012). Nesse contexto, podemos citar a polinização, que incute em benefícios para ambos parceiros envolvidos, onde os insetos promovem a polinização cruzada em plantas durante a coleta dos recursos florais; as plantas carnívoras, que por meio de armadilhas para insetos, obtêm nitrogênio e fósforo adicionais em ambientes com carência de nutrientes; e, mais comumente, as plantas atacadas por insetos herbívoros e patógenos microbianos, as quais tem levado à evolução de várias características vegetais como forma a diminuir a habilidade dos herbívoros em explorar os tecidos vegetais (Marquis, 1994; Stotz et al., 1999; Del-Claro, 2012). Esses mecanismos de defesa, que incluem: (i) defesas químicas como os compostos secundários (Ehrlich e Raven, 1964; Baldwin, 2001); a indução de proteínas defensivas (Haruta et al., 2001); a liberação de voláteis que atuam na atração dos predadores de insetos (Birkett et al., 2000), entre outros; (ii) defesas físicas como a dureza e

espessura foliar (Clissold et al., 2009); a densidade de tricomas (Woodman e Fernandes, 1991); o látex (Agrawal e Konno, 2009), e (iii) as defesas bióticas baseadas em uma relação mutualística, em que as plantas ofertam diferentes recursos aos parceiros animais em troca de proteção (Beattie; 1986; Rico-Gray e Oliveira, 2007).

No tocante as defesas bióticas, o parceiro melhor estudado, que atua sobre a defesa indireta de plantas, são as formigas predadoras (Rico-Gray e Oliveira, 2007). De fato, as relações entre plantas e formigas são pautadas nos diferentes tipos de recursos ofertados pelos vegetais de forma a atrair esses insetos predadores para a sua defesa, tornando as plantas um dos principais fatores que afetam a composição e estrutura da comunidade de formigas (Retana e Cerdá, 2000; Wang et al., 2001; Lassau e Hochuli, 2004). Os recursos ofertados pela vegetação para as formigas incluem (i) sítios para nidificação, em que plantas mirmecófitas apresentam cavidades ocas em folhas e ramos denominadas domácias, que são ocupadas por formigas especializadas em oferecer proteção ao vegetal (Webber et al., 2007); (ii) modificação das condições microclimáticas (Arnan et al., 2007); (iii) recursos alimentares múltiplos, como os corpúsculos alimentares (Dutra et al., 2006); e o néctar extrafloral (Bentley, 1977a; Machado et al., 2008). As formigas também podem obter recursos das plantas através de outros artrópodes em interações tritróficas (Del-Claro e Oliveira, 1999). Exemplos desses artrópodes são hemípteros (Stenorrhyncha e Auchenorrhyncha), que produzem exsudados ricos em açúcares denominados *honeydew* (Davidson et al., 2003), e lepidópteros das famílias Lycaenidae e Riodinidae que ofertam secreções de por meio de glândulas denominadas órgão nectarífero dorsal e órgão nectarífero tentacular, respectivamente (Kaminski et al., 2009).

Os nectários extraflorais (NEFs) são estruturas produtoras de néctar, vascularizadas ou não-vascularizadas, que não estão relacionadas ao processo de polinização (Koptur, 1992; Díaz-Castelazo et al., 2005), muito embora estejam presentes em estruturas reprodutivas da

planta (González-Teuber e Heil, 2009), sendo por isso também denominados extrareprodutivos ou extranupciais (Schimid, 1988). Essas estruturas são encontradas em 3.941 espécies de plantas, pertencentes a 754 gêneros e 108 famílias botânicas, e representando cerca de 21% das famílias vegetais já descritas. As glândulas extraflorais produzem e secretam soluções aquosas ricas em açúcares (especialmente glicose, frutose e sacarose), além de pequenas quantidades de proteínas, aminoácidos, ácidos orgânicos, lipídios, antioxidantes, entre outros (Beattie, 1986; González-Teuber e Heil, 2009).

As secreções extraflorais atraem não só formigas, mas também vespas (Cuatle e Rico-Gray, 2003; Olson et al., 2005) e aranhas (Whitney, 2004; Nahas et al., 2012; Painting et al., 2017), que também defendem as plantas contra herbívoros. Mas o grupo mais frequentemente envolvido nas interações com plantas que possuem NEFs são certamente as formigas (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Vários estudos têm demonstrado o papel das formigas como agente anti-herbivoria nas interações com plantas portadoras de nectários extraflorais (e.g. Bentley 1977a; Koptur, 1992, Heil e Mckey, 2003). Especificamente, já foi observado que as formigas podem atuar repelindo comedores de folhas (Koptur, 1979; Nascimento e Del-Claro, 2010); de botões florais e flores (Oliveira et al., 1999); comedores de sementes (Keeler, 1981) e insetos pilhadores do néctar extrafloral (Leal et al., 2006). Assim, a presença de formigas em plantas pode proporcionar o aumento das taxas de crescimento e incrementar o sucesso reprodutivo vegetal (Del-Claro et al., 1996; Rico-Gray e Oliveira, 2007; Nascimento e Del-Claro, 2010).

Várias linhagens independentes de especializações de nectários extraflorais têm evoluído ao longo de mais de 100 milhões de anos (Marjorie e Keeler, 2012; Marazzi et al., 2013). Essas origens diversas resultaram em uma ampla diversidade estrutural (i.e. morfológica e anatômica) e são sugeridas por alguns autores como um importante fator que influenciou o sucesso desse grupo vegetal (Marazzi e Sanderson, 2010; Marjorie e Keeler,

2012). Morfologicamente, os NEFs diferem consideravelmente quanto a sua localização, tamanho, forma e organização (Elias, 1983). Podem ser encontrados em praticamente todos os órgãos vegetais acima do solo, incluindo cotilédones, folhas, pecíolos, estípulas, brácteas, sépalas e frutos (Elias, 1983; Díaz-Castelazo et al., 2005). Tais estruturas podem ser encontradas desde formas unicelulares até complexas glândulas vascularizadas (Elias, 1983). A ampla variedade dessas estruturas e recursos ligados aos nectários extraflorais disponíveis para formigas permite que esses insetos exibam preferências entre os vários tipos de secreções ofertadas pelas plantas (Apple e Feener, 2001). Por exemplo, um levantamento numa floresta tropical no México, Rico-Gray (1993) observou 30 espécies de formigas e 102 espécies de plantas em 312 associações ecológicas, das quais 40% foram mediadas por nectários extraflorais em folhas, pecíolos, e estruturas reprodutivas. Schupp e Feener (1991) registraram 243 espécies de plantas na Ilha de Barro Colorado, Panamá, e encontraram 32% do total de espécies portando nectários extraflorais em estruturas não reprodutivas. Na presença dessa grande variedade de carboidratos disponíveis para formigas, as plantas podem competir pela atenção desses insetos. Formigas são conhecidas por exibir preferências por certos tipos de nectários extraflorais, visitando certas morfologias mais frequentemente que outras (Díaz-Castelazo et al., 2005). Sendo assim, diferenças nos atributos vegetais podem determinar quais plantas recebem mais formigas visitantes e, possivelmente, melhor proteção contra seus herbívoros (Marazzi et al., 2013).

Efeitos do Néctar Extrafloral sobre a Comunidade de Formigas

A principal função dos compostos derivados do néctar extrafloral está relacionada à atração de parceiros mutualísticos e, embora haja pouca literatura disponível a cerca dos compostos químicos presentes no néctar extrafloral, essas soluções já foram correlacionadas

com diferentes tipos de atividade das formigas, bem como suas necessidades nutricionais (Boevé e Wackers, 2003; Kautz et al., 2009; Gonzáles-Teuber e Heil, 2009). Isso acontece, porque além do néctar extrafloral ser um recurso relativamente constante no tempo e no espaço (Koptur, 1992; Rudgers e Gardner, 2004; González-Teuber e Heil, 2009), os açúcares em sua composição estão relacionados às principais funções fisiológicas dos insetos, porque constituem a fonte essencial de energia consumida pelas operárias (Duncan e Lighton, 1994) e são necessários para a formação do exoesqueleto (Mullins, 1985). Assim, dada a importância dessas soluções, o néctar extrafloral já foi mostrado, por exemplo, como tendo um impacto positivo sobre o tamanho corporal, tamanho dos ninhos, sobrevivência e reprodução de alguns grupos de formigas (Lach et al., 2009; Byk e Del-Claro, 2011). Contudo, o efeito que o néctar extrafloral exerce sobre a estrutura e organização da comunidade de formigas ainda permanece muito pouco explorado (mas veja Lach et al., 2009; Byk e Del-Claro, 2011; Câmara et al., 2016).

A extraordinária abundância de formigas em florestas tropicais úmidas já foi associada com a capacidade de alguns grupos de aproveitar a alta produtividade dos recursos florestais ao se alimentar de exsudatos vegetais, bem como das secreções fornecidas por hemípteros (Davidson et al., 1996). Nesse contexto, as famílias Formicinae e Dolichoderinae, merecem destaque pela particular representatividade e uma possível explicação para tal fenômeno vem do trabalho pioneiro de Eisner (1957), o qual mostrou que essas subfamílias são dependentes dos exsudatos extraflorais e, portanto, devem processar grandes volumes de néctar, apresentando algumas adaptações morfológicas de forma a coletar, estocar e processar grandes quantidades de recursos de maneira eficiente. Esse mesmo autor estudou a morfologia funcional do proventrículo, um órgão digestivo que regula o fluxo dos itens alimentares ao longo dos três componentes do sistema digestivo de formigas (estômago, proventrículo e intestino). Ao comparar o sistema digestivo de formigas de diversas

subfamílias, o autor observou que em Formicinae e Dolichoderinae o fluxo do alimento através de um proventrículo esclerotizado reduz a contração muscular e, através da economia energética, o processo de coleta e estoque de recursos líquidos por longos períodos de tempo é otimizado. O excesso de recursos alimentares, por sua vez, pode então ser compartilhado por meio de trofalaxia entre as companheiras de ninhos e utilizado em atividades de defesa das colônias (Davidson et al., 2003).

Influência do Néctar Extrafloral sobre a Distribuição Espacial de Formigas

O encontro de recursos alimentares previsíveis e renováveis pelas formigas na vegetação pode explicar a grande frequência das interações observadas nesses sistemas. Existem indícios de que a localização do recurso extrafloral no ambiente poderia ser um fator importante na escolha dos locais para a construção dos ninhos de formigas (Wagner e Nicklen, 2010), gerando uma distribuição no espaço de forma não aleatória (Blüthgen et al., 2000; Davidson et al., 2003; Blüthgen et al., 2004). De acordo com a “Hipótese de Nutrição” (*sensu* Wagner, 1997), os recursos provenientes de plantas promovem a nidificação das formigas para áreas onde estes recursos estão localizados e as plantas, por sua vez, se beneficiam dos nutrientes derivados dos ninhos dessas formigas (Wagner e Kay, 2002; Wagner e Nicklen, 2010). Isso acontece, porque a disponibilidade de alimentos, de fato, influencia todos os processos ecológicos incluindo o comportamento de forrageio, a história de vida dos indivíduos, a estrutura e dinâmica de populações e a dinâmica de comunidades de formigas (Kay, 2002).

Um dos fatores que contribuem para o sucesso ecológico das formigas é a localização dos ninhos no ambiente, pois a qualidade do habitat determina as áreas para o forrageio e reprodução (Wheeler, 1910; Carrol e Janzen, 1973; Bernstein e Gobbel, 1979; Hölldobler e

Wilson, 1990). De acordo com a Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO), os custos envolvidos com atividade de forrageio devem ser minimizados de forma a aumentar o ganho energético (Oster e Wilson, 1978; Grundel, 1992). Baseado na teoria do forrageamento ótimo (MacArthur e Pianka, 1966), insetos sociais otimizam esse ganho de energia, segundo os custos e benefícios relacionados ao posicionamento de suas colônias (Covich, 1976; Schoener, 1979). Desta maneira, uma vez que as formigas são insetos eusociais, decisões importantes sobre a busca de recursos alimentares, o período de coleta desses recursos, o tipo de recursos coletados; e a escolha dos locais para nidificação podem determinar a rápida mobilização das fontes de alimento, a defesa dos recursos e dos ninhos, a economia energética por meio da redução das distâncias de forrageio, a redução da frequência com que as formigas operárias se desorientam, bem como a exposição aos inimigos naturais (Hölldobler e Lumsden, 1980; McIver, 1991; Davidson, 1997). Embora a importância dos recursos alimentares sobre a organização espacial tenha sido enfatizada, estudos empíricos sobre a maneira como a distribuição desses recursos influencia nos padrões de organização ainda precisam ser mais explorados.

Respostas das Plantas com Nectários Extraflorais à Perturbação e Mudanças

Climáticas

Plantas portadoras de glândulas extraflorais são reconhecidamente mais abundantes em florestas tropicais que áreas temperadas (Bentley, 1977a; Webber e Keeler, 2012); entretanto, informações sobre a distribuição desse grupo de plantas em florestas úmidas tropicais (Aguirre et al., 2013; Câmara et al., 2016) e, em especial, em florestas secas ainda são escassas (Leal et al., 2015). Normalmente, plantas com glândulas extraflorais ocorrem mais comumente em habitats aberto, como clareiras (Fiala e Lisenmaier, 1995); florestas

secundárias (Morellato e Oliveira, 1991) e áreas perturbadas (Blüthgen e Reifenrath, 2003). Tal observação é baseada no fato de que espécies vegetais portadoras de NEFs são dotadas de estratégia de regeneração pioneira, apresentando taxas de crescimento e regeneração preferencial em áreas com maior incidência de luz (Fiala e Linsenmair, 1995; Blüthgen e Reifenrath, 2003).

Embora apresentando características de espécies comuns a áreas perturbadas, estudos atuais têm revelado a influência negativa das perturbações antrópicas sobre a assembleia de plantas com nectários extraflorais em diferentes tipos de florestas. Câmara e colaboradores (2016) demonstraram que em áreas de Floresta Atlântica em áreas de borda e pequenos fragmentos a redução de cerca de um terço da riqueza e abundância de plantas com NEFs, quando comparadas ao interior da floresta. Esses autores ainda mostraram que essa redução na abundância e riqueza de plantas com NEF leva à redução da riqueza de formigas arbóreas dominantes, constituindo um efeito em cascata da fragmentação de habitats sobre a comunidade de plantas e em seguida sobre fauna de insetos associados. Estudando os efeitos das perturbações antrópicas crônicas sobre a assembleia de plantas com NEFs, Leal et al., (2015) observaram que o aumento dos distúrbios crônicos reduziu a abundância de parte das espécies de plantas com NEFs. Esse efeito negativo também foi relacionado com a redução de 50% da visitação das formigas associadas. Leal e colaboradores sugeriram então que plantas com NEFs são duplamente perdedoras, dado que o estresse fisiológico imposto pelas condições abióticas nas áreas mais perturbadas impactou não apenas a performance dos indivíduos, mas, também, teve importantes efeitos indiretos sobre a quebra dos mutualismos com formigas.

As mudanças climáticas globais são outro importante fator que pode diretamente influenciar as relações mediadas por néctar, e grande parte dos estudos abordando esses impactos provêm dos estudos de biologia floral (e.g., Memmott et al., 2007; Schweiger et al.,

2010; Petanidou et al., 2014). Plantas apresentam um intervalo de temperatura ótimo para a produção de secreções açucaradas, que são determinados pelo habitat e características intrínsecas das espécies (Jakobsen e Kristjánsson, 1994). O aumento moderado na temperatura média pode ter um efeito positivo na produção de néctar, porém quando essas temperaturas são demasiadamente altas, mudanças na produção de néctar são desencadeadas (Pacini et al., 2003; Scaven e Rafferty, 2013). Sabe-se, por exemplo, que o aumento das temperaturas médias - em condições naturais e de laboratório - tem efeitos sobre a produção e volume da secreção de néctar floral (Petanidou e Smets, 1996; Keasar et al., 2008). Ao mesmo tempo, a quantidade de açúcares produzida por flor tem sido relacionada mais fortemente com o volume de néctar que com sua concentração (Torres e Galetto, 1998; Hoover et al., 2012), podendo assim ser fortemente influenciada pelas mudanças nas temperaturas ambientais (Takkis et al., 2015). As reduções no volume e nas propriedades do néctar, em resposta as mudanças globais podem ter efeitos negativos sobre as interações ecológicas (Hegland et al., 2009; Hoover et al., 2012; Scaven e Rafferty, 2013). Plantas sob estresse causados pelo aumento da temperatura podem, por exemplo, produzir flores desprovidas de néctar (Petanidou e Smets, 1996) e essas reduções podem ter efeitos sobre os padrões de comportamento dos polinizadores (Real e Rathcke 1988; Zimmerman, 1988).

Similarmente, estudos com o néctar extrafloral têm revelado que os efeitos do aumento das temperaturas médias e estresse hídrico podem desencadear modificações na produção e secreção do néctar extrafloral (veja Murcia, 1995). A produção dos líquidos extraflorais, de maneira geral, não é custosa para a planta (representam, aproximadamente 1% da energia total investida por folha (O'Dowd, 1979) e esses custos fisiológicos podem variar segundo os recursos disponíveis no local, como a disponibilidade de nutrientes e água (Rudgers e Gardner, 2004). Plantas submetidas ao estresse fisiológico podem reduzir a secreção de néctar e gerar um efeito sobre a atratividade da planta às formigas associadas

(Nichol e Hall, 1988; Heil, 2011). Por exemplo, Whitford e colaboradores (1975) demonstraram que *Formica perpilosa* Wheeler, uma espécie que se alimenta especialmente de exsudatos de plantas apresenta uma redução nas taxas de forrageamento em resposta a redução da disponibilidade de água presente no néctar extrafloral durante os períodos de seca. A redução nas taxas de visitação de formigas pode levar a mudanças no nível de proteção contra os herbívoros vegetais e, assim, afetar o sucesso reprodutivo e o estabelecimento dessas plantas (Leal et al., 2006), e assim influenciar negativamente sua distribuição em áreas mais perturbadas (Leal et al., 2015).

Diante das múltiplas consequências negativas impostas pelas perturbações antrópicas e mudanças climáticas (individuais e combinadas) sobre a diversidade de plantas e animais, bem como sobre o comportamento de espécies e interações ecológicas, nesse trabalho nós investigamos os efeitos da atividade antrópica crônica e redução da precipitação sobre a assembleia de plantas portadoras de nectários extraflorais e como esse recurso molda a estrutura espacial da comunidade de formigas de solo. As nossas expectativas são de que, uma vez que as perturbações crônicas e mudanças climáticas exercem um efeito negativo sobre a flora, a assembleia de plantas com nectários extraflorais - que representa uma porção considerável da floral global - será igualmente impactada conforme o aumento das perturbações crônicas e redução da precipitação. Além disso, como formigas são os parceiros mais proximamente relacionados às plantas com NEFs, também esperamos que a assembleia de plantas influencie positivamente as formigas de solo, e que perturbações crônicas e mudanças climáticas sejam importantes mediadores dessas interações. Nós investigamos essas questões ao longo dos gradientes de perturbação crônica e de precipitação em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) cujos os limites encontram-se restritos exclusivamente ao território brasileiro- a Caatinga, a qual historicamente vem sendo

impactada pelas atividades humanas e recentes projeções climáticas apontam para a redução dos níveis de precipitação e o aumento da temperatura média nas próximas décadas.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Ackerman, J.T.; Takekawa, J.Y.; Kruse, K.L.; Orthmeyer, D.L.; Yee, J.L.; Ely, C.R.; Ward, D.H.; Bollinger, K. S.; Mulachy, D M.; Mulcahy, D.M., 2004. Using radiotelemetry to monitor cardiac response of free-living tule greater white-fronted geese (*Anser albifrons*) to human disturbance. *Wilson Bulletin*, 116: 146-151.
- Agrawal, A.A.; Konno, K. 2009. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defence against herbivory. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 311-331.
- Aguirre, A.; Coates, R.; Barragán, G.C.; Campos-Villanueva, A., Díaz-Castelazzo, C. 2013. Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. *Flora*, 208: 147-156.
- Aide, T. M.; Clark, M.L; Grau, H.R.; Carr, D.; Levy, M.A.; Redo, D.; Bonilla-Moheno, M.; Riner, G. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*, 45: 262-271.
- Andrade-Lima, D. 1981. The Caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, 2: 149-143.
- Andrade, E.R.; Jardim, J.G.; Santos, B.A.; Melo, F.P.L.; Talora, D.C.; Faria, D.; Cazetta, E. 2015. Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 349: 73-84.
- Andrew, N.R.; Hill, S.J.; Binns, M; Bahar, M.H.; Ridley, E.V.; Jung, M.P.; Fyfe, C.; Yates, M.; Khusro, M. 2013. Assessing insect responses to climate change: What are we testing for? Where should we be heading? *PeerJ* 1:e11.
- Apollonio, M.; Civiti, S.; Luccarini, S. 2005. Long-term influence of human presence on spatial sexual segregation in fallow deer (*Dama dama*). *Journal of Mammology*, 86: 937-946.
- Apple, J.L.; Fenner, D.H. Jr. 2001. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary atributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia*, 127: 409-416.

- Arnan, X.; Rodrigo, A.; Retana, J. 2007. Uncoupling the effects of shade and food resources of vegetation on Mediterranean ants: an experimental approach at the community level. *Ecography*, 30: 161-172.
- Arroyo-Rodríguez, V.; Cavender-Bares, J.; Escobar, F.; Melo, F.P.L.; Tabarelli, M.; Santos, B.A. 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology*, 100: 702-711.
- Aublet, J.F.; Festa-Bianchet, M.; Bergero, D.; Bassano, B. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male *Alpine ibex* (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159: 237-247.
- Baldwin, I.T. 2001. An ecologically motivated analysis of plant-herbivory interactions in native tobacco. *Plant Physiology*, 127:1449-1458.
- Barros, I.O.; Soares, A.A. 2013. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. *Revista Ciência Agronômica*, 44: 192-198.
- Bascompte, J.; Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 567- 593.
- Beattie, A.J. 1986. Spatial Variation in the effect of ants on a extrafloral nectary plant. *Ecology*, 67: 495-504.
- Beattie, A.J.; Hughes, L. 2002. Ant- plant interactions. *In*: Herrera, C. M.; Pellmyr, O. (Eds.) *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Oxford, U.K.: Blackwell Science, 235p.
- Benítez-Malvido, J.; Gallardo-Vásquez, J.C.; Alvarez-Añorve, M.Y.; Avila-Cabadilla, L.D. 2014. Influence of matrix type on tree community assemblages along tropical dry forest edges. *American Journal of Botany*, 101: 820-829.
- Bentley, B.L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review Ecology Systematics*, 8: 407- 427.
- Bernstein, R.A.; Gobbel, M. 1979. Partitioning of space in communities of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 931-942.
- Birkett, M.A.; Campbell, C.A.; Pickett, J.A.; Wadhams, G.H.; Wadhams, L.J.; Woodcock, C.M. 2000. New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 9329-9334.

- Blüthgen, N.; Verhaagh, M.; Goitía, W. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125: 229-240.
- Blüthgen, N.; Reifenrath, K. 2003. Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution. *Australian Journal of Botany*, 51: 515-527.
- Blüthgen, N.; Gottsberger, G.; Fiedler, K. 2004. Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology*, 29: 418-429.
- Bolduc, F.; Guillemette, M. 2003. Human disturbance and nesting success of Common Eiders: interaction between visitors and gulls. *Biological Conservation*, 110: 77-83.
- Bond, W. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Phylophilical Transaction of the Royal Society B*, 344: 83-90.
- Both, C.; Van Asch, M.; Bijlsma, R.G.; Van Den Burg, A.B.; Visser, M.E. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, 78: 73-83.
- Boevé, J.L.; Wäckers, F.L. 2003. Gustatory perception and metabolic utilization of sugars by *Myrmica rubra* ant workers. *Oecologia*, 136: 508-514.
- Brooks, N.; Adger, W.N.; Kelly, P.M. 2005. The determinants of vulnerability and adaptive capacity at the national level and the implications for adaptation. *Global Environmental Change*, 15:151-163.
- Brown, J.H.; Gillooly, J.F.; Allen, A.P.; Savage, V.M.; West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Bubenik, A.B. 1982. Physiology. *In*: Thomas, W.; Toweill, D. E., (Eds.) *Elk of North America: ecology and management* Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, p. 125-179.
- Byk, J.; Del-Claro, K. 2011. Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology*, 53: 327-332.
- Câmara, T.; Almeida, W.; Tabarelli, M.; Andersen, A.; Leal, I.R. 2016. Habitat fragmentation, EFN-bearing trees and ant communities: Ecological cascades in Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Austral Ecology*, 42: 31-39.
- Caplat, P.; Cheptou, P.O.; Diez, J.; Guisan, A.; Larson, B.M.H.; MacDougall, A.S.; Peltzer, D.A.; Richardson, D.M.; Shea, K.; van Kleunen, M.; Zhang, R.; Buckley, Y.M. 2013. Movement, impacts

- and management of plant distributions in response to climate change: insights from invasions. *Oikos*, 122: 1265-1274.
- Carney, K.M.; Sydman, W. J. 1999. A review of human disturbance effect on nesting colonial water birds. *Waterbirds*, 22: 68-79.
- Carpenter, K.E.; Muhammad, A.G.; Richard, B. 2008. One-Third of Reef-Building Corals Face Elevated Extinction Risk from Climate Change and Local Impacts. *Science*, 321: 560-563.
- Carrol, C.R.; Janzen, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 231-257.
- Cavender-Bares, J.; Ackerly, D.D.; Baum, D.A.; Bazzaz, F.A. 2009. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163: 823-843.
- Chase, J.M.; Myeres, J.A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 2351-2363.
- Clissold, F.J.; Sanson, G.D.; Read, J.; Simpson, S.J. 2009. Gross versus net income: how plant toughness affects performances of an insect herbivore. *Ecology*, 90: 3393-3405.
- Cerdá, X.; Retana, J.; Cros, S. 1998a. Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12: 45-55.
- Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A.; Batalha, M.A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9: 93-103.
- Chopra, K.; Leemans, R.; Kumar, P.; Simons, H. (Eds.) 2005. Ecosystems and human well-being: policy responses, volume 3. Findings of the Responses Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, 654p.
- Chou, S.C.; Lyra, A.A.; Mourão, C.; Dereczynski, C.; Pilotto, I.; Gomes, J. 2014a. Evaluation of the Eta simulations nested in three global climate models. *American Journal of Climate Change*, 3: 438-454.
- Colón, M.S.; Lugo, A.E. 2006. Recovery of a subtropical dry forest after abandonment of different land uses. *Biotropica*, 38: 354-364.
- Creed, J.C. 2006. Perturbações em comunidades biológicas. *In*: Duarte, C.F.D.; Bergallo, H.G.; Sluys, M.V.; Alves, M.A.S. (Eds.). *Biologia da conservação: essências*. São Carlos: RiMa Editora. p. 183-209.
- Crutzen, P.J E.; Stoermer, E.F. 2000. The "Anthropocene". *In*: *Global Change Newsletter*. 41:17-18.

- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs - high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science* 199:1302-1310.
- Covich, A.P. 1976. Analyzing Shapes of Foraging Areas: Some Ecological and Economic Theories. *Annual Review Ecology and Systematics*, 7: 235-257.
- Cuatle, M; Rico-Gray, V. 2003. The effects of wasps and ants on the reproductive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Functional Ecology*, 17: 417-423.
- Cunningham, S.J.; Madden, C.F.; Barnard, P.; Amar, A. 2016. Electric crows: powerlines, climate change and the emergence of a native invader. *Diversity and Distributions*, 22: 17-29.
- Curtis, T.R.; Stamp, N.E. 2006. Effects of human presence on two social wasp species. *Ecological Entomology*, 31: 13-19.
- Davidson, D.W.; Patrell-Kim, L. 1996. Tropical arboreal ants: Why so abundant? *In: Neotropical biodiversity and conservation*. p. 127-140.
- Davidson, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61:153-181.
- Davidson, D.W.; Cook, S.C.; Snnelling, R.R.; Chua, T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, 300: 969- 972.
- de Jong, A.; Magnhagen, C.; Thulin, C.G. 2013. Variable flight initiation distance in incubating Eurasian curlew. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 1089-1096.
- Del-Claro, K.; Berto, V.; Réu, W. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 12: 887-892.
- Del-Claro, K.; Oliveira, P.S. 1999. Ant-Homoptera Interactions. *In: A Neotropical Savanna: The Honeydew-Producing Treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) And Its Associated Ant Fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae)*. *Biotropica*, 31: 135-144.
- Del-Claro, K.; Torezan-Silingardi, H. M. 2012. *Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. Technical Books, Rio de Janeiro, 333p.
- Devictor, V.; Mouillot, D.; Meynard, C.; Jiguet, F.; Thuiller, W.; Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030-1040.

- Díaz, S.; Lavorel, S.; Chapin III, F.S.; Tecco, P.A.; Gurvich, D.E.; Grigulis, K. 2007. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *In*: Canadell, J.G.; Pataki, D.E. (Eds.) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Global Change — The IGBP Series. p. 81-91.
- Díaz-Castelazo, C.; Rico-Gray, V.; Ortega, F.; Angeles, G. 2005. Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Annals of Botany*, 96: 1175-1189.
- Duncan, F.D.; Lighton, J.R.B. 1994. The burden within: the energy cost of load carriage in the honeypot ant, *Myrmecocystus*. *Physiological Zoology*, 67:190-203.
- Dutra, H.P.; Freitas, A.V.L.; Oliveira, P.S. 2006. Dual ant attraction in the neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): the role of ant visitation to pearl bodies and fruits in herbivore deterrence and leaf longevity. *Functional Ecology*, 20: 252-260.
- Eaton, C.J.; Cox, M.P.; Scott, B. 2011. What triggers grass endophytes to switch from mutualism to pathogenism? *Plant Science*, 180: 190-195.
- Ehrlich, P.R.; Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- Eisner, T. 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 116: 429- 490.
- Elias, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In*: Bentley, B.; Elias, T.S. (Eds.) *The biology of nectaries*. New York, NY: Columbia University Press, 259p.
- Faith, D.P. 2008. Threatened species and the potential loss of phylogenetic diversity: conservation scenarios based on estimated extinction probabilities and phylogenetic risk analysis. *Conservation Biology*, 22: 1461-1470.
- Fiala, B.; Linsenmair, K.E. 1995. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation*, 4: 165-182.
- Fréville, H.; Mcconway, K.; Dood, M.; Silvertown, J. 2007. Prediction of extinction in plants: interaction of extrinsic threats and life history traits. *Ecology*, 88: 2662-2672.
- Folke, C.; Carpenter, S.R.; Walker, B.H.; Scheffer, M.; Elmqvist, T.; Gunderson, L.H.; Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 557-581.

- Foster, D.R.; Motzkin G.; Slater, B. 1998. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: Regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems*, 1: 96-119.
- Gerstner, K.; Dormann, C.F.; Stein, A.; Manceur, A.M.; Seppelt, R. 2014. Effects of land use on plant diversity - A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51: 1690-1700.
- Gibb, H.; Sanders, N.J.; Dunn, R.R. Watson, S. 2015. Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. *Proceedings B*, 282(1808):20150418.
- Gibbons, J.W.; Scott, D.E.; Ryan, T.J.; Buhlmann, K.A.; Tuberville, Metts, T.D.B.; Greene, S.J.; Mills, L.; Poppy, T.S.; Winne, C. T. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience* 50: 653-666.
- Giese, M. 1996. Effects of human activity on Adelie penguin *Pygoscelis adeliae* breeding success. *Biological Conservation*, 75: 157-164.
- Gill, J.A.; Sutherland, W.J.; Watkinson, A.R., 1996. A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology*, 33: 786-792.
- Gillis, H.; Gauffre, B.; Hout, R.; Bretagnolle, V. 2012. Vegetation height and egg coloration differentially affect predation rate and overheating risk: an experimental test mimicking a ground-nesting bird. *Canadian Journal of Zoology*, 90: 694-703.
- Girão, L.C.; Lopes, A.V.; Tabarelli, M.; Bruna, E.M. 2007. Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape. *PLoS ONE* 2, e908; 1-12.
- González-Teuber, M.; Heil, M. 2009. Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. *Plant Signaling and Behavior*, 4: 809-813.
- Grundel, R. 1992. How the mountain chickadee procures more food in less time for its nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 291:300.
- Hannah, L.; Lohse, D.; Hutchinson, C.; Carr, J.L; Lankerani, A. 1994. A Preliminary Inventory of Human Disturbance of World Ecosystems. *Ambio*, 23: 246-250.
- Hanski, I. 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. *European Molecular Biology Organization*, 6: 388-392.
- Harley, C.D.G. 2011. Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Nature*, 334:1124-1127.
- Haruta, M.; Major, I.T.; Christopher, M.E.; Patton, J.J.; Constabel, C.P.A. 2001. Kunitz trypsin inhibitor gene family from trembling aspen (*Populus tremuloides*): cloning functional expression, and induction by wounding and herbivory. *Plant Molecular Biology*, 46: 347- 359.

- Hegland, S.J.; Nielsen, A.; Lazaro, A.; Bjerknes, A.L.; Totland, Ø. 2009. How does climate warming affect plant pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12: 184-195.
- Heil, M.; Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 34: 425-453.
- Heil, M. 2011. Nectar: Generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*, 16: 191-200.
- Hillerislambers, J.; Adler, P.B.; Harpole, W.S.; Levine, J.M.; Mayfield, M.M. 2012. Rethinking Community Assembly Through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 227-248.
- Hobbs, R.; Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6: 324-337.
- Hölldobler, B.; Lumsden, C.J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, 210: 732-739.
- Hölldobler, B.; Wilson, E. O. 1990. The ants. Belknap Press, 732p.
- Hoover, S.E.R.; Ladley, J.J.; Shchepetkina, A.A.; Tisch, M.; Giese, S.P., 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters*, 15: 227-234.
- Houghton, J.T.; Meiro-Filho, L.G.; Callandar, B.A.; Harris, N.; Kattenberg, A.; Maskell, K. 2006. Climate Change 1995: The Science of Climate Change, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K., 575p.
- Houston, A.I.; Prosser, E.; Sans, E. 2012. The cost of disturbance: a waste of time and energy? *Oikos*, 121: 597-604.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993. Mapa de vegetação do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro. 1993.
- INSA – Instituto Nacional do Semiárido. 2012. Sinopse do censo demográfico para o semiárido brasileiro. INSA, Campina Grande, 107p.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for Policymakers. 2007a. *In: Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Assessment Report. Cambridge: Cambridge University Press.*

- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change 2014. *In: Climate Change 2014: Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Assessment Report.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Jakobsen, H.B.; Kristjánsson, K. 1994. Influence of Temperature and Floret Age on Nectar Secretion in *Trifolium Repens* L. *Annals of Botany*, 74: 327-334.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interaction in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. *American Naturalist*, 129: 657-677.
- Kalascka, M.; Sanchez-Azofeifa, G.A.; Calvo-Alvarado, J.C.; Quesada, M.; Rivard, B.; Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 200: 227-247.
- Kaminski, L.A.; Sendoya, S.F.; Freitas, A.V.L.; Oliveira, P.S. 2009. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoros: interações entre formigas e lepidópteros. *Oecologia Brasiliensis*, 13: 27-44.
- Kaspari, M.; Alonso, L.; O'Donnell, S. 2000. Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 267: 485-489.
- Kautz, S.; Lumbsch, H.T.; Ward, P.S.; Heil, M. 2009. How to prevent cheating: a digestive specialization ties mutualistic plant-ants to their ant-plant partners. *Evolution*, 63: 839-853.
- Kay, A. 2002. Applying Optimal Foraging Theory to Assess Nutrient Availability Ratios for Ants. *Ecology*, 83: 1935-1944.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W.; Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Keasar, T.; Sadeh, A.; Shmida, A. 2008. Variability in nectar production and standing crop, and their relation to pollinator visits in a Mediterranean shrub. *Arthropod-Plant Interactions*, 2: 117-123.
- Keeler, K.H. 1981. Function of *Mentzelia nuda* (Loasaceae) postfloral nectaries in seed defence. *American Journal of Botany*, 68: 295-299.
- Koptur, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *American Journal of Botany*, 66: 1016-1020.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediate interactions between insects and plants. *In: Insect-plant interactions.* CRS Press, Boca Raton, p. 81-129.

- Kuck, L.; Hompland, G.L.; Merrill, E. H. 1985. Elk calf response to simulated mine disturbance in southeast Idaho. *Journal of Wildlife Management*, 49: 751-757.
- Labandeira, C. C. The History of Associations Between Plants and Animals. 2002. Blackwell Science, 1: 26-74.
- Lach, L.; Hobbs, E.R.; Majer, E.J.D. 2009. Herbivory-induced extrafloral nectar increases native and invasive ant worker survival. *Population Ecology*, 51: 237-243.
- Lassau, S.A.; Hochuli, D.F. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, 27: 157-164.
- Leal, I.R.; Tabarelli, M.; Silva, J.M.C. 2003. *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, 828p.
- Leal, I.R.; Silva, J.M.C.; Tabarelli, M.; Lacher, T.E. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology*, 19: 701-706.
- Leal, I. R.; Fischer E.; Kost C.; Tabarelli M.; Wirth R. 2006. Ant protection against herbivores and nectar thieves in *Passiflora coccinea* flowers. *Écoscience*, 13: 431-438.
- Leal, L.C; Andersen, A.N.; Leal, I.R. 2015. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica*, 47: 468-474.
- Leão, T.C.C.; Fonseca, C.R.; Peres, C.A.; Tabarelli, M. 2014. Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology*, 28: 1349-1359.
- Lebrija-Trejos, E.; Pérez-García, E.A.; Meave, J.A.; Bongers, F.; Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*: 91: 386-98.
- Lenington, S.1979. Predators and Blackbirds: the “uncertainty principle” in field biology. *The Auk*, 96:190-192.
- Lewis, S.L.; Lloyd, J.S.; Sitch, E.T.A.; Mitchard, W.F. 2009. Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 529-549.
- Losos, J.B.; Glor, R.E. 2003 Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 220-227.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11: 995-1003.

- Lubin, Y.D.; Henschel, J.R. 1990. Foraging at the thermal limit - burrowing spiders (Seothyra, Eresidae) in the Namib desert dunes. *Oecologia*, 84: 461-467.
- Lunney, D.; Stalenberg, E.; Santika, T.; Rhodes, J.R. 2014. Extinction in Eden: identifying the role of climate change in the decline of the koala in south-eastern NSW. *Wildlife Research*, 41: 22-34.
- MacArthur, R.H.; Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-609.
- Machado, S.R.; Morellato, L.P.C.; Sajo, M.G.; Oliveira, P.S. 2008. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. *Plant Biology* 10: 660-673.
- McIver, J.D. 1991. Dispersed central place foraging in Australian meat ants. *Insectes Sociaux*, 38:129-137.
- Magrin, G.O.; Marengo, J. A.; Boulanger, J. P.; Buckeridge, M.S.; Castellanos, E.; Poveda, G.; Scarano, F. R.; Vicuña, S. 2014. Central and South America. *In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 1499-1566.
- Marjorie, G.W; Keeler, K.H. 2012. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*, 12: 1-11.
- Marazzi, B.; Sanderson, M.J. 2010. Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. *Evolution*, 64: 3570-3592.
- Marazzi, B.; Bronstein, J.L.; Koptur, S. 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany*, 111:1243-1250.
- Marengo, J. A.; Chou, S.C.; Kay, G.; Alves, L.M.; Pesquero, J.F.; Soares, W.R.; Santos, D.C.; Lyra, A. A.; Sueiro, G.; Betts, R.; Chagas, D.J.; Gomes, J.L.; Bustamante, J.F.; Tavares P. 2012. Development of regional future climate change scenarios in South America using the Eta CPTEC/HadCM3 climate change projections: Climatology and regional analyses for the Amazon, São Francisco and the Paraná River Basins, *Climate Dynamics*, 38: 9-10.
- Marquis, R.J.; Braker, H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. *In: Mcdade, L.A; Bawa, K.S; Hespenheide; H.A; Hartshorn G.S. (Eds.), Ecology and natural history of a Neotropical rain forest.* Chicago (USA): University of Chicago, p. 261-281.
- Martorell, C.; Peters, E. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124: 199-207.

- Martorell, C.; Peters, E.M. 2009. Quantifying the menace: disturbance-response analysis of nine threatened *Mammillaria species* (Cactaceae). *Conservation Biology*, 23: 377-387.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente. 1998. Primeiro relatório nacional para a Convenção Sobre Diversidade Biológica: Brasil. MMA. Brasília, 283p.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2002. Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Série Biodiversidade nº5. Brasília, 404p.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente, IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 2011. Monitoramento do Desmatamento nos Biomas Brasileiros por Satélite Acordo de Cooperação Técnica MMA/IBAMA: Monitoramento do Bioma Caatinga 2008 a 2009. IBAMA/MMA, Brasília, 46p.
- Medeiros, L.P.; Girão, R.N.; Girão, E.S.; Leal, J.A. 2000. Caprinos. EMBRAPA - CPAMN/SPI, Teresina 170p.
- Melo, F.P.L.; Pinto, S. R. R.; Tabarelli, M. 2010. Abundância de biodiversidade. *Scientific American Brasil*, 39: 60-65.
- Memmott, J.; Craze, P.G.; Waser, N.M.; Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10:710-717.
- Mills, G.S.; Dunning, J.B. J.; Bates, J. 1989. Effects of urbanization of breeding bird community structure western desert habitats. *Condor*, 91: 416-428.
- Morellato, L.P.C.; Oliveira, P.S. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil, *Flora*: 185: 33-38.
- Morris, R.J. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365: 3709-3718.
- Mouchet, M.A.; Villéger, S.; Mason, N.W.H.; Moullot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 4: 867-876.
- Mougi, A.; Kondoh, M. 2012. Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 23, 337-349.

- Mullins, D.E. 1985. Chemistry and physiology of the hemolymph. *In*: Kerkut, G.A.; Gilbert, L.I. (Eds.) *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon, Oxford, p. 487.
- Munguía-Rosas, M.A.; Jurado-Dzib, S.G.; Mezeta-Cob, C.R.; Montiel, S.A.; Rojas, J.M. 2014. Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology*, 30: 1-11.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 58-62.
- Nahas, L.; Gonzaga, M. O.; Del-Claro, K. 2012. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. *Biotropica*, 44: 498-505.
- Nascimento, E.A.; Del-Claro, K. 2010. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savana. *Flora Elsevier*, 1: 754-756.
- Nichol, P.; L. Hall. 1988. Characteristics of nectar secretion by extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *Journal of Experimental Botany*, 39: 573-586.
- Nobre, C.A.; Sellers, P.J.; Shukla, J. 1991. Amazonian Deforestation and Regional Climate Change. *Journal of Climate*, 4: 957-988.
- O'Dowd, D. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia*, 43: 185-191.
- Oliveira, P. S.; Rico-Gray, V.; Díaz-Castelazo, C.; Castillo-Guevara C. 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.
- Oliveira, M.A.; Grillo, A.S.; Tabarelli, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx*, 38: 389-394.
- Olson, Dm.; Takasu, K.; Lewis, W.J. 2005. Food needs of adult parasitoids: behavioral adaptation and consequences. Cambridge University Press, 2005, 137-147p.
- Oster, G.F.; Wilson, E.O. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 352p.
- Pacini, E.; Nepi, M.; Vesprini, J.L. 2003. Nectary biodiversity, a short review. *Plant Systematics Evolution*, 238: 7-21.

- Painting, C.J.; Nicholson, C.C.; Bulbert, M.W.; Norma, Y. Li, D. 2017. Nectary feeding and guarding behavior by a tropical jumping spider. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8: 469-470.
- Pangau-Adam, M.Z.; Waltert, M.; Muhlenberg, M. 2006. Nest predation risk on ground and shrub nests in forest margin areas of Sulawesi, Indonesia. *Biodiversity and Conservation*, 15: 4143-4158.
- Parmesan, C.; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37- 42.
- Parmesan, C.; Galbraith, H. 2004. *Observed Ecological Impacts of Climate Change in North America*. Arlington, VA: Pew Center Global Climate Change, 67p.
- Pavlovic, N.B. 1994. Disturbance-dependent persistence of rare plants: anthropogenic impacts and restoration implications. *In*: Bowles M.L.; Whelan C.J. (Eds.). *Restoration of endangered species, conceptual issues, planning and implementation*, Cambridge University Press, Cambridge. p. 159-193.
- Pavoine, S.; Bonsall, M.B. 2010. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86: 792-812.
- Petanidou, T.; Smets, E. 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? *New Phytology*, 133: 513-518.
- Petanidou, T.; Kallimanis, A.S.; Sgardelis, S.P.; Mazaris, A.D.; Pantis, J.D.; Waser, N.M. 2014. Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecologica*, 59: 104-111.
- Petchey, O.L.; Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741-758.
- Petchey, O.L.; Evans, K.L.; Fishburn, I.S.; Gaston, K. J. 2007 Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76: 977- 985.
- Peters, R.L. 1990. Effects of global warming on forests. *Forest Ecology and Management*, 35: 13-33.
- Pickett, S.T.A.; White, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, 472p.
- Pla, L.; Casanoves, F.; Rienzo, J.D.I. 2012. *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer, London, 98p.
- Queiroz, L. P. 2009. *Leguminosas da Caatinga*. Feira de Santana. Universidade Estadual de Feira de Santana, Associação de Plantas do Nordeste-APNE. Kew, Royal Botanic Gardens, 467p.
- Real, L.; Rathcke, B.J. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology*, 69: 728-735.

- Reddy, S.J. Climatic classification: the semiarid tropics and its environments - a review. 1983. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 18: 823-847.
- Retana, J.; Cerdá, X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, 123: 436- 444.
- Ribeiro, E.M.S; Santos, B.A.; Arroyo-Rodríguez, V.; Tabarelli, M. Souza, G.; Leal, I.R. 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga, *Ecology*, 1583-1592.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica*, 25: 301-315.
- Rico-Gray, V.; Oliveira, P.S. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, 320p.
- Riegelhaupt, E.M.; Pareyn, F.G.C. 2010. A questão energética. *In* Gariglio, M.A. (Ed.). *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 563p.
- Rito, K.F.; Arroyo-Rodriguez, V.; Queiroz, R.T.; Leal, I.R.; Tabarelli, M. 2016. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. 105: 828-838.
- Rosa, S.; Encarnação, A.L.; Granadeiro, J.P.; Palmeirim, J.M. 2006. High water roost selection by waders: Maximizing feeding opportunities or avoiding predation? *Ibis*, 148: 88-97.
- Rosenzweig, M.L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102: 67-74.
- Rotem, G.; Gavish, Y.; Shacham, B.; Giladi, I.; Bouskila, A.; Ziv, Y. 2015. Combined effects of climatic gradient and domestic livestock grazing on reptile community structure in a heterogeneous agroecosystem. *Oecologia*, 180: 231-242.
- Rudgers, J.A.; Gardner, M.C. 2004. Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology*, 85: 1495- 1502.
- Sá, I.B.; Riché, G.R.; Fotius, G.A. 2004. As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino. *In*: Silva, J.M.C.; Tabarelli, M.; Fonseca, M.T.; Lins, L.V. (Orgs). *Biodiversidade da Caatinga: áreas prioritárias para conservação*. Ministério do Meio Ambiente: Universidade Federal de Pernambuco. Brasília. p. 15-37.

- Sala, O.E.; Chapin, F.S.; Armesto, J.J.; Berlow, E.; Bloomfield, J.; Dirzo, R.; Huber-Sanwald, E.; Huenneke, L.F.; Jackson, R.B.; Kinzig, A.; Leemans, R.; Lodge, D.M.; Mooney, H.A.; Oesterheld, M.; Poff, N.L.; Sykes, M.; Walker, B.H.; Walker, M.; Wall, D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100, *Science*, 287: 1770-1774.
- Sampaio, E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. *In*: Bullock, S.H.; Mooney, H.A.; Medina, E. (Eds.) *Seasonally dry tropical forests*. New York, Cambridge University Press, 472p.
- Santos, B.A.; Peres, C.A.; Oliveira, M.A.; Grillo, A.; Alves-Costa, C.P.; Tabarelli, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*, 141: 249-260.
- Santos, B.A.; Arroyo-Rodríguez, V.; Moreno, C.E.; Tabarelli, M. 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in severely fragmented Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 5(9): e12625.
- Santos, B.A.; Tabarelli, M.; Melo, F.P.L.; Camargo, L.C.; Andrade, A.; Laurance, S.G.; Laurance, W.F. 2014a. Phylogenetic impoverishment of amazonian tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *PLoS ONE* e113109.
- Scaven, V.L.; Rafferty, N.E. 2013. Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology*, 59: 418-426.
- Schimid, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries - historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review*, 54: 179-232.
- Schoener, T.W. 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist*, 114: 902-914.
- Schweiger, O.; Biesmeijer, J.C.; Bommarco, R.; Hickler, T.; Hulme, P.E. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: How climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*. 85: 777-795.
- Schupp, E.W.; Feener, D.H. Jr. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. *In*: Huxley, C.R.; Cutler, D.F. (Eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, p. 175-197.
- Shahabuddin, G.; Kumar, R. 2006. Influence of anthropogenic disturbance on bird communities in a tropical dry forest: role of vegetation structure. *Animal Conservation*, 9: 404-413.
- Silva, J.M.C.; Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*, 404: 72-74.

- Singh, S.P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 25:1-2.
- Sirami, C.; Caplat, P.; Popy, S.; Clamens, A.; Arlettaz, R.; Jiguet, F.; Brotons, L.; Martin, J.L. 2017. Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 385-394.
- Stephens, D.; Krebs, J. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Stevens, R.D.; Cox, S.B.; Strauss, R.E.; Willig, M.R. 2003 Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6: 1099-1108.
- Stotz, H.U.; Kroymann, J. Mitchell-Olds, T. 1999. The Plant-Insect interactions. *Current Opinion in Plant biology*, 2: 268-272.
- Stuble, K.L.; Patterson, C.M. 2014. Ant-mediated seed dispersal in a warmed world. *Peer J* 2:e286.
- Stiles, E.W. 2000. Animal as seed dispersal. *In*: Fenner, M. *Seed: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB Publishing, New York, 427p.
- Sousa, W.P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 353-91.
- Steffen, W.; Grinevald, J.; Crutzen, P.E; McNeill, J. 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *In*: *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 369: 842-867.
- Sunderland, T.; Apgaua, D.; Baldauf, C.; Blackie, R.; Colfer, C.; Cunningham, A.B.; Ickowitz, A. 2015. Global dry forests: a prologue. *International Forestry Review*, 17: 1-9.
- Suttle, K.B.; Thomsen, M.A.; Power, M.E. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, 315: 640-642.
- Swenson, N.G. 2013. The assembly of tropical tree communities - the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36: 264-276.
- Takkis, K.; Tscheulin, T.; Tsalkatis, P.; Petanidou, T. 2015. Climate change reduces nectar secretion in two common Mediterranean plants. *AoB Plants*, plv111.
- Thompson, J.N. 2013. *Relentless Evolution*. University of Chicago Press, Chicago, 449p.

- Torres, C.; Galetto L. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 127: 207-223.
- Travis, J.M.J. 2003. Climate change and habitat destruction a deadly anthropogenic cocktail. Proceedings of the Royal Society of London, 270: 467-473.
- van Oudenhove, L.; Billoir, E.; Boulay, R.; Bernstein, C.; Cerda, X. 2011. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. Naturwissenschaften, 98: 1009-1017.
- Veloso, A.L.; Sampaio, E.V.S.B.; Pareyn, F.G.C. 2002. Ecorregiões: Propostas para o Bioma Caatinga. Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental and The Nature Conservancy do Brasil, Recife, 76p.
- Vörösmarty, C.J.; Green, P.J.; Salisbury, J.; Lammers, R.B. 2000: Global water resources: vulnerability from climate change and population growth. Science, 289: 284-288.
- Wagner, D. 1997. The influence of ant nests on *Acacia* seed production, soil chemistry, and herbivory. Journal of Ecology, 85: 83-94.
- Wagner, D.; Kay, A. 2002. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. Evolutionary Ecology Research, 4: 293-305.
- Wagner, D.; Nicklen, F.E. 2010. Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? Journal of Ecology 98: 614-624.
- Wang, C.; Strazanac, J.S.; Butler, L. 2001. Association Between Ants (Hymenoptera: Formicidae) and Habitat Characteristics in Oak-Dominated Mixed Forests. Environmental Entomology, 30: 842-848.
- Warren, R.J.; Bahn, V.; Bradford, M.A. 2011a. Temperature cues phenological synchrony in ant-mediated seed dispersal. Global Change Biology, 17: 2444-2454.
- Waples, R.S.; Audzijonyte, A. 2016. Fishery-induced evolution provides insights into adaptive responses of marine species to climate change. Frontiers in Ecology and the Environment, 14: 217-224.
- Watt, A.D. 1998. Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the use of species-abundance models and indicator measures in general. Journal of Applied Ecology, 35: 467-469.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. Am. Nat. 156:145-55.

- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A.; Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Webber, B.L.; Moog, J.; Curtis, A.S.O.; Woodrow, I.E. 2007. The diversity of ant-plant interactions in the rainforest understory tree *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies, domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 154: 353-371.
- Weber, M. G., Keeler, K. H. 2012. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*, 111: 1251-1261.
- Wheeler, W.M. 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. U. S. A.: Lancaster, 663p.
- Whitford, W.G., Martinez-Turanzas, G., Martinez-Meza, E. 1995. Persistence of decertified ecosystems: Explanations and implications. *Environmental Monitoring and Assessment*, 37: 319-332.
- Whitney, K.D. 2004. Experimental evidence that both parties in a facultative plant-spider mutualism. *Annals of Botany*, 111: 1251-1261.
- Wilcove, D.S.; Rothstein, D.; Dubow, J.; Phillips, A.; Losos, E. 1998. Threats to imperilled quantifying species in the United States. *Bioscience*, 48: 607-615.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London, 550p.
- Woodman, G.W.; Fernandes, G.W. 1991. Differential mechanical defence: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. *Oikos*, 60: 11-19.
- World Resource Institute. 1997. *The Last Frontier Forests: Ecosystems and Economies on the Edge*. Washington, D.C. 54p.
- Zhang, J.; Mayor, S.J.; He, F. 2014. Does disturbance regime change community assembly of angiosperm plant communities in the boreal forest? *Journal of Plant Ecology*, 7: 188-201.
- Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. *In*: Lovett-Doust, J.; Lovett-Doust, L, (Eds.) *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. New York: Oxford University Press, 157-178p.

CAPÍTULO I

Individual and combined effects of chronic anthropogenic disturbance and climate change on taxonomic, functional and phylogenetic diversity of extrafloral nectary-bearing plants in Brazilian Caatinga

MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO BIODIVERSITY &
CONSERVATION

Individual and combined effects of chronic anthropogenic disturbance and climate change on taxonomic, functional and phylogenetic diversity of extrafloral nectary-bearing plants in Brazilian Caatinga

SILVA, C.H.F.¹, REIS, D.Q.A.¹, OLIVEIRA, F.M.P.¹, CÂMARA, T.¹, RIBEIRO, E.M.S.^{1,2},
ARNAN, X.^{1,3}, ANDERSEN, A.N.⁴, LEAL, I.R.^{5*}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mails: felix.caio3@gmail.com, danielaqar@gmail.com, nandajovi@gmail.com, camara.talita@yahoo.com.br,

²Universidade de Pernambuco – *Campus* Petrolina, BR 203, km 2, s/n, Vila Eduardo, CEP: 56328-903 - Petrolina, PE- Brasil. E-mail: elaine.ribeiro@upe.br

³CREAF, Cerdanyola del Vallès, Catalunya, Spain. E-mail: xavi.arnan@gmail.com

⁴Charles Darwin University, Ellengowan Dr, Casuarina, Northern Territory, 0810. E-mail: alan.andersen@cdu.edu.au

⁵Departamento 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

* Corresponding author

ABSTRACT

Chronic anthropogenic disturbance (CAD) and climate change represent two of the major threats to biodiversity globally, but their combined effects are not well understood. Here we investigate the individual and potential additive and interactive effects of CAD and decreasing rainfall on the taxonomic (TD), functional (FD) and phylogenetic diversity (PD) of plants possessing extrafloral nectaries (EFNs) in semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. EFN-bearing plants were censused in twenty 50 m × 20 m plots distributed along gradients of disturbance and rainfall in Catimbau National Park. We recorded a total of 2,243 individuals belonging to 21 species. TD, FD and PD were all negatively impacted by CAD, but only FD and PD declined with decreasing rainfall. Notably, there was a significant interaction between increasing disturbance and decreasing rainfall, with CAD leading to decreased TD, FD and PD in the most arid areas, and to increased FD and PD in the wettest areas. These interactive effects indicate that the negative impacts of human disturbances on TD, FD and PD will become more widespread given the forecast decrease in rainfall over coming decades. From a rainfall perspective, decreasing rainfall negatively influenced TD, FD and PD in the most disturbed areas, but increased FD and PD in the least disturbed areas (decreasing rainfall did not affect TD in the least disturbed areas). This points to additive effects of CAD and decreasing rainfall in the most disturbed areas. Our findings indicate that climate change will have important indirect effects on Caatinga plant communities by increasing their sensitivity of a key mutualism to anthropogenic disturbance.

Keywords: Climate change, extrafloral nectar, nectar-feeding ants, seasonally dry tropical forests, semiarid ecosystems.

INTRODUCTION

Habitat loss, anthropogenic disturbances within remaining habitat, and climate change are the primary drivers of biodiversity decline globally (Sala et al. 2000; Pereira et al. 2010; Pecl et al. 2017; Tilman et al. 2017). Habitat loss has obvious impacts on biodiversity, but in the semi-arid tropics most remaining habitat outside protected areas is subject to severe chronic anthropogenic disturbances (CADs), such as grazing by domestic livestock, extraction of timber and non-timber forest products, and hunting (Singh 1998; Martorell and Peters 2005), whose ecological impacts are less evident. Nevertheless, CAD can considerably impact biodiversity (Martorell and Peters 2005; Ribeiro et al. 2015; Ribeiro-Neto et al. 2016) and key ecological processes (e.g. Restrepo and Gomez 1998; Ruita et al. 2014; Schultz et al. 2016). Several studies have reported that climate change might lead to changes in the morphology, phenology and physiology of organisms (Bairlein and Winkel 2001; Yu et al. 2016), the distribution and abundance of species (Harrington and Stork 1995; Parmesan and Galbraith 2004; Mair et al. 2014), the composition of, and interactions within, communities (Rubenstein 1992; Vilela et al., *in press*), and the functioning of ecosystems (Walther et al. 2002).

The ecological threats posed by CAD and climate change are serious enough when considered individually, but their combined effects could have especially severe consequences for biodiversity (Travis 2003; Parmesan and Yohe 2003; Rito et al. 2017). Both CAD and climate change can cause differential declines of specialist species within communities, leaving them dominated by generalists (Warren et al. 2001; Travis 2003), and so acting together can result in even higher rates of biodiversity loss and biotic homogenisation. CAD and climate change might also have complex interactive effects. For example, the effects of livestock grazing on reptile diversity changes from positive to negative with decreasing rainfall in Israel's southern Judean lowlands (Rotem et al. 2015). The combined effects of disturbance and climate change are a particular threat to specialist interactions between species, where direct effects on one species will have cascading effects on their partners (Williams and Middleton 2008). For example, long-term studies have shown that harsh dry seasons imposed by climate change result in a reduced abundance of herbivorous insects (Frith and Frith 1985), causing significant declines in the density of insectivorous birds (Frith and Frith 2005).

These negative impacts of climate change are exacerbated by anthropogenic disturbances, which reduce the foraging area available for birds (Williams and Middleton 2008).

One way of addressing potential combined effects of CAD and future climate change is to substitute space for time by investigating spatial patterns along contemporary gradients of CAD and climate (Blois et al. 2013b). Here we use this approach to address the individual and combined effects of CAD and climate change on the diversity and composition of plants bearing extra-floral nectaries (EFNs) in a semi-arid ecosystem that is forecast to become increasingly arid. EFNs are a widespread mechanism of plant defence, designed to attract ants for the protection of plants from insect herbivores (Rudgers and Gardener 2004). Extrafloral nectar is a key resource for arboreal ants (Davidson et al. 2003) and this liquid resource plays significant roles in structuring plant and ant communities (Heil and McKey 2003; Marazzi et al. 2013), influencing their abundance, composition, and competitive interactions (Rico-Gray et al. 1998; Heil et al. 2001b). Ant activity at EFNs is highly sensitive to variation in rates of nectar secretion, reducing or even ceasing entirely when rates are low (Heil et al. 2000; Kersh and Fonseca 2005). Both disturbance and climate change can affect this mutualism, by reducing levels of nectar secretion, altering the distributions of EFN-bearing plant species, and shaping the structure and/or composition of ant communities (Schupp and Feener 1991; Blüthgen and Reifenrath 2003; Leal et al. 2015; Câmara et al. 2017).

Most studies evaluating the influence of human disturbance on EFN-bearing plant communities have focused on the impacts on species (taxonomic) diversity (TD; e.g. Leal et al. 2015; Câmara et al. 2017), without regard to EFN function or evolutionary history (Tilman 2001; Devictor et al. 2010). There is substantial functional variation in EFNs relating to their structure and location, and this can affect rates and accessibility of nectar production and therefore attractiveness to ants (Apple and Feener 2001; Díaz-Castelazo et al. 2005). The effects of disturbance and climate change on the functional diversity (FD) of EFNs have more-direct implications for ant mutualists and the protective services they provide than do changes in the diversity of EFN-bearing plant species *per se*.

EFNs have evolved multiple times among vascular plants over their >100 million-yr history (Webber and Keeler 2012; Marazzi et al. 2013), and it has been suggested that they have significantly influenced the evolution of EFN-bearing plants (Marazzi and Sanderson 2010). Phylogenetic diversity

(PD) can provide a very different perspective to biodiversity change. For example, species of Leguminosae and Euphorbiaceae often proliferate at disturbed sites, and, given that many of these bear EFNs (Leal et al. 2015, Rito et al. 2017b), the TD of EFN-bearing plants might be expected to increase with disturbance. However, if disturbance-sensitive clades containing few species are lost, then PD would decline. Analyses of FD and PD can therefore reveal important insights into the responses of communities to disturbance and climate change (e.g. Arnan et al. 2015; Ribeiro et al. 2016). FD and PD can be correlated if functional traits that confer resilience to disturbance or a changing climate are phylogenetically conserved, thereby displaying a ‘phylogenetic signal’ (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009).

Our study investigates the individual, and potential additive and interactive effects of CAD and climate change (decreasing rainfall) on the TD, FD and PD of EFN-bearing plants in Caatinga, a mosaic of semi-arid scrub and seasonally dry tropical forest covering 912,529km² in north eastern Brazil (Silva et al. 2018). Up to 30% of woody individuals and species at a site bear EFNs (Melo et al. 2010; Leal et al. 2015; 2018). As is typical for the semi-arid tropics, Caatinga supports dense human populations whose livelihoods are heavily dependent on the use of local natural resources (Sunderland et al. 2014; Ribeiro et al. 2015, Silva et al. 2018). Caatinga is also threatened by climate change, with mean annual rainfall projected to decline by 22% by 2100 (Magrin et al. 2014; Nobre 2015). Mean annual rainfall varies markedly over short distances within Caatinga, which provides an opportunity for investigating likely impacts of climate change using a space-for-time substitution approach (Caddy-Retalic et al. 2017).

Our study specifically addresses three questions. First, to what extent do increasing CAD and decreasing rainfall act similarly on the diversity of EFN-bearing plants, and therefore have additive effects? Second, do CAD and rainfall have significant interactive effects on the diversity of EFN-bearing plants? Finally, to what extent do TD, FD and PD respond differently from each other to variation in CAD and rainfall?

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The study was carried out in Catimbau National Park, located within the Caatinga domain of Pernambuco state (8°24'00'' and 8°36'35''S; 37°09'30'' and 37°14'40''W) (Figure 1). The climate is semi-arid, with annual temperature averaging 23°C, and mean annual rainfall varying from 480 to 1100 mm per year, concentrated between March and July (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). Deep sandy soils predominate (quartzite sand: 70% of area), but planosols (15% of area) and lithosols (15% of area) are also present (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). Leguminosae, Euphorbiaceae, Boraginaceae, and Burseraceae are the most important woody plant families while the herbaceous understory is dominated by Cactaceae and Bromeliaceae (Rito et al. 2016). The Park was recently established (2002) and its inhabitants still remain; the Park thus continues to be subject to extensive human livelihood activities, including livestock grazing, timber harvesting, firewood collection and hunting (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002; Rito et al. 2016).

Based on satellite imagery, soil maps, and data on rainfall and disturbance, we established twenty 50 m × 20 m study plots in old-growth vegetation that cover a wide range of CAD and rainfall. Plots were separated by a minimum of 2 km and located within a total area of 21 430 ha. All plots were located on sand quartzolic soil and flat terrain (Rito et al. 2016).

CHARACTERISING DISTURBANCE AND RAINFALL

We characterised CAD using a global multi-metric disturbance index previously established for the study plots (Arnan et al. unpublished data). The index combines three types of source information: (i) indirect landscape measures using satellite imagery in ArcGIS 10.1 software: proximity to the nearest house, and proximity to the nearest road; (ii) socioeconomic information obtained by interviewing local households, and (iii) direct field measures of the length of goat trails, the density of goat and cattle dung, extents of live-wood extraction and fire-wood collection. The global multi-metric index ranged from 0 (no disturbance) to 100 (highest disturbance), and actual values ranged from 2– 58. For more details on this disturbance index characterization see Appendix 1.

We obtained data on mean annual rainfall for each plot from the WorldClim global climate data repository (Hijmans et al. 2005) with 1 km resolution using the “maptolls” package for R 3.1.2

(Bivand and Lewin-Koh 2015). Mean annual rainfall ranged from 510 to 940 mm among plots. Such extreme variation in a small geographic area makes the study area ideal analysing the ecological effects of rainfall.

PLANT SURVEY

We identified and counted all adult EFN-bearing woody plants in each plot between August 2014 and February 2015. Adults were defined as individuals with height > 1.5 and diameter soil height (DAS) > 3 cm, following Rodal et al. (1992). Plant species were identified by comparing field-collected samples with samples from the Federal University of Pernambuco herbarium (UFP- Geraldo Mariz Herbaria), where the voucher specimens of each species have been deposited.

FUNCTIONAL ANALYSIS

To characterize functional variation in EFNs, for each species we documented three traits related to nectar secretion and attraction to ant attendants, following the classification proposed by World List of Plants with Extrafloral Nectaries (Weber et al. 2015) and descriptions in Queiroz (2009) and Melo et al. (2010), based on EFN morphological type, location and arrangement (Table 1). Eight of the EFN morphological types recognized by Weber et al. (2015) occurred in our study species: (i) elevated; (ii) flat-elevated; (iii) digitiform-elevated; (iv) concave-elevated; (v) stipitate; (vi) globose; (vii) impregnated in slot and (viii) glandular trichomes. EFNs are located to protect the most vulnerable plant organs (Bentley 1977a), and we recognized eight locations in our study species: (i) base of petiole; (ii) petiole; (iii) interpetiolar; (iv) rachis; (v) base of leaflet; (vi) leaf tip; (vii) leaf margin and (viii) floral pedicel. EFNs can occur either in isolation or arranged in groups (Díaz-Castelazo et al. 2005), categorised as: (i) isolated; (ii) variably p/isolated/paired; (iii) paired and (iv) grouped (> 2 EFNs), with multiple EFNs providing greater total nectar resources (Apple and Fenner 2001; Lange et al. 2017).

PHYLOGENETIC ANALYSIS

To characterize phylogenetic relatedness among species, we first produced a species list following the APG IV classification (Byng et al. 2016), after identifying all EFN-bearing adults sampled across the 20 plots. The list comprised 21 species belonging to 13 genera and 4 families. We constructed a regional time-calibrated phylogeny by using information from four gene regions (matK, 5.8S, rbcL and trnL-trnF) from sequence data available in GenBank (Appendix 2). The continuous phylogenetic distance between the sampled species was estimated using Bayesian inference and Markov chain Monte Carlo (MCMC) methods implemented in BEAST v.1.8.2 (Drummond et al. 2012). Further details on the methodology used to build the time-calibrated tree are provided in Ribeiro et al. (2016).

MEASURING TAXONOMIC, FUNCTIONAL AND PHYLOGENETIC DIVERSITY

To measure TD, FD and PD we used the Rao quadratic entropy index (RaoQ, Rao 1982), which is a standardized method that can be used to compare these components within the same mathematical framework (de Bello et al. 2010). This index is especially recommended to calculate FD for categorical traits (Rao 1982; Lepš et al. 2006), and its estimates of FD and PD are relatively independent of TD (Mouchet et al. 2010). Values of this index represent the expected taxonomic, functional or phylogenetic dissimilarity between two individuals of different species chosen at random from the community (Arnan et al. 2017). The Rao's coefficient of diversity was calculated using the following formula (Rao 1982; Pavoine et al. 2004):

$$\alpha_{Rao} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_{ij} P_i P_j$$

where d_{ij} is the distance between species i and j , which can be taxonomic, functional, or phylogenetic, and P is relative. We measured taxonomic distances between species as $d_{ij} = 1$, where $i \neq j$ and $d_{ij} = 0$, when $i = j$. To determine functional distances between species we conducted principal component analysis (PCA) on the standardized (mean = 0, SD = 1) trait data to correct for the effect of highly correlated traits on the distance matrix (Devictor et al. 2010; Purschke et al. 2013). We then, used the PCA axes to calculate Euclidian distances between species. We used cophenetic distances from the

phylogeny to measure the phylogenetic distances between species. Finally, we transformed the taxonomic, functional and phylogenetic distances by dividing each type of distance by its maximum value, such that in each case distance values ranged from 0 to 1 (de Bello et al. 2010).

STATISTICAL ANALYSES

To test the effects of variation in CAD and rainfall on the TD, FD and PD of EFN-bearing plants we constructed General Linear Models (GLM), where CAD and rainfall were the fixed factors. We tested for interactive effects using linear models, with the interaction between CAD and rainfall as fixed factors. The analyses were performed using the function *lm* performed at R version 3.0.1 (R Core Team 2013).

We used Canonical Correspondence Analysis (CCA; Ter Braak 1986; Legendre et al. 2011) to evaluate variation in species composition of EFN-bearing plants in relation to variation in CAD and rainfall. We performed a randomization test (10 000 aleatorizations) to obtain the statistical significance of the two explanatory variables (Legendre et al. 2011).

We also constructed GLMs for each of the 20 EFN functional trait states to test the responses of their relative abundances to variation in CAD and rainfall, which were the fixed factors. The analyses were performed using the package *vegan* for R version 3.0.1 (R Core Team 2013).

We tested for the presence of a phylogenetic signal in each of the three EFN traits (type, location and arrange), to help inform changes in FD and PD in relation to CAD and rainfall. To do so, we compared the minimum number of traits-state changes across the phylogenetic tree to a null model with 999 randomizations, following the methodology of Maddison and Slatkin (1991) and using the ‘*phylo.signal.disc*’ function in R.

RESULTS

We recorded a total of 2,243 individuals belonging to 21 species of EFN-bearing plants (Table 2), representing 40% of the total individuals and 16% of the total species at study sites (Rito et al., 2017). Mean ($\pm$ SE) plot richness was 5.1 ($\pm$ 0.5). Most of the EFN-bearing species (15; 71.4%)

and individuals (73%) belonged to Leguminosae. The most common EFN-bearing species were *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W. Jobson (Leguminosae; 27.8% of total individuals), *Poincianella microphylla* (Mart. ex G. Don) L.P. Queiroz (Leguminosae; 19.6%) and *Croton argyroglossus* Baill. (Euphorbiaceae; 18.8%), which together accounted for two-thirds of all EFN-bearing individuals.

The GLMs revealed that the TD, FD and PD of EFN-bearing plants all declined with increasing CAD, and that FD and PD (but not TD) declined with decreasing rainfall (Table 3). There were also significant interactive effects of CAD and rainfall, with increasing disturbance reducing TD, FD and PD in the most arid areas of the park, but increasing them in the wettest areas (Table 3; Figure 2). From a rainfall perspective, decreasing rainfall negatively influenced TD, FD and PD in the most disturbed areas, but increased FD and PD in the least disturbed areas (decreasing rainfall did not affect TD in the least disturbed areas).

The first CCA axis explained 40.4% of variation in the species composition of EFN-bearing plants and was significantly associated with variation in rainfall (Figure 3). *Senna rizzinii* and *Cynophalla hastata* were positively related with higher rainfall, whereas *Cynophalla flexuosa*, *Croton heliotropiifolius* and *P. microphylla* were negatively related to rainfall. The second CCA axis explained 35.6% of variation in species composition and was associated with variation in CAD (Figure 3). *Croton argyroglossus*, *Libidibia ferrea* and *Poincianella pyramidalis* were positively related, *Sapium glandulosum* and *P. moniliformis* negatively related, with increasing CAD.

The most widely distributed EFN types across species were digitiform-elevated (occurring in 4 of the 21 species), globose, concave-elevated, elevated, flat elevated and glandular trichomes (3 each; Table 1), with the last being most common overall, occurring in 39% of all EFN-bearing individuals. The most widespread EFN locations were rachis (9 species) and petiole (6), with the latter representing 47% of total individuals. Finally, EFNs were arranged in isolation in 17 of the 21 species, representing 71% of total individuals (Table 1). GLMs revealed that the relative abundances of none of the eight trait states related to EFN type were associated with variation in CAD or rainfall, or their interaction. Likewise, the relative abundances of none of the trait states relating to EFN location and arrangement were associated with variation in CAD. However, the relative abundances

of EFNs located at the abaxial surface (Appendix 3A) and grouped (Appendix 3B) both increased with decreasing rainfall, and that of isolated EFNs (Appendix 3C) declined with decreasing rainfall. For more details on this statistical output see Appendix 4.

There was a strong phylogenetic signal in each the three analysed functional traits: type ($p < 0.0001$); location ($p = 0.04$), and arrangement ($p = 0.03$) (Figure 4).

DISCUSSION

Our study addressed the individual and combined effects of increasing CAD and decreasing rainfall on the species composition of EFN-bearing plants, and on their TD, FD and PD. Our results show that CAD and rainfall have important individual, additive and interactive impacts on EFN-bearing plants, and that TD can respond differently to FD and PD. We observed a strong phylogenetic signal in all three functional traits evaluated, such that related species tend to share similar traits (as is often the case for EFN-bearing plants; Weber et al., 2012), so that FD and PD showed similar responses.

We found that CAD had a negative impact on all three components of EFN diversity, and that FD and PD, but not TD, declined with reducing rainfall. Although EFN-bearing plants are often disturbance winners (Schupp and Feener 1991; Bluthgen and Reinferath 2003), recent studies demonstrate that many Caatinga species are negatively affected by CAD (Leal et al. 2015, Câmara et al. 2017). This can be explained by CAD directly targeting EFN-bearing plants for use in Catimbau. For example, species such as *Anadenanthera colubrina*, *Croton heliotropiifolius*, *Piptadenia stipulacea*, and *Sapium glandulosum* are all commonly used for fence construction in Caatinga (Nascimento et al. 2012) and this is especially the case in Catimbau (Specht et al. unpublished data). Similarly, species such as *Cynophalla hastata*, *Libidibia ferrea*, *Poincianella microphylla*, and *Senna velutina* are significant components of cattle and goat diets (Specht et al. unpublished data). CAD also had a negative impact overall on FD and PD. Disturbance commonly has a negative impact on plant FD and PD (e.g. Andrade et al. 2015; Ribeiro et al. 2016; Sfair et al. in press). However, our study is the first to demonstrate that CAD has deleterious effects on both FD and PD of EFN-bearing plants.

We found that decreasing rainfall also had a negative effect on FD and PD. However, it did not affect TD, which suggests that rainfall selectively impacts plants bearing EFNs with particular traits and from particular lineages. We found that the relative abundance of plants with grouped EFNs increased with decreasing rainfall (Appendix 3). Two species had grouped EFNs, and both belonged to a single genus (*Poincianella*), which is known as a colonizer of dry habitats (Queiroz 2009). Decreasing rainfall therefore favoured species that are functionally and phylogenetically similar, this reducing FD and PD without affecting TD.

We observed complex interactive effects of CAD and rainfall, where increasing CAD reduced TD, FD and PD in the most arid areas, but decreasing them in the wettest areas. These results are consistent with previous findings that report that TD is positively associated to chronic disturbances in wet areas, whilst in most dry areas is negatively impacted by the increase in chronic disturbance intensity (Rito et al. 2017; Arnan et al. unpublished data). There are several potential mechanisms that may underlie the effects of decreasing rainfall as a mediator of disturbance impacts. For instance, in drier areas plants might be more sensitive to disturbance because they are water stressed (Imbert and Portecop 2008; Allen et al. 2017). In contrast, in wetter areas CAD might promote diversity by reducing competition by dominant species, following the intermediate disturbance hypothesis (Grime 1973; Connell 1978). Alternatively, the increase in diversity of EFN-bearing plants in most disturbed and wetter areas can be explained by the “dry tolerance” hypothesis, which proposes that tree species diversity is higher in disturbed and wetter areas because of high moisture availability (Esquivel-Muelbert et al. 2016).

We found highest FD and PD, but not TS, in least disturbed, driest areas. This can be explained by the fact that disturbance-sensitive species associated with dry areas, such as *Cynophalla flexuosa*, *Poincianella microphylla*, *Sapium glandulosum* and *Pityrocarpa moniliformis*, possess a wide range of EFN functional traits and are phylogenetically distant (clade ages range from 10 to 100 million years).

CONCLUSIONS

Our study has three key findings. First, increasing CAD and decreasing rainfall act similarly in terms of reducing FD and PD, but TD is only affected by CAD. Second, increasing CAD and decreasing rainfall interact such that CAD reduces TD, FD and PD in the driest areas, but increases FD and PD in wettest areas. Third, FD and PD respond similarly to both CAD and rainfall, but can respond differently to TD. Taken together, our study provides evidence that declining rainfall and CAD have important additive and interactive effects on communities of EFN-bearing plants, and therefore on a key ant-plant mutualism. These findings have important implications for the likely impacts of the marked reduction in rainfall forecast under future climate change. Reductions in rainfall are forecast throughout the semi-arid tropics globally (Silva et al. 2004; Burkett et al. 2014; IPCC 2015), and so the implications of our findings are widespread. The implications extend beyond direct impacts on communities of EFN-bearing plants, given that changes in the functional diversity of EFNs have important consequences for attendant ants. Any reduction in protective services provided by ants will exacerbate the direct impact of climate change on EFN-bearing plants. Further, given that EFNs represent an important food resource for ants globally (Lassau and Hochuli 2004), additive and interactive effects of climate change and disturbance represent a substantial threat to an ecologically dominant faunal group (Câmara et al. 2017).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by grants from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível superior (CAPES, nº 1558821) and (CAPES, nº 88881.030482/2013-01), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processes 403770/2012-2, 490450/2013-0 and 470480/2013-0), and Fundação de Amparo a Pesquisa à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, processes 0738-2.05/12 and 0138-2.05/14). We are grateful to L. B. Gonçalves and the many students who assisted with fieldwork, to Prof. Luiz Gustavo Souza from Plant Cytogenetics Laboratory, who gently helped with the phylogenetic tree construction and to K. R. Rito for helping with the phylogenetic data. We also thank to Catimbau National Park landowners

for giving us permission to work on their proprieties. CHFS acknowledges Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO, Darwin) for support and cooperation and IRL thanks CNPQ for productivity grants.

LITERATURE CITED

- Allen K, Dupuy JM, Gei MG, Hulshof C, Medivgy D, Pizano C, Salgado-Negret B, Smith CM, Trierweiler A, Van Bloem SJ, Waring BG, Xu X, Powers JS (2017) Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>.
- Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, Melo FPL, Talora DC, Faria D, Cazeta E (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Management* 349:73–84. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.049>.
- Apple JL, Fenner DHJR (2001) Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127: 409-416. <https://doi.org/10.1007/s004420000605>.
- Arnan X, Cerdá X, Retana J (2015) Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ* 3:e1241. <https://doi.org/10.7717/peerj.1241>.
- Arnan X, Cerdá X, Retana J (2017) Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography* 40: 448-457. <https://doi.org/10.5061/dryad.c763m>.
- Bairlein F, Winkel W (2001) Birds and climate change. *In* *Climate of the 21st century: changes and risks* (Eds. Lozan JL, Grassl H, Hupfer P). Hamburg: Wissenschaftliche Auswertungen.

- Bentley BL (1977a) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ecology* 57: 815-820. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.002203>.
- Bivand R, Lewin-Koh N (2015) Maptools: tools for reading and handling spatial objects. R package version 0.8-37. <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>.
- Blois JL, Zarnetske PL, Fitzpatrick MM, Finnegan S (2013b) Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 341: 9374-9379. <https://doi.org/10.1073/pnas.1220118110>.
- Blüthgen N, Reifenrath K (2003) Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution. *Australian Journal of Botany* 51: 515-527. <https://doi.org/10.1071/BT02108>.
- Burkett VR, Suarez AG, Bindi M, Conde C, Mukerji R, Prather MJ, Clair AL, Yohe GW (2014) Point of departure. *Climate Change 2014: Impacts, adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Eds. Field CB, Barros VR, Dokken DJ) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York.
- Byng JW, Chase MW, Maarten JM, Cristenhusz M, Fay MF, Judd WS, Mabberley DJ, Sennikov AN, Soltis DE, Soltis PS, Stevens PF (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.
- Caddy-Retalic S, Andersen A, Aspinwall M et al (2017) Bioclimatic transect networks: powerful observatories of ecological change. *Ecology and Evolution* 7: 4607-4619. <https://doi.org/10.1002/ece3.2995>.

- Câmara T, Almeida WR, Tabarelli M, Andersen A, Leal IR (2017) Habitat fragmentation, EFN-bearing trees and ant communities: Ecological cascades in Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Austral Ecology* 42: 31-39. <https://doi.org/10.1111/aec.12393>.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. – *Ecology Letters* 12: 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>.
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300: 969-972. <https://doi.org/10.1126/science.1082074>.
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Ortega F, Ángeles J (2005) Morphological and Secretory Characterization of Extrafloral Nectaries in Plants of Coastal Veracruz, Mexico. *Annals of Botany* 96: 1175-1189. <https://doi.org/10.1093/aob/mci270>.
- de Bello F, Lavergne S, Thuiller W (2010) The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21: 992-1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>.
- Devictor V, Moullot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030 -1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>.

- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1969-1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>.
- Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, Lewis SL, Steege H, Lopez-Gonzalez G (2016) Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* 39: 01-12. <https://doi.org/10.1111/ecog.01904>.
- Frith CB, Frith DW (1985) Seasonality of insect abundance in an Australian upland tropical rainforest. *Australian Journal of Ecology* 10: 237-248. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1985.tb00886.x>.
- Frith CB, Frith DW (2005) A long-term banding study in upland tropical rainforest, Paluma Range, north-eastern Queensland with notes on breeding. *Corella* 29: 25-48. https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2006.00025_3.x.
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 244–247. <https://doi.org/10.1038/242344a0>.
- Harrington R, Stork N (1995) *Insects in a Changing Environment*. Academic Press.
- Heil M, Fiala B, Baumann B, Linsenmair KE (2000) Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology* 14:749-757. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00480.x>.
- Heil M, Koch T, Hilpert A, Fiala B, Boland W, Linsenmair KE (2001b) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:1083-1088. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1083>.

- Heil M, Mckey D (2003) Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:425-53.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410>.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-197.
<https://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- Imbert D, Portecop J (2008) Hurricane disturbance and forest resilience: Assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *Forest Ecology and Management* 255: 3494-3501.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.030>.
- IPCC (2015) Climate Change 2014: Synthesis Report. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland.
- Kersh MF, Fonseca CR (2005) Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86: 2117-2126. <https://doi.org/10.1890/04-1916>.
- Lange D, Calixto, ES, Del-Claro, K. (2017) Variation in Extrafloral Nectary Productivity Influences the Ant Foraging. *PloS One* 12 (1):
e0169492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169492>
- Lassau SA, Hochuli DF (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27: 157-164. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03675.x>.
- Leal LC, Andersen AN, Leal IR (2015) Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica* 47: 468-474. <https://doi.org/10.1111/btp.12230>.

- Leal IR, Lopes AV, Machado IC, Tabarelli M (2018) Plant-animal interactions in the Caatinga: current overview and future perspectives. In: Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America (Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M, Eds.), Springer. pp 255-278.
- Legendre P, Oksanen J, Ter Braak CJF (2011) Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 269-277. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00078.x>.
- Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481-501. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>.
- Maddison WP, Slatkin M (1991) Null models for the number of evolutionary steps in a character on a phylogenetic tree. *Evolution* 45: 1184-97. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb04385.x>.
- Magrin GO, Marengo JA, Boulanger JP, Buckeridge MS, Castellanos E, Poveda, G, Scarano FR, Vicuna S. (2014) Central and South America. In *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: regional aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* (Eds. Barros VR, Field CB, Dokken DJ) Cambridge University Press, Cambridge.
- Mair L, Hill JK, Fox R, Botham M, Brereton T, Thomas D (2014) Abundance changes and habitat availability drive species' responses to climate change. *Nature Climate Change* 4:127-131. <https://doi.org/10.1038/nclimate2086>.
- Marazzi B, Sanderson MJ (2010) Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. *Evolution* 64:3570-3592. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01086.x>.

- Marazzi B, Bronstein JL, Koptur S (2013) The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany* 111:1243-1250.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct109>.
- Martorell C, Peters EM (2005) The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124:199-207.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.025>.
- Melo Y, Machado SR, Alves M (2010) Anatomy of extrafloral nectaries in Leguminosae from dry-seasonal forest in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 163: 87–98.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01047.x>.
- Mouchet MA, Villegger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>.
- Nascimento VT, Vasconcelos MA, Maciel MIS, Albuquerque UP (2012) Famine foods of Brazil's seasonal dry forests: ethnobotanical and nutritional aspects. *Economic Botany* 66: 22-34.
<https://doi.org/10.1007/s12231-012-9187-2>.
- Nobre CA (2015) Global Climate Change Modeling: the Brazilian Model of the Global Climate System (MBSCG). FAPESP Research Program on Global Climate Change.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>.
- Parmesan C, Galbraith H (2004) Observed Ecological Impacts of Climate Change in North America. Arlington, VA: Pew Century Global Climate Change.

- Pavoine S, Dufuor AB, Chessel D (2004) From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology* 228: 523-537. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.02.014>.
- Pecl GT, Araujo MB, Bell J, Blanchard J, Bonebrake TC, Chen I, Clark TD, Colwell RK, Danielsen F, Evengard B, Robins S (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355: 1-9. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214/>.
- Pereira HM, Leadley PW, Proenca et al (2010) Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330: 1496-1501. <https://doi.org/10.1126/science.1196624>.
- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschlod P, Michalski SG, Durka W, Kühn I, Winter M, Prentice HC (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology* 101: 857-866. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12098>.
- Queiroz LP (2009) Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana. Universidade Estadual de Feira de Santana, Associação de Plantas do Nordeste-APNE. Kew, Royal Botanic Gardens, 467p.
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing, Version 3.0.1. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RAO CR (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24-43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1).
- Restrepo C, Gomez N (1998) Responses of understory birds to anthropogenic edges in a neotropical montane forest. *Ecological Applications* 8: 170-182. <https://doi.org/10.1890/1051-0762.0.CO;2>.

- Ribeiro EMS, Arroyo-Rodríguez V, Santos BA, Tabarelli M, Leal IR (2015) Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52: 611-620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>.
- Ribeiro EMS, Santos BA, Arroyo-Rodríguez V, Tabarelli M, Souza G, Leal IR (2016) Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97: 1583-1592. <https://doi.org/10.1890/15-1122.1>.
- Ribeiro-Neto JD, Arnan X, Tabarelli M, Leal IR (2016) Chronic anthropic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation* 25: 943-956. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1099-5>.
- Rico-Gray V, García-Franco JG, Palacios-Rios M, Díaz-Castelazo C, Parra-Tabla V, Navarro JA (1998) Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190-200. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00054.x>.
- Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, De Queiroz RT, Leal IR, Tabarelli M (2016) Rainfall mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 828-838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>.
- Rito KF, Tabarelli M, Leal IR. (2017b) Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. *Plant Ecology (Dordrecht)* 218: 749-759. [https://doi.org/10.1016/0040-09\(82\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0040-09(82)90004-3).
- Riutta T, Slade EM, Morecroft MD, Bebbler DP, Malhi Y. (2014) Living on the edge: quantifying the structure of a fragmented forest landscape in England. *Landscape Ecology* 29: 949-961. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0025-z>.

- Rodal MJN, SAMPAIO EVS, Figueiredo MA (1992) Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico: ecossistema caatinga: ecossistema caatinga. Sociedade Botânica do Brasil, Brasília.
- Rotem G, Gavish Y, Shacham B, Giladi I, Bouskila A, Ziv Y (2015) Combined effects of climatic gradient and domestic livestock grazing on reptile community structure in a heterogeneous agroecosystem. *Oecologia* 180: 231-242. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3435-y>.
- Rubenstein DI (1992) The greenhouse effect and changes in animal behavior: Effects on social structure and life- history strategies. *In* Global Warming and Biological Diversity, (Eds. Peters RL, Lovejoy TE). Yale University Press, New Haven, CT.
- Rudgers JA, Gardener MC (2004) Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology* 85: 1495-1502. <https://doi.org/10.1890/03-0391>.
- Sala OE, Chapin FSI, Armesto JJ, et al (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.
- Schultz K, Voigt K, Beusch C, Almeida-Cortez JS, Kowarik I, Walz A, Cierjacks A (2016) Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. *Forest Ecology and Management* 367: 62-70. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.011>.
- Schupp EW, Feener DH (1991) Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. *In*: Ant-plant interactions (Eds. Huxley, C.R, Cutler D.F). Oxford University Press, Oxford.
- Silva JMC, Tabarelli M, Fonseca MT, LINS L (2004) Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- Silva JMC, Tabarelli M, Leal I R (2018) The Caatinga: understanding the challenges. *In*: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (Eds.) Caatinga: the largest Tropical Dry Forest region in South America, Springer Verlag, Berlim, pp. 3-19.
- Singh SP (1998) Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation* 25:1-2. [https://doi.org/ 10.1017/S0376892998000010](https://doi.org/10.1017/S0376892998000010).
- Sociedade Nordestina de Ecologia (2002). Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE – Subprojeto “Proposta para Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE”. Relatório técnico.
- Sunderland T, Ickowit A, Reyes-Garcia V, Shively G, Angelsen A, Babimigura R, Achdiawan R (2014) Challenging perceptions about men, women, and forest resources: Results from the PEN global dataset. *World Development* 64: 56-66. <https://doi.org/10.1016/j.worlddev.2014.03.003>.
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167–1179. [https://doi.org/ 10.2307/1938672](https://doi.org/10.2307/1938672).
- Tilman D (2001) Functional diversity. *In* Encyclopedia of biodiversity (Ed. Levin, S.A.) Academic Press.
- Tilman D, Clark M, Williams DR, Kimmel K, Polasky S, Packer C. (2017) Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature* 546: 73-81. <https://doi.org/10.1038/nature22900>.
- Travis MJJ (2003) Climate change and habitat destruction a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 467-473. [https://doi.org/ 10.1098/rspb.2002.2246](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2246).

- Yu Q, Jia DR, Tian B, Yang YP, Duan YW (2016) Changes of flowering phenology and flower size in rosaceous plants from a biodiversity hotspot in the past century. *Scientific Reports* 6: 283-302. <https://doi.org/10.1038/srep28302>.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TC, Fromentin, JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
- Warren MS, Hill JK, Thomas C. (2001) Climate versus habitat change: opposing forces underlay rapid changes to the distribution and abundances of British butterflies. *Nature* 414: 65-69. <https://doi.org/10.1038/35102054>.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck, MA, Donoghue, MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>.
- Weber GW, Keeler KH (2012). The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*, 12:1-11. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs225>.
- Weber MG, Porturas LD, Keeler, KH (2015) World list of plants with extrafloral nectaries. www.extrafloralnectaries.org. Accessed 29 January 2015.
- Williams SE, Middleton J (2008) Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: implications for global climate change. *Diversity and Distributions* 14: 69-77. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00418.x>.

Table 1. List of of the three EFN traits and their respective categories, and the number of species per category found in 20 study plots in Catimbau National Park, Pernambuco State, Brazil

EFN type	Nº species
Digitifom-elevated	4
Globose	3
Concave-elevated	3
Elevated	3
Flat-elevated	3
Glandular trichomes	3
Stipitate	1
Impregnated in slot	1
EFN location	
Rachis	9
Petiole	6
Interpetiolar	1
Base of leaflet	1
Leaf tips	1
Leaf margin	1
Pedice	1
Base of petiole	1
EFN arrangement	
Isolated	16
Isolated/Grouped	2
Paired	1
Paired/Isolated	1
Grouped	1

Table 2. List of EFN-bearing plants species per family showing EFN trait states, species abundance and occurrence found in the twenty study plots in Catimbau National Park, Pernambuco State, Brazil

Family	Species	EFN Type	EFN Location	EFN Arrangement	Abundance /N° plots
Leguminosae	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Flat-elevated	Petiole	Isolated	1 (1)
	<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P. Lewis	Digitiform-elevated	Base of petiole	Isolated	1 (1)
	<i>Libidibia ferrea</i> (Mart.) L.P. Queiroz	Impregnated in slot	Pedicel	Isolated	6 (1)
	<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Concave-elevated	Petiole	Isolated	94 (6)
	<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth.) Luckow & R.W. Jobson	Concave- elevated	Petiole	Isolated	620 (14)
	<i>Poincianella microphylla</i> (Mart. ex G. Don) L.P. Queiroz	Glandular trichomes	Rachis	Grouped	449 (17)
	<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz	Glandular trichomes	Rachis	Grouped	31 (2)
	<i>Senegalia bahiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Elevated	Rachis	Isolated	159 (6)
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton	Flat-elevated	Petiole	Isolated	10 (4)
	<i>Senegalia piauiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Flat-elevated	Petiole	Isolated	187 (8)
	<i>Senegalia</i> sp.	Elevated	Rachis	Isolated	35 (6)
	<i>Senna rizzinii</i> H.S. Irwin & Barneby	Digitiform-elevated	Rachis	Isolated	26 (3)
	<i>Senna splendida</i> (Vogel) H.S. Irwin & Barneby	Digitiform-elevated	Rachis	Isolated	3 (1)

	<i>Senna trachypus</i> (Mart. ex Benth.) H.S. Irwin & Barneby	Stipitate	Rachis	Isolated	13 (2)
	<i>Senna velutina</i> (Vogel) H.S. Irwin & Barneby	Digitiform-elevated	Rachis	Isolated	3 (2)
Euphorbiaceae	<i>Croton argyroglossus</i> Baill.	Glandular trichomes	Leaf margin	Isolated	416 (7)
	<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	Globose	Petiole	Paired	146 (7)
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Elevated	Leaf tips	Paired/Isolated	8 (2)
Capparaceae	<i>Cynophalla hastata</i> (Jacq.) J. Presl	Globose	Interpetiolar	Isolated	1 (1)
	<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl	Globose	Base of leaflet	Isolated	23 (5)
Passifloraceae	<i>Turnera cearensis</i> Urb.	Concave-elevated	Rachis	Isolated	11 (3)

Table 3. Effects of CAD, rainfall and their interaction on taxonomic, functional and phylogenetic diversity of EFNs-bearing plants species in Catimbau National Park, Northeast Brazil

Diversity component	<i>Slope</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>Model R²</i>
Variables				
<i>Rao taxonomic diversity</i>				0.30
Rainfall	-0.002	-1.856	0.081	
Chronic disturbance index	-0.080	-2.611	0.018	
Rainfall*Chronic disturbance index	0.0010	2.625	0.018	
<i>Rao functional diversity</i>				0.44
Rainfall	-0.000	-3.246	0.005	
Chronic disturbance index	-0.017	-3.519	0.002	
Rainfall*Chronic disturbance index Rao	0.000	3.531	0.002	
<i>Rao Phylogenetic diversity</i>				0.56
Rainfall	-0.000	-4.53	<0.001	
Chronic disturbance index	-0.007	-3.316	0.004	
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	3.616	0.002	

Figure legends

Figure 1. Location of study plots in Catimbau National Park, northeastern Brazil. (A) Limits of Catimbau National Park with the 20 study plots represented by circles (increasing circle size represents higher levels of disturbance). (B) Location of Catimbau National Park (red star) in Brazil.

Figure 2. Interactives effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on diversity metrics in extrafloral nectaries-bearing plant communities in Catimbau National Park, Northeast Brazil. (A) Taxonomic diversity ($t= 4.30$; $p < 0.001$); (B) Functional diversity ($t=3.51$; $p=0.002$), and (C) Phylogenetic diversity ($t=2.24$; $p=0.03$).

Figure 3. CCA ordination diagram displaying the plant species relationships with rainfall and CAD index recorded at Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Each number represents one plant species, where: 1. *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, 2. *Croton argyroglossus* Baill., 3. *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke, 4. *Poincianella microphylla* (Mart. ex G. Don) L.P. Queiroz, 5. *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz, 6. *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl, 7. *Croton heliotropiifolius* Kunth, 8. *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W. Jobson, 9. *Senegalia piauhiensis* (Benth.) Seigler & Ebinger, 10. *Sapium glandulosum* (L.) Morong, 11. *Senna splendida* (Vogel) H.S. Irwin & Barneby, 12. *Senna trachypus* (Mart. ex Benth.) H.S. Irwin & Barneby, 13. *Senegalia* sp., 14. *Senna velutina* (Vogel) H.S. Irwin & Barneby, 15. *Turnera cearensis* Urb., 16. *Chloroleucon foliolosum* (Benth.) G.P. Lewis, 17. *Cynophalla hastata* (Jacq.) J. Presl, 18. *Senegalia bahiensis* (Benth.) Seigler & Ebinger, 19. *Senna rizzinii* H.S. Irwin & Barneby, 20. *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton and 21. *Libidibia ferrea* (Mart.) L.P. Queiroz.

Figure 4. Functional traits related with the extrafloral nectaries bearing plants species phylogeny in Catimbau National Park, Northeast Brazil. Different colours indicate a variation in traits. (A) Gland type: Globose nectary- in yellow; Concave-elevated nectary- in green; Elevated nectary- in light blue; Nectaries reunited in glandular trichomes- in black; Digitiform-elevated nectary – in dark blue; Stipitate nectary- in grey; Impregnated in slot nectary- in red, and Flat-elevated nectary- in pink. (B)

Gland location: Interpetiolar nectary- in dark blue; Nectary located on the base of leaflet; - in pink; Nectary at the foliar rachis- in green; Nectary located at the leaf tips- in grey; Nectary located at leaf margin- in yellow; Nectary located at the foliar petiole- in black; Nectary located at pedicel- in red, and Nectary located at the base of petiole- in light blue. (C) Gland arrange: Isolated nectary- in dark blue; Paired/Isolated nectary- in yellow; Paired nectary- in pink; Isolated/Grouped nectary-light blue and Grouped nectary- in green.

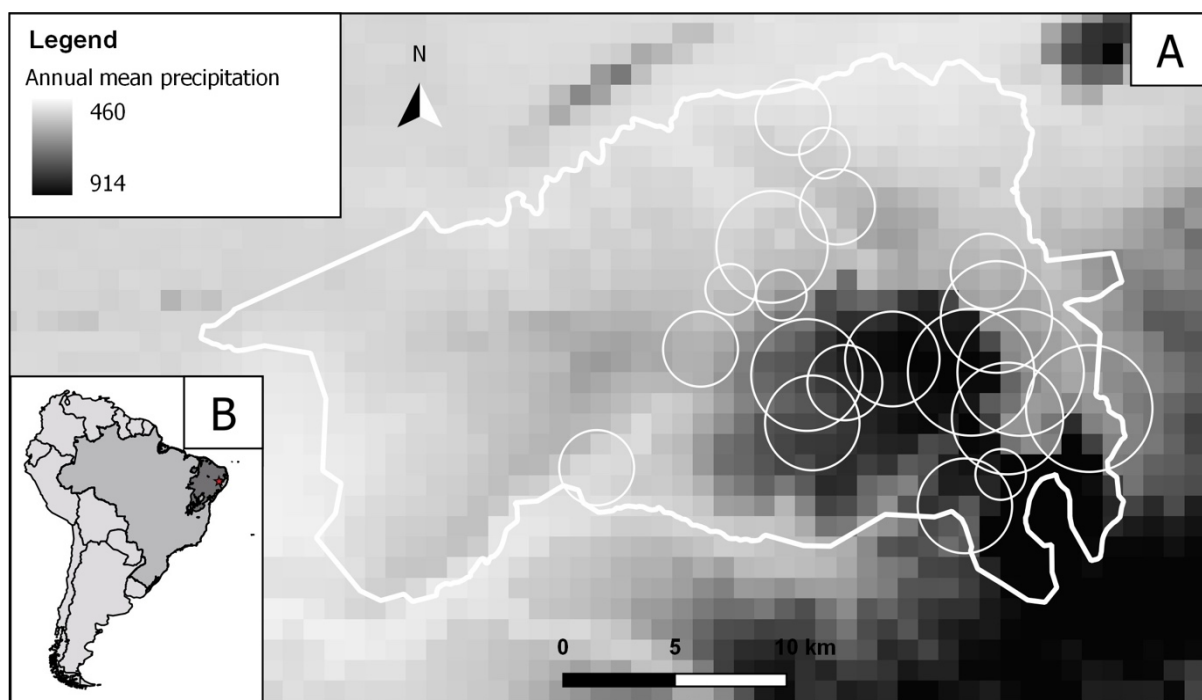
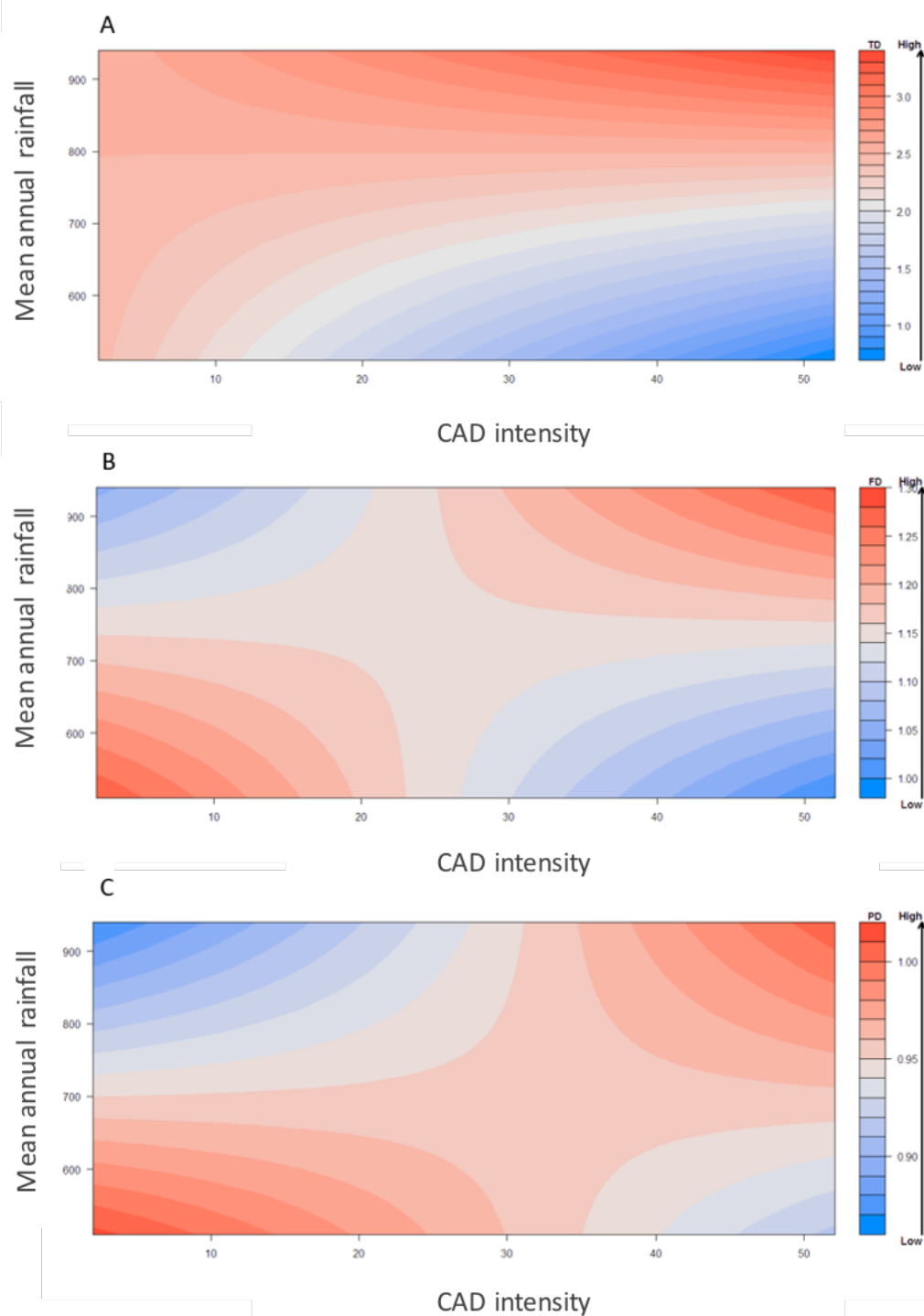


Figure 1.

**Figure 2.**

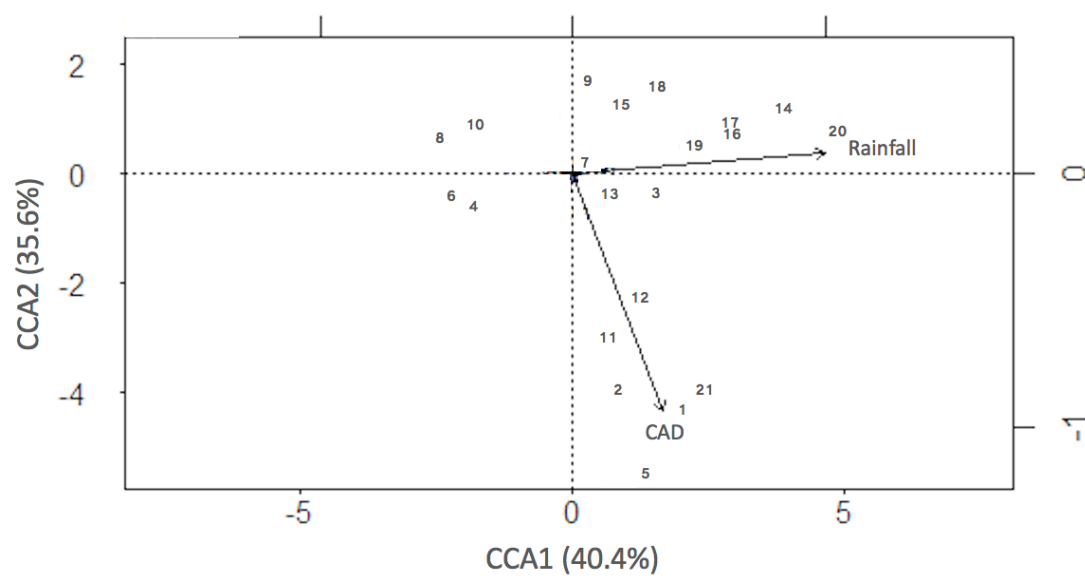


Figure 3.

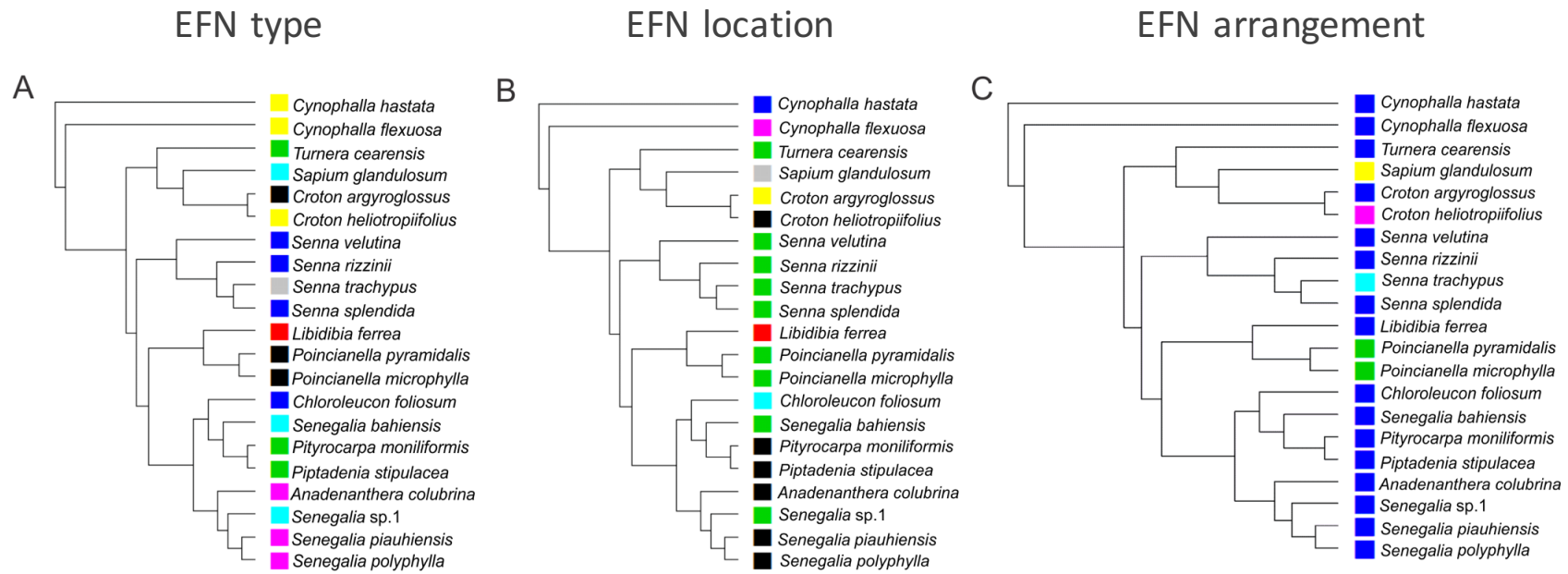


Figure 4.

ELETRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix 1. Characterization of the multi-metric disturbance index.

In order to characterise the intensity of chronic anthropogenic disturbance in our plots, disturbance metrics from three different sources of information were measured: (i) Indirect landscape measures using satellite imagery in ArcGIS 10.1 software: proximity to the nearest house, and proximity to the nearest road. The former is a proxy for local people pressure, and the latter reflects human accessibility; (ii) An indirect measure obtained by interviewing local human communities: the number of people with influence to the plot. In particular, semi-structured interviews (Martin, 1995) were conducted in the 69 nearest houses to the plots to obtain this information during 18-29 April 2016, and (iii) Direct field measures: these variables are the most directly related to the disturbance level experienced by a particular location, and refer to livestock pressure or wood extraction. Three variables related to livestock pressure were measured. A) Goat trail length: goats use well-defined trails to move within the Caatinga, and the total length of these trails within each plot was measured using an odometer. B) Goat dung: the numbers of goat dung pellets within four 5 x 5 m quadrants (total of 100 m²) within each plot. And C) Cattle dung: the number of cattle dung pats within each entire plot. Two variables related to wood extraction were measured. A) Live wood extraction: within each plot, the diameter of all cut stems was measured to obtain a measure of total basal area. B) Firewood collection: an inverse relationship between the amount of wood litter as a proportion of total above-ground biomass and level of fire-wood collection was assumed. Within four 4 m² subplots within each plot, two diameters and length of each dead log or stem laying on the ground (minimum size of 0.5 cm diameter or 10 cm long) was measured, and dead biomass of wood litter was first computed following the equation of the volume of a conical frustum. Then, a mean value of wood density of the tree species present in the area to transform the volume values to biomass was used. Most species were collected in the field, and their wood density was measured following the protocols of Perez-Harguindeguy et al. (2013). For the other species, wood density was obtained from <http://datadryad.org/handle/10255/dryad.235>. Total above-ground biomass per plot was estimated through field measures and further application of an allometric equation for Caatinga vegetation ($\text{Biomass}_{\text{kg}} = 0.173 \text{ DAS}_{\text{cm}}^{2.295}$), which is based on the diameter at soil height (DAS) (Amorim et al.

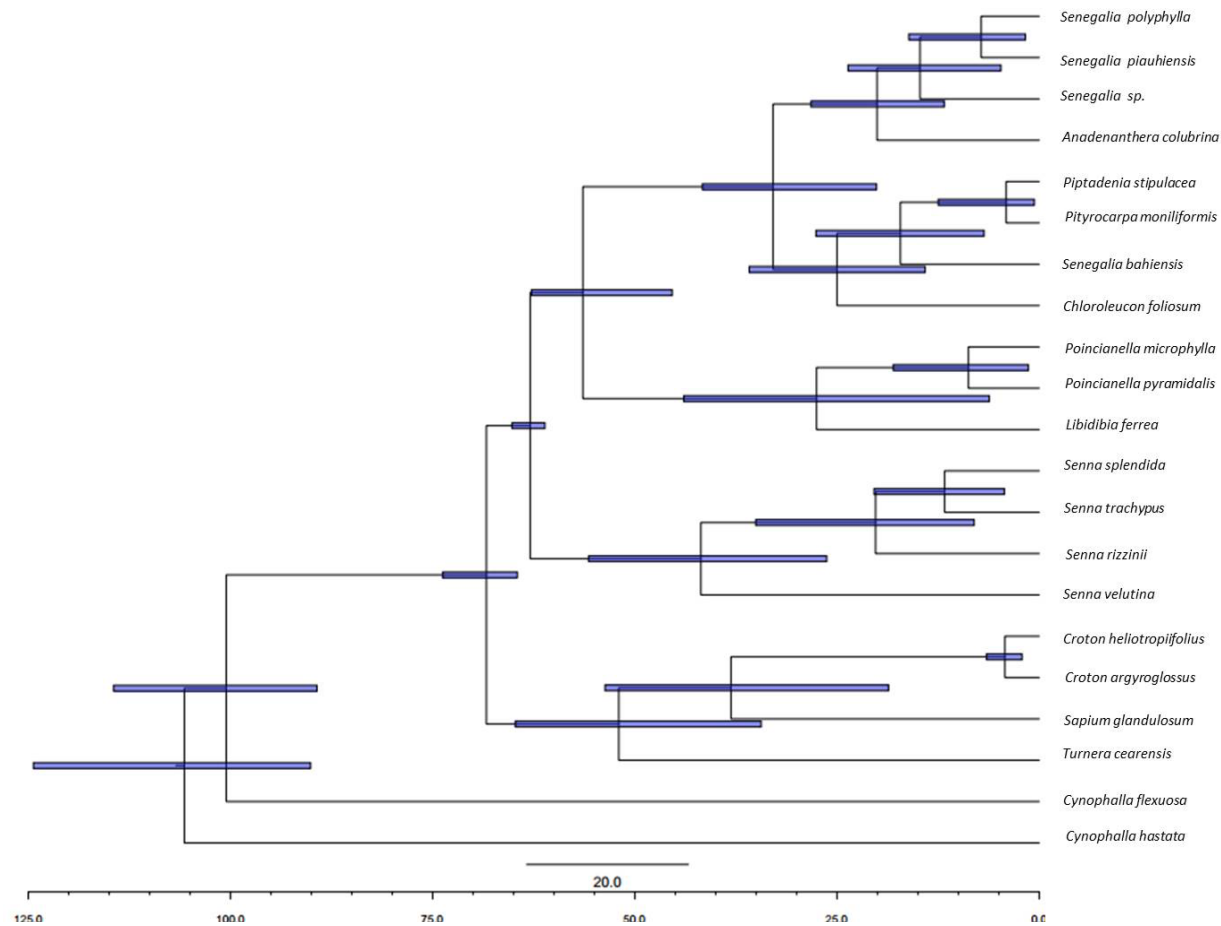
2005; Rito et al. 2017). Finally, since low values of firewood availability indicated high levels of disturbance, the inverse was computed such that the higher the value, the higher the disturbance intensity. Then, a global multi-metric index was computed by using the following formula:

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - y_{\min}) / (y_{\max} - y_{\min})}{n} \times 100$$

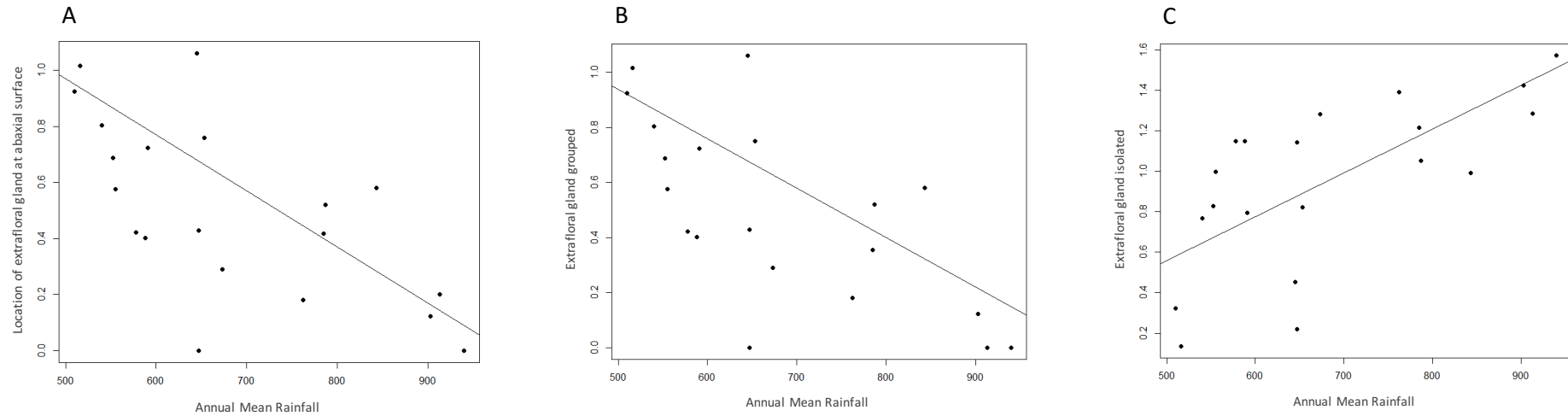
where I is the disturbance intensity index, y_i the observed value for one disturbance metric in plot i , $y_{\min}$ the minimum observed value for the disturbance metric considering all plots, $y_{\max}$ the maximum observed value for the disturbance metric considering all plots, and n the number of individual disturbance metrics considered in the index. Thus, this formula first standardises the values of each disturbance metric between 0 and 1, which makes disturbance metrics of different units comparable and simple to combine in the same index. The index ranges from no disturbance to the highest disturbance intensity (0 to 100). For example, a value of $I = 100$ indicates that the values of all disturbance metrics composing the index are maximal.

For the index computation, five disturbance metrics which included some of the single disturbance metrics abovementioned or the integration of them in a new metric were used. Specifically, the two direct field measures related to wood extraction (i.e. live wood extraction and firewood collection) and two measures related to livestock pressure (cattle dung and goat herbivory) were used. Goat herbivory was the combination of goat trail length and goat dung by means of PCA analysis - the coordinates of axis 1 because both variables were highly correlated to this axis ($r > 0.90$) which explained 88% of variance. The last variable included in the global multi-metric index was 'people pressure', which was the integration of the three indirect measured variables: distance to house, distance to road and number of people with influence to the plot. Such an integration was conducted by applying the same formula used to compute the global multi-metric index, but with these three indirect variables.

Appendix 2. Time-calibrated phylogenetic tree of the 21 extrafloral nectaries-bearing plants from National Park of Catimbau. Numbers are in million years, and blue bars are 95% confidence intervals.



Appendix 3. Relationship between rainfall and the proportion of plants with extrafloral glands traits in Catimbau National Park, Northeast Brazil. (A) Glands placed at abaxial surface; (B) glands arranged grouped, and (C) glands arranged isolated.



Appendix 4. Effects of human disturbance, rainfall and their interaction on the proportion of extrafloral nectaries traits in Catimbau National Park, Northeast Brazil

Functional traits	<i>Slope</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Variables			
<i>Type Concave-Inclusive</i>			
Rainfall	-0.005	0.352	0.729
Chronic disturbance index	-0.006	-0.144	0.887
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	0.004	0.996
<i>Type Digitiform-Elevated</i>			
Rainfall	-0.000	0.277	0.785
Chronic disturbance index	-0.002	-0.101	0.920
Rainfall*Chronic disturbance index Rao	0.000	0.008	0.994
<i>Type Elevated</i>			
Rainfall	-0.000	0.612	0.549
Chronic disturbance index	-0.010	-0.970	0.347
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	0.970	0.347
<i>Type Flat- Elevated</i>			
Rainfall	-0.000	-0.261	0.797
Chronic disturbance index	-0.014	-1.814	0.085
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	1.727	0.103
<i>Type Glandular Trichomes</i>			
Rainfall	-0.001	-1.291	0.214
Chronic disturbance index	-0.012	0.372	0.715
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.272	0.789

Type Globose

Rainfall	-0.000	-0.130	0.898
Chronic disturbance index	-0.009	0.657	0.520
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.571	0.576

Location Abaxial Surface

Rainfall	-0.002	-2.685	0.016
Chronic disturbance index	-0.022	-1.067	-0.301
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	0.953	0.354

Location Leaflet

Rainfall	0.000	1.010	0.327
Chronic disturbance index	0.014	0.432	0.672
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.350	0.731

Location Petiole

Rainfall	0.000	0.406	0.690
Chronic disturbance index	0.000	0.016	0.988
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.118	0.907

Location Leaf

Rainfall	0.000	0.280	0.783
Chronic disturbance index	0.014	0.815	0.427
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.590	0.563

Location Rachis

Rainfall	0.000	1.020	0.323
Chronic disturbance index	-0.008	-0.702	0.493
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	0.702	0.493

Arrange Isolated

Rainfall	0.002	2.208	0.042
Chronic disturbance index	0.006	0.240	0.813
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.255	0.802

Arrange Grouped

Rainfall	-0.001	-2.407	0.028
Chronic disturbance index	-0.013	-0.628	0.538
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	0.447	0.661

Arrange Paired

Rainfall	0.000	-0.391	0.701
Chronic disturbance index	0.005	0.402	0.693
Rainfall*Chronic disturbance index	0.000	-0.285	0.779

CAPÍTULO II

**Extrafloral nectar as a driver of ant community spatial structure along
disturbance and rainfall gradients in Brazilian Caatinga**

MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO OECOLOGIA

Extrafloral nectar as a driver of ant community spatial structure along disturbance and rainfall gradients in Brazilian Caatinga

SILVA, C.H.F.¹, ARNAN, X.^{1,2}, ANDERSEN, A.N.³, LEAL, I.R.^{4*}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av.

Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail:

felix.caio3@gmail.com

²CREAF, Cerdanyola del Vallès, Catalunya, Spain. Email: xavi.arnan@gmail.com

³Research Institute for the Environment and Livelihoods, Charles Darwin University, Ellengowan Dr,

Casuarina, Northern Territory, 0810. E-mail: alan.andersen@cdu.edu.au

⁴Departamento 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

* Corresponding author

Author Contributions: CHFS, ANA and IRL conceived and designed the experiments. CHFS performed the experiments. CHFS and XA analyzed the data. CHFS wrote the manuscript; other authors provided editorial advice.

ABSTRACT

Optimal foraging theory predicts that social insects such as ants will locate their nests to maximize the accessibility of key food resources. Extrafloral nectar (EFN) is a key food resource for arboreal ants and has a strong influence on their communities. However, its role in structuring ground-nesting ant communities has received little attention, despite these ants also being frequent EFN-attendants. Here we investigate the role of EFN as a driver of the spatial structure of ground-nesting ant communities occurring in Caatinga vegetation of semi-arid, northeastern Brazil. We examine the effects on this relationship of two global drivers of biodiversity decline, chronic anthropogenic disturbance and climate change (increasing aridity). We mapped EFN-producing plants and ant nests in 20 plots distributed along independent gradients of disturbance and rainfall. We categorized ant species into three types according to their dependence on EFN: heavy users, occasional users, and non-users. We recorded 21 EFN-producing plant species, and 257 ant nests. We found a strong relationship between dependence on EFN and nest proximity to EFN-producing plants. Mean nest distance to the nearest EFN-producing plant was 1.2 m for heavy users, 2.8 m for occasional users, and 3.5 m for non-users. Most nests of heavy users were located within 1m of the nearest EFN-producing plant and none were located more than 4 m distant, whereas almost all nests of non-users were located >1.5 m and some >6 m distant. Heavy-user species tend to be behaviorally dominant, and we believe that EFN mediates the location of non-user species through interference competition. The density of nests of heavy nectar users declined with decreasing rainfall, whereas there was no relationship between rainfall and the density of the other two feeding groups. There was no relationship between chronic anthropogenic disturbance and the density of total ant nests for any feeding group. Finally, neither rainfall nor disturbance affected the proximity of heavy-user nests to EFN-producing plants. Our study provides empirical evidence that EFN is a key driver of the spatial structure of ground-nesting ant communities, both directly through the supply of a key food resource, and indirectly through competition from behaviorally dominant, heavy-user ant species. This occurs across a wide range of disturbance and climatic regimes.

Keywords: aridity; climate change; human disturbance; optimal foraging; tropical forest.

INTRODUCTION

Optimal foraging theory predicts that organisms seek to maximise net energetic yield in minimum foraging time (e.g. Oster and Wilson 1978; Stephens and Krebs 1986; Grundel 1992), and that this drives animal behaviour in terms of food selection and decisions about where, when and for how long foraging occurs (Schoener 1971; Pyke et al. 1977). According to optimal foraging theory (MacArthur and Pianka 1966), central-place foragers such as social insects optimise net energy gain by balancing trade-offs relating to colony location in a way that maximises fitness (Covich 1976; Schoener 1979; Orians and Pearson 1979). Several studies have demonstrated that social insect foraging can be optimised by the location of nests close to key food resources (e.g. Murray 1938; Kacelnik et al. 1986; Potts et al. 2003; Grundel et al. 2010). However, there have been few empirical studies addressing how the distribution of food resources influences spatial patterns of social insect colonies.

Ants are ecologically dominant social insects in most terrestrial ecosystems, living in highly organised colonies where foragers retrieve food items to their nests, where they are stored, eaten or fed to offspring (Traniello 1989; Hölldobler and Wilson 1990). Plants provide many resources for ants as part of mutualistic interactions involving defence against predators (Bequaert 1922; Bennett and Breed 1985). This can include nesting sites in the form of hollow thorns, stipules, leaf pouches, and chambers within epiphytic tubers (Janzen 1966; Rico-Gray and Oliveira 2007). However, most mutualistic interactions between plants and ants involve ant species that make their own nests, and therefore make their own decisions about where to locate their nests in relation to plant-based food resources such as leaves, nectar, seeds, honeydew, or the corpses of insects that live on vegetation (Holway and Case 2000; Kay 2002; Wagner and Nicklen 2010).

Extrafloral nectar (EFN) is a carbohydrate-rich food resource produced by at least 3,941 plant species (Weber and Keeler 2013; Zhang et al. 2015) for attracting ants, which helps protect plants from herbivores (Rico-Gray and Oliveira 2007; Heil 2011). Many specialist nectar-feeding ants have specialized digestive systems designed to exploit liquid carbohydrates, allowing intensified exploitation of such resources, and thus generating high fidelity with their host plants (Davidson 1997; Byk and Del-Claro 2011). Many studies have shown that the availability of EFN strongly

influences arboreal ants, promoting ant foraging activity and diversity on trees (Koptur 1992; Davidson 1997; Davidson et al. 2003; Blüthgen and Fiedler 2004), and increasing colony survivorship, growth and reproduction (Byk and Del-Claro 2011). EFN is also exploited by ground-nesting ants, but its role in structuring ground-nesting ant communities has received little attention. Previous studies suggest that EFN production may encourage ants to build their nests near plants (Holway and Case 2000; Van Wilgenburg and Elgar 2007; Wagner and Fleur Nicklen 2010), but information on the influence of EFN on the spatial structure of ground-nesting ant communities remains scarce.

In this study, we investigate the relationships between the distributions of EFN-producing plants and the nests of epigaeic ants in semi-arid Caatinga vegetation of northeastern Brazil. Caatinga is the world's most species-rich semi-arid biome (Leal et al. 2005; Pennington et al. 2009), and a large proportion of its woody plant species produce EFN (Melo et al. 2010; Leal et al. 2015). Caatinga is also one of the world's most highly populated and threatened semi-arid biomes (Leal et al. 2005; Ribeiro et al. 2015), sustaining 27 million people that are highly dependent on Caatinga natural resources for their livelihoods (Djoudi et al. 2015). Moreover, Caatinga is highly threatened by climate change, with climate models consistently forecasting a 22% reduction in rainfall and a 3-6°C increase in temperatures by 2100 (Magrin et al. 2014). Human disturbance and rainfall are both important drivers of resource availability (Cane et al. 2006; Williams and Kremen 2007), including both the density of EFN-bearing plants and rate of nectar production per tree (Pacini et al. 2003; Heil 2011; Leal et al. 2015). Thus, we examine the relationships between EFN-producing plants and the nests of epigaeic ants along gradients of increased anthropogenic disturbance and decreased rainfall.

Our study tests two hypotheses. First, we hypothesize that the availability of EFN-producing plants plays an important role in structuring the distribution of nests of ant species that are heavily dependent on nectar. We predict that the nests of such species are closer to trees producing EFN than are the nests of other ant species. Second, given that both disturbance and decreasing rainfall can negatively impact both populations of EFN-producing plants and nectar production (Pacini et al. 2003; Heil 2011; Leal et al. 2015), we hypothesize greater effects on the density and distribution of nests of heavily nectar-dependent ant species compared with other ants. Compared to other species,

for ant species that are heavily dependent on nectar we predict a greater reduction in nest density with increasing anthropogenic disturbance and decreasing rainfall. We also predict that the nests of ant species that are heavily dependent on nectar will be located even closer to EFN-producing plants with increasing disturbance and decreasing rainfall, because nectar becomes an increasingly limited resource.

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The study was carried out in Catimbau National Park (8°24'00'' and 8°36'35''S; 37°09'30'' and 37°14'40''W), in the state of Pernambuco, northeastern Brazil (Figure 1). The climate is semi-arid, with annual temperature averaging 23°C, and mean annual rainfall varying from 480 to 1,100 mm per year, concentrated between March and July (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). Our study focussed on Caatinga vegetation occurring on sand soil (quartzite sands), which represents about 70% of Catimbau National Park (Siqueira et al. 2017). The vegetation was dominated by shrubs and small trees up to 7 m in height, mostly represented by the families Leguminosae, Euphorbiaceae, Boraginaceae and Burseraceae (Rito et al. 2017). Catimbau National Park is one of the most important conservation areas within the Caatinga biome (Silva et al. 2004). However, the Park was recently established (2002) and its inhabitants still remain; therefore, it continues to be subject to a regime of chronic anthropogenic disturbance, including livestock grazing, timber harvesting, firewood collection and hunting (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002, Rito et al. 2017, Siqueira et al. 2017).

Based on satellite imagery, soil maps, and data on rainfall and disturbance, we established twenty study plots (50 m x 20 m) in old-growth vegetation that covered a wide range of rainfall and disturbance intensity. Plots were separated by a minimum of 2 km and located within a total area of 21,430 ha. All plots occurred on quartzite sand and on flat terrain (Rito et al. 2017).

CHARACTERISING DISTURBANCE AND RAINFALL GRADIENTS

In order to assess the effects of chronic anthropogenic disturbance on the density and distribution of epigaeic ant nests, we used a global multi-metric disturbance index previously established for the study plots (Arnan et al. submitted). The index combines three types of source information: (i) indirect landscape measures using satellite imagery in ArcGIS 10.1 software (proximity to the nearest house, and proximity to the nearest road); (ii) socioeconomic information obtained by interviewing local households (number of people in the nearest village with influence weighted by distance), and (iii) direct measures of disturbance in the field (length of goat trails, the density of goat and cattle dung, and extents of live-wood extraction and fire-wood collection). The global multi-metric index potentially ranged from 0 (no disturbance) to 100 (highest disturbance), and actual values ranged from 2 – 58. For more details on this disturbance index characterization see Online Resource 1.

We obtained data on mean annual rainfall for each plot from the WorldClim global climate data repository (Hijmans et al. 2005) with 1 km resolution using the “maptolls” package for R 3.1.2 (Bivand and Lewin-Koh 2015). Mean annual rainfall ranged from 510 to 940 mm among plots. Such extreme variation in a small geographic area makes the study area ideal analysing the ecological effects of rainfall.

PLANT AND ANT SURVEYS

We identified and counted all adult (height > 1.5 m and diameter at soil height >3 cm) EFN-producing woody plants in each plot between August 2014 and February 2015, as described by Silva et al. (unpublished data). A total of 2,243 individuals belonging to 12 genera and 21 species of EFN-producing plants were recorded, with a mean ($\pm$ SE) plot richness of 5.1 ($\pm$ 0.5). Most of the EFN-producing plant species (75%) and individuals (70%) belonged to Leguminosae. The most common species were *Pityrocarpa moniliformis* (Leguminosae; 27.8% of total individuals); *Poincianella microphylla* (Leguminosae; 19.6%), and *Croton argyrophylloides* (Euphorbiaceae; 18.8%). The mean number of EFN-producing plants per plot was 5.1 ($\pm$ 0.5).

All EFN-producing plants were mapped according to a Cartesian coordinate system within each plot. We surveyed ant nests in each plot between August 2014 and February 2015 by following

returning foragers attracted to tuna baits. Thirty baits were used in each plot, placed on the soil for 2 hours in a 6 x 5 grid with 10 m spacing, located over the 50 x 20 m plots used to sample EFN-producing plants. We chose to use protein- rather than carbohydrate-based baits because these are attractive to a greater range of ant species, including both ants that are and are not heavily dependent on EFN. All ant nests were then also mapped according to the Cartesian coordinate system within each plot. All ants were sorted to species and identified to genus using Baccaro et al. (2015). Voucher specimens of all species were sent to the Systematics and Ant Biology Laboratory at Universidade Federal do Parana for species identification. A complete set of voucher specimens is held in the ant collection at the Universidade Federal de Pernambuco. All applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals were followed.

We categorised ant species into three types according to their dependence on EFN, based on published literature (Davidson 1997; Davidson et al. 2003) and our own personal observations: (i) heavy users: ants that are highly dependent on exudates and have special adaptations for a diet consisting primarily of liquid food; (ii) occasional users: ants that feed on nectar opportunistically, and do not possess adaptations for it; and (iii) non-users: ants that do not feed on nectar.

DATA ANALYSIS

In order to test our first prediction that the nests of ant species that are heavily dependent on EFN are closer to EFN-producing plants than are those of other species, we first constructed a General Lineal Mixed Model (GLMM) where the distance of each ant nest to the nearest EFN-producing plant was the response variable, and ant feeding type was the fixed factor. Plot and ant species were added to the model as random factors. Second, we used Kolmogorov-Smirnov tests to compare the frequency distributions of the nearest distances between ant nests and EFN-producing plants among the three ant feeding types. To test our second prediction that increasing anthropogenic disturbance and reduction of rainfall will have greater negative effects on nest density of species that are heavily dependent on nectar than in the other groups, we conducted General Lineal Models (GLMs) where the density of nests of all ant species, heavy users, occasional users and non-users were the response variables, and anthropogenic disturbance and rainfall were the fixed factors.

Finally, to test our third prediction that nests of ant species that are heavily dependent on nectar will be located closer to EFN-producing plants with increasing disturbance and decreasing rainfall, we ran a GLMM where the distance of each nest of heavy users to the nearest EFN-producing plant species was the response variable, and anthropogenic disturbance and rainfall were the fixed factors. All analyses were conducted using R software (R Development Core Team 2013).

RESULTS

We recorded 257 ant nests belonging to 33 species (Table 1). The number of nests per plot varied from 5 to 24, corresponding to a density range of 50-240 nests/ha. The most common ant species were *Ectatomma muticum* (Ectatomminae; 22.5% of all nests; occurring in 12 plots), *Dorymyrmex goldii* (Dolichoderinae; 10.8%; 9) and *D. thoracicus* (7.8%; 5). Heavy users, occasional users, and non-users accounted for 37.3%, 41.2% and 21.5% respectively of all ant nests. Heavy users comprised seven species of *Dorymyrmex*, which collectively represented 93% of all heavy-user nests, along with *Camponotus crassus*.

Mean nest distance from the nearest EFN-producing plant varied significantly among ant feeding types ($F = 23.4$; $df = 254$; $p < 0.001$), with heavy-users nesting closer to EFN-producing plants than did occasional users, which in turn nested closer to EFN-producing plants than did non-users (Figure 2). Most nests of heavy users were located within 1m of the nearest EFN-bearing plant and none were located > 4 m distant, whereas most nests of other feeding types were located > 1.5 and some > 6 m distant (Figure 3).

There was no relationship between chronic anthropogenic disturbance and the density of total ant nests or of those of any feeding type (Online Resource 2). The density of nests of heavy users declined with decreasing rainfall (Figure 4), but there was no relationship for either occasional users or non-users (Online Resource 2). We found no significant effect of either disturbance or rainfall on the proximity of heavy user nests to EFN-producing plants (Online Resource 2).

DISCUSSION

The availability of EFN is an important factor influencing arboreal ant communities, but its effects on ground-nesting ants remains largely unknown. Our study tests the hypothesis that the availability of EFN-producing plants plays an important role in structuring the distribution of nests of epigaeic ant species that are heavily dependent on nectar. We also examine if the relationship between EFN-producing plants and ant nests varies along gradients of CAD and rainfall, both of which are known to influence EFN production.

In our study, ants that were heavily dependent on EFN (heavy users) were represented by species of *Dorymyrmex* and *Camponotus*. They belong to subfamilies (Dolichoderinae and Formicinae respectively) that are considered to be specialised exudate feeders (Eisner, 1957), possessing anatomical traits that allow them to retain and process large volumes of plant exudates (Eisner 1957; Davidson and Patrell-Kim 1996; Davidson et al. 2003). Species of *Camponotus* have a sclerotized proventriculus that is designed to store large volumes of fluids for long periods of time (Eisner, 1957). As in other Dolichoderinae genera such as *Iridomyrmex*, *Froggattella* and *Turneria*, species of *Dorymyrmex* possess a complex proventriculus that is capable of carrying more liquid than is required by an individual forager (Eisner 1957; Cook and Davidson 2006).

As we predicted, heavy-user ants established their nests closer to EFN-bearing plants than did other ants. Mean nest distance to the nearest EFN-producing plant was 1.2 m for heavy users, compared with >3 m for other ant species. Most nests of heavy users were located within 1 m of an EFN-producing plant, whereas most nest of other species occurred more than 1.5 m away. We also found a more-nuanced effect of ant feeding type: although nests of occasional users were more distant than of heavy users, they were closer than those of non-users. Our study therefore provides empirical evidence that EFN drives the nest distributions of ant species according to the extent to which they use nectar resources. Nesting in close proximity to a key food resource reduces travel times, which both increases foraging efficiency and reduces exposure to natural enemies (McIver 1991; Davidson 1997; Pfeiffer and Linsenmair 1998).

A relationship between nest distribution and nectar resources has been previously reported for individual ground-nesting ant species. For example, Bennett and Breed (1985) found an association between *Pentaclethra macroloba* (Leguminosae) trees and nests of the giant tropical ant *Paraponera*

clavata in Costa Rica, likely related to the provision of EFN. Similarly, there is an association between *Acacia constricta* mediated by EFN and *Dorymyrmex* and *Forelius* species in the Sonoran Desert (Wagner and Fleur Nicklen 2010). However, ours is the first study to demonstrate a community-wide impact of EFN on the spatial structure of epigaeic ants.

Our study also examined the effects of two global drivers of biodiversity decline, anthropogenic disturbance and climate change, on the relationships between EFN-producing plants and the nests of ground-foraging ants. We predicted that increasing anthropogenic disturbance and decreasing rainfall would have a greater impact on nest densities of ants that are heavily dependent on nectar than on other species, because disturbance and decreasing rainfall can negatively impact both populations of EFN-producing plants and nectar production. Overall nest density did not vary with disturbance, but our prediction held for rainfall, where declining rainfall was associated with a decrease in the nest density of heavy-users, but not of other ants. This result further emphasises the close relationship between EFN-bearing plants and nectar-dependent ant species. Nectar volume and production rates decline under conditions of low water availability (Jakobsen and Kristjánsson 1994; Murcia 1995; Keasar et al. 2008), due to stomatal closure induced by water stress (Rico-Gray et al. 1998; Heil 2011; Lange et al. 2013). Our results indicate that this has important cascading effects on populations of ground-nesting, nectar-dependent ants.

Our final prediction was that the nests of ant species that are heavily dependent on nectar will be located even closer to EFN-producing plants with increasing disturbance and decreasing rainfall, because nectar becomes an increasingly limited resource, as we observed in previous work (Silva et al. unpublished data). However, our results indicated that the proximity of heavy user nests to EFN-producing plants was constant along the disturbance and rainfall gradients. One explanation may rely in the fact that most heavy-nectar users belong to the functional Dominant Dolichoderinae group (Andersen 1995). Dominant species have strategies to exploit and defend food resources and can exercise competitive control in the vicinity (Hölldobler and Wilson 1990). Thus, since behaviourally dominant heavy-user species can control large territories, there is no need to place their nests even close to plants rich in liquid compounds, even in scenarios more intensively disturbed and arid, where a reduction of food resource is expected (Heil et al. 2001; Wäckers et al. 2001; Piovia-Scott 2011).

CONCLUSION

We have shown that EFN-producing plants directly influence the spatial structure of ground-nesting ant species that are heavy nectar users. We suggest that EFN-producing plants also affect the spatial structure of other ground-nesting ant species, but indirectly through their effects on heavy users. Many heavy-user ant species are behaviourally dominant, relying on large volumes of liquid carbohydrate for powering their rapid locomotory activity and high levels of aggression (Davidson et al. 2003; Blüthgen and Fiedler 2004). In our study, this applies to species of *Dorymyrmex* (Dominant Dolichoderinae *sensu* Andersen 1995), which represented >90% of all heavy-user nests. It seems highly likely that territorial defence by species of *Dorymyrmex*, fuelled by ready access to EFN, prevented other ant species from nesting close to EFN-producing plants, and therefore contributed to their distant nesting in relation to EFN-producing plants. This would suggest that EFN-producing plants have a major impact on the spatial structure of ground-nesting ant communities more generally, whether or not the species feed on EFN. This impact is maintained along gradients of both CAD and rainfall.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by grants from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível superior (CAPES, processes 1558821 and 88881.030482/2013-01), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processes 403770/2012-2, 490450/2013-0 and 470480/2013-0), and Fundação de Amparo a Pesquisa à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, processes 0738-2.05/12 and 0138-2.05/14). We are grateful to Leila Brito Gonçalves and the many students who assisted with fieldwork. We also wish to thank the Catimbau National Park landowners for giving us permission to work on their properties. CHFS acknowledges Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO, Darwin) for support and cooperation and IRL thanks CNPQ for productivity grants.

REFERENCES

- Andersen AN (1995) A Classification of Australian Ant Communities, Based on Functional Groups Which Parallel Plant Life-Forms in Relation to Stress and Disturbance. *J Biogeogr* 22:15. doi: 10.2307/2846070
- Baccaro FB, Feitosa RM, Fernández F, Fernandes IO, Izzo TJ, Souza, JLP, Solar R. (2015). Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Manaus: Editora INPA. doi: 10.5281/zenodo.32912
- Bennett B, Breed MD (1985) The Nesting Biology, Mating Behavior, and Foraging Ecology of *Perdita opuntiae* (Hymenoptera: Andrenidae). *J Kansas Entomol Soc* 58:185–194.
- Bequaert JC (1922) Ants in their diverse relations to the plant world.
- Bivand R, Lewin-Koh N (2015) Maptools: tools for reading and handling spatial 480 objects.
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Competition for Composition: Lessons from Nectar Feeding Ant Communities. *Ecology* 85:1479–1485. doi: 10.1890/03-0430
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Popul Ecol* 53:327–332. doi: 10.1007/s10144-010-0240-7
- Cane JH, Minckley RL, Kervin LJ, Roulston TH, Williams NM (2006) Complex Responses Within A Desert Bee Guild (Hymenoptera: Apiformes) To Urban Habitat Fragmentation. *Ecol Appl* 16:632–644. doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[0632:CRWADB]2.0.CO;2
- Cook SC, Davidson DW (2006) Nutritional and functional biology of exudate-feeding ants. *Entomol Exp Appl* 118:1–10. doi: 10.1111/j.1570-7458.2006.00374.x
- Covich AP (1976) Analyzing Shapes of Foraging Areas: Some Ecological and Economic Theories. *Annu Rev Ecol Syst* 7:235–257. doi: 10.1146/annurev.es.07.110176.001315
- Davidson DW, Patrell-Kim L (1996) Tropical arboreal ants: Why so abundant? In: Neotropical biodiversity and conservation. pp 127–140

- Davidson DW (1997) The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol J Linn Soc* 61:153–181. doi: 10.1111/j.1095-8312.1997.tb01785.x
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR (2003) Explaining the Abundance of Ants in Lowland Tropical Rainforest Canopies. *Science* (80-) 300:969–972. doi: 10.1126/science.1082074
- Djouidi H, Vergles E, Blackie R, Koame CK, Gautier D (2015) Dry forests, livelihoods and poverty alleviation: understanding current trends. *Int For Rev* 17:54–69. doi: 10.1505/1465548158158348
- Eisner T (1957) A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bull Museum Comp Zool* 116:429–490.
- Grundel R (1992) How the mountain chickadee procures more food in less time for its nestlings. *Behav Ecol Sociobiol*. doi: 10.1007/BF00171684
- Grundel R, Jean RP, Frohnapple KJ, Glowacki GA, Scott PE, Pavlovic, Noel NB (2010) Floral and nesting resources, habitat structure, and fire influence bee distribution across an open-forest gradient. *Ecol Appl* 20:1678–1692. doi: 10.1890/08-1792.1
- Heil M, Koch T, Hilpert A, Fiala B, Boland W, Linsenmair KE. (2001) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proc Natl Acad Sci* 98:1083–1088. doi: 10.1073/pnas.98.3.1083
- Heil M (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci* 16:191–200. doi: 10.1016/j.tplants.2011.01.003
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press
- Holway DA, Case TJ (2000) Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Anim Behav* 59:433–441. doi: 10.1006/anbe.1999.1329

- Jakobsen H (1994) Influence of Temperature and Floret Age on Nectar Secretion in *Trifolium repens* L. *Ann Bot* 74:327–334. doi: 10.1006/anbo.1994.1125
- Janzen DH (1966) Coevolution of Mutualism between Ants and Acacias in Central America. *Evolution* (N Y) 20:249–275. doi: 10.1111/j.1558-5646.1966.tb03364.x
- Kacelnik A, Houston AI, Schmid-Hempel P (1986) Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behav Ecol Sociobiol* 19:19–24. doi: 10.1007/BF00303838
- Kay A (2002) Applying optimal foraging theory to assess nutrient availability ratios for ants. *Ecology* 83:1935–1944. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[1935:AOFTTA]2.0.CO;2
- Keasar T, Sadeh A, Shmida A (2008) Variability in nectar production and standing crop, and their relation to pollinator visits in a Mediterranean shrub. *Arthropod Plant Interact* 2:117–123. doi: 10.1007/s11829-008-9040-9
- Koptur S (1992) Extrafloral nectary-mediate interactions between insects and plants. In: *Insect-plant interactions*. CRS Press, Boca Raton, pp 81–129
- Lange D, Dáttilo W, Del-Claro K (2013) Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecol Entomol* 38:463–469. doi: 10.1111/een.12036
- Leal IR, Da silva JMC, Tabarelli M, Lacher TE (2005) Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conserv Biol* 19:701–706. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00703.x
- Leal LC, Andersen AN, Leal IR (2015) Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica* 47:468–474. doi: 10.1111/btp.12230
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am Nat* 100:603–609. doi: 10.1086/282454

- Magrin GO, Marengo JA, Boulanger JP, Buckeridge M S, Castellanos E, Poveda G, Scarano FR, Vicuña S (2014). Central and South America. In: Barros VR, Field CB, Dokken DJ, Mastrandrea MD, Maach KL, Bilir TE (eds). Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part b: regional aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, pp. 1499–1566.
- McIver JD (1991) Dispersed central place foraging in Australian meat ants. *Insectes Soc* 38:129–137. doi: 10.1007/BF01240963
- Melo Y, MachadoSR, Alves, M. (2010). Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. *Bot J Linn Soc* 163:87–98. doi:10.1111/j.1095-8339.2010.01047.x
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10:58–62. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88977-6
- Murray JM (1938) An investigation of the interrelationships of the vegetation, soils and termites. *S Afr J Sci* 35:288–297.
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: Horn DJ, Mitchell RD, Stairs GR (eds) *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, pp 155–177
- Oster GF, Wilson EO (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press
- Pacini E, Nepi M, Vesprini JL (2003) Nectar biodiversity: a short review. *Plant Syst Evol* 238:7–21. doi: 10.1007/s00606-002-0277-y
- Pennington RT, Lavin, M, Oliveira-Filho A. (2009) Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* doi: 10.1146/110308.120327
- Pfeiffer M, Linsenmair KE (1998) Polydomy and the organization of foraging in a colony of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hym./Form.). *Oecologia* 117:579–590. doi: 10.1007/s004420050695

- Piovia-Scott J (2011) The effect of disturbance on an ant–plant mutualism. *Oecologia* 166:411–420. doi: 10.1007/s00442-010-1851-6
- Potts SG, Vulliamy B, Dafni A, Ne'eman G, O'Toole C, Roberts S, Willmer P (2003) Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* 101:103–112. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12186.x
- Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *Q Rev Biol* 52:137–154. doi: 10.1086/409852
- R Core Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.0.1. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ribeiro EMS, Arroyo-Rodríguez V, Santos BA, Tabarelli M, Leal IR. (2015) Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *J Appl Ecol* 52:611–620. doi: 10.1111/1365-2664.12420
- Rico-Gray V, Garcia-Franco JG, Palacios-Rios M, Iz-Castelazo C, Parra-Tabla V, Navarro JA. (1998) Geographical and Seasonal Variation in the Richness of Ant-Plant Interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200. doi: 10.1111/j.1744-7429.1998.tb00054.x
- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant–plant interactions.
- Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT, Leal IR, Tabarelli M (2017). Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105:828–838. doi: 10.1111/1365-2745.12712
- Schoener TW (1971) Theory of Feeding Strategies. *Annu Rev Ecol Syst* 2:369–404. doi: 10.1146/annurev.es.02.110171.002101
- Schoener TW (1979) Generality of the Size-Distance Relation in Models of Optimal Feeding. *Am Nat* 114:902–914. doi: 10.1086/283537
- Silva JD, Tabarelli M, Fonseca MD, Lins L V. (2004) Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações

prioritárias para a conservação. Brasília

Siqueira FFS, Ribeiro-Neto JD, Tabarelli M, Andersen AN, Wirth R, Leal, IR. (2017) Leaf-cutting ant populations profit from human disturbances in tropical dry forest in Brazil. *J Trop Ecol* 33:337–344. doi: 10.1017/S0266467417000311

Sociedade Nordestina de Ecologia (2002) Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Recife

Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press

Traniello JFA (1989) Foraging Strategies of Ants. *Annu Rev Entomol* 34:191–210. doi: 10.1146/annurev.en.34.010189.001203

Van Wilgenburg E, Elgar MA (2007) Colony characteristics influence the risk of nest predation of a polydomous ant by a monotreme. *Biol J Linn Soc* 92:1–8. doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00868.x

Wäckers F, Zuber D, Wunderlin R, Keller F (2001) The Effect of Herbivory on Temporal and Spatial Dynamics of Foliar Nectar Production in Cotton and Castor. *Ann Bot* 87:365–370. doi: 10.1006/anbo.2000.1342

Wagner D, Fleur Nicklen E (2010) Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? *J Ecol* 98:614–624. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01640.x

Weber MG, Keeler KH (2013) The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Ann Bot* 111:1251–1261. doi: 10.1093/aob/mcs225

Williams NM, Kremen C (2007) Floral resource distribution among habitats determines productivity of a solitary bee, *Osmia lignaria*, in a mosaic agricultural landscape. *Ecol Appl* 17:910–921.

Zhang S, Zhang Y, Ma K (2015) The equal effectiveness of different defensive strategies. *Sci Rep* 5:13049. doi: 10.1038/srep13049

Table 1. List of ground-nesting ant species per subfamily showing feeding type in relation to extrafloral nectar, total number of nests, and number of plots in which it occurred in Catimbau National Park, Pernambuco State, Brazil

Subfamily	Ant species	Type of relationship	Nº Nests	Nº plots
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894	Non-users	2	1
	<i>Kalathomyrmex</i> sp.A	Non-users	1	1
	<i>Pheidole radoszkowskii</i> Mayr, 1884	Occasional users	18	10
	<i>Pheidole</i> sp. B	Non-users	9	4
	<i>Pheidole</i> sp. D	Non-users	11	5
	<i>Pheidole</i> sp. E	Non-users	7	3
	<i>Pheidole</i> sp. H	Non-users	1	1
	<i>Pheidole</i> sp. K	Non-users	4	3
	<i>Pheidole</i> sp. P	Non-users	3	3
	<i>Pheidole triconstricta</i> Forel, 1886	Occasional users	2	1
	<i>Solenopsis</i> sp. B	Non-users	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp. C	Non-users	3	3
	<i>Solenopsis</i> sp. J	Non-users	2	1
	<i>Solenopsis</i> sp. L	Non-users	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp. M	Non-users	2	1

	<i>Solenopsis</i> sp. N	Non-users	1	1
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp. O	Non-users	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp. P	Non-users	1	1
	<i>Solenopsis</i> sp. Q	Non-users	1	1
	<i>Solenopsis tridens</i> Forel, 1911	Occasional users	16	3
	<i>Solenopsis virulens</i> Smith, 1858	Occasional users	9	6
	<i>Tetramorium</i> sp. A	Non-users	1	1
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex goldii</i> Forel, 1904	Heavy users	28	9
	<i>Dorymyrmex thoracicus</i> Gallardo, 1916	Heavy users	20	5
	<i>Dorymyrmex</i> sp. A	Heavy users	15	5
	<i>Dorymyrmex</i> sp. C	Heavy users	9	1
	<i>Dorymyrmex</i> sp. D	Heavy users	7	1
	<i>Dorymyrmex</i> sp. E	Heavy users	4	1
	<i>Dorymyrmex</i> sp. H	Heavy users	6	1
	<i>Tapinoma</i> sp. A	Non-users	3	2
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i> sp. A	Occasional users	4	4
	<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	Heavy users	7	3
Ectatomminae	<i>Ectatomma muticum</i> Mayr, 1870	Occasional users	58	12

Figure legends

Fig. 1 Location of study plots in Catimbau National Park, northeastern Brazil. (a) Limits of Catimbau National Park with the 20 study plots represented by circles (increasing circle size represents higher levels of disturbance). (b) Location of Catimbau National Park (red star) in Brazil.

Fig. 2 Nearest distance (mean $\pm$ SE) between ant nests and EFN-bearing plants for the three ant feeding types (heavy-users, occasional users, and non-users) in Catimbau National Park, northeastern Brazil. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) according to post-hoc contrasts.

Fig. 3 Distribution of the nearest distances between ant nests and EFN-producing plants for the three ant feeding types (heavy-users, occasional users, and non-users) in Catimbau National Park, northeastern Brazil.

Fig. 4 Relationship between mean annual rainfall and the density of nests of heavy user nests in Catimbau National Park, northeast Brazil.

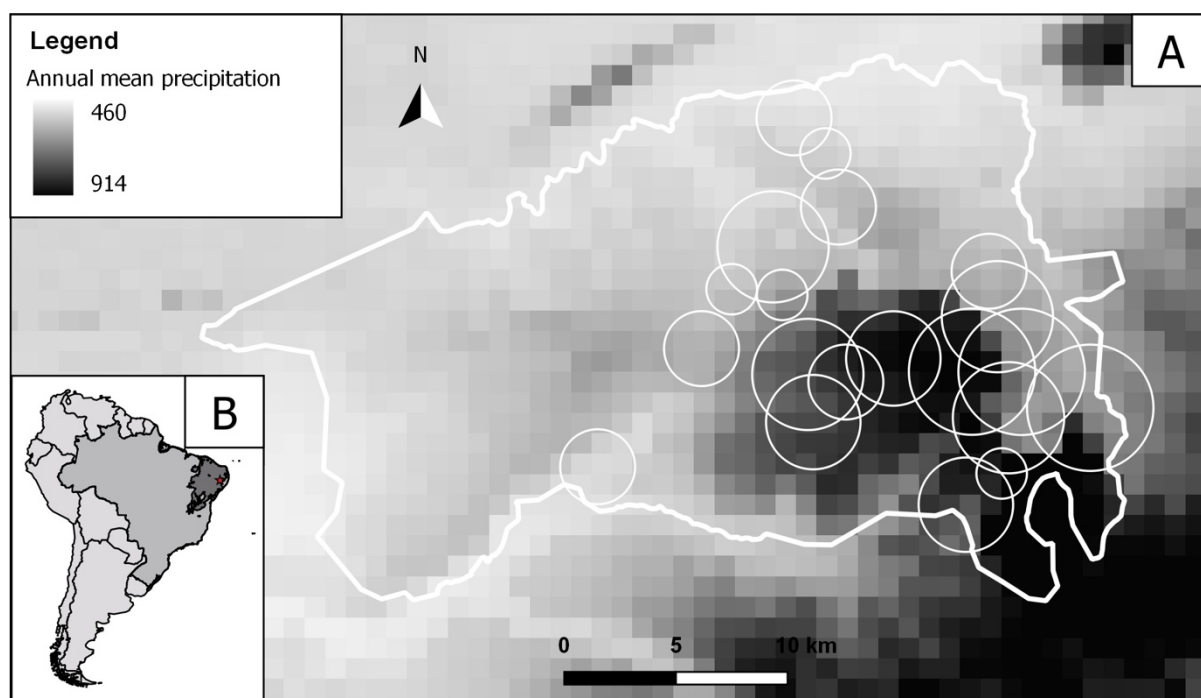


Figure 1.

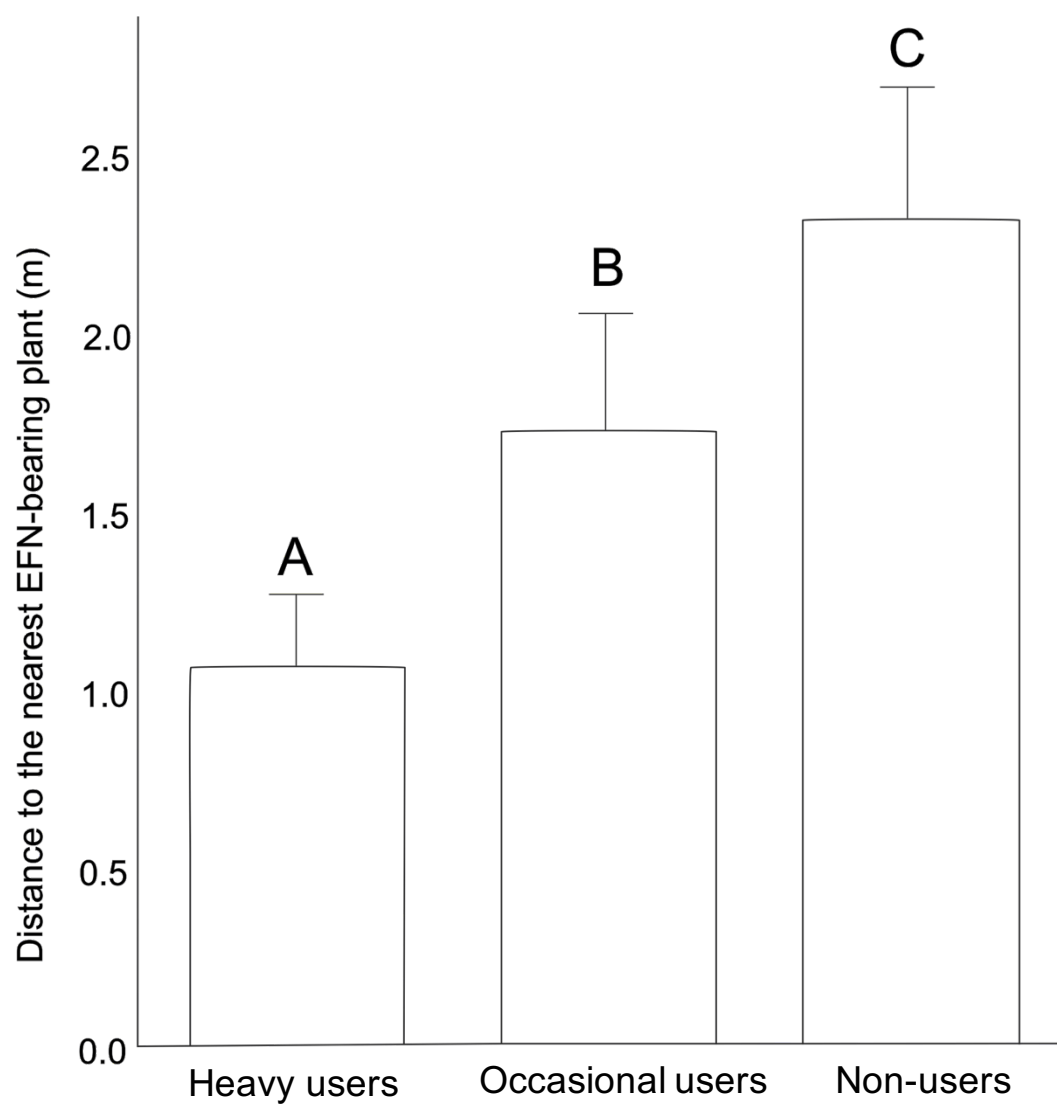


Figure 2.

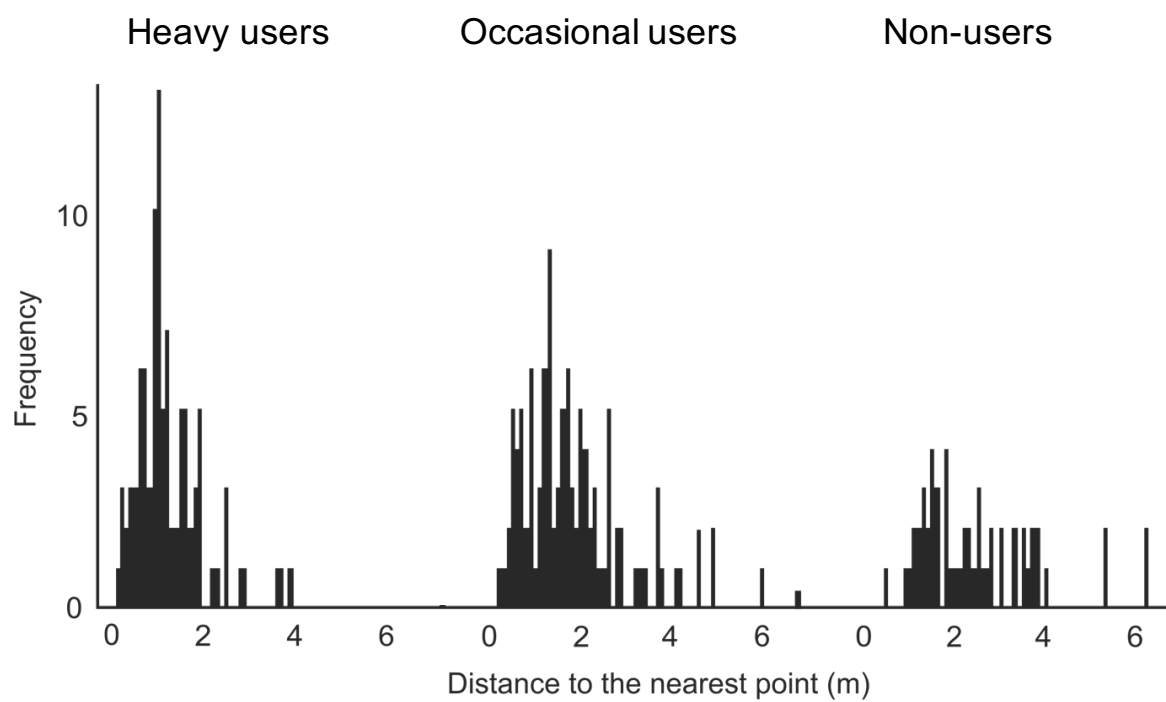


Figure 3.

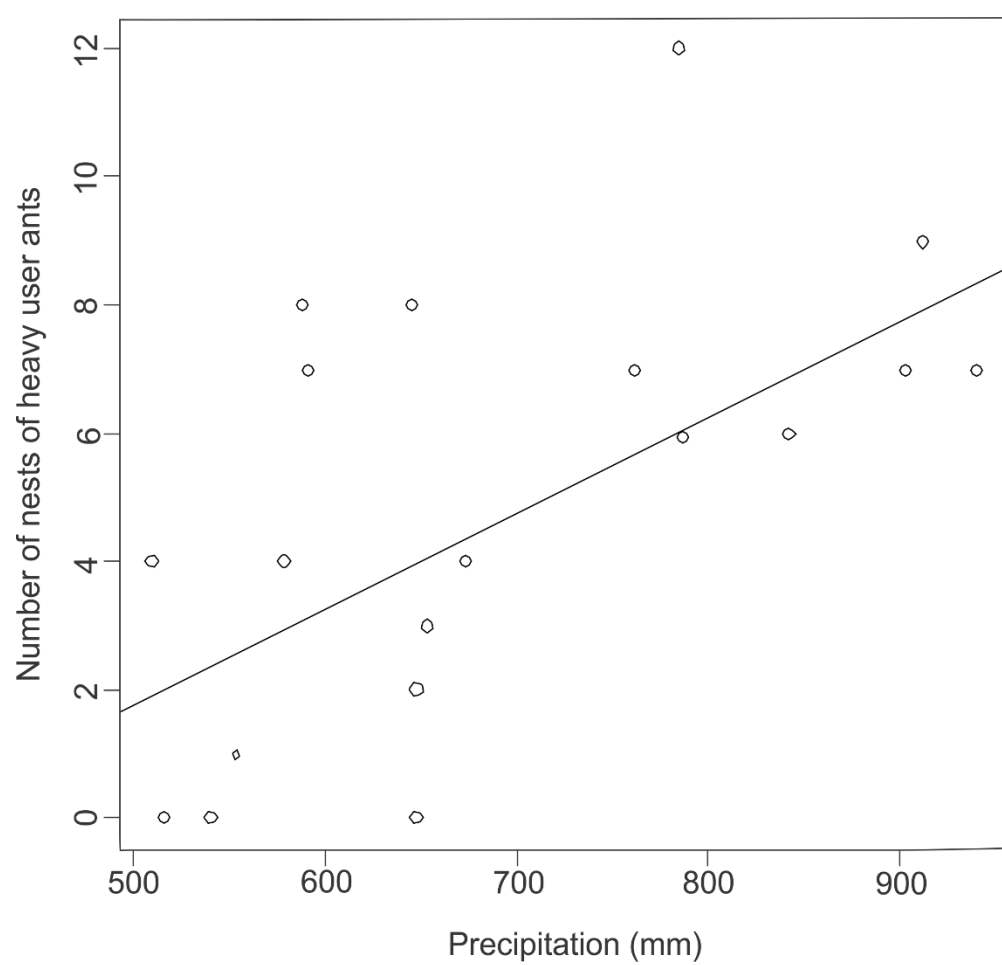


Figure 4.

ELETRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL

Online Resource 1. Characterization of the multi-metric disturbance index.

In order to characterise the intensity of chronic anthropogenic disturbance in our plots, disturbance metrics from three different sources of information were measured: (i) Indirect landscape measures using satellite imagery in ArcGIS 10.1 software: proximity to the nearest house, and proximity to the nearest road. The former is a proxy for local people pressure, and the latter reflects human accessibility; (ii) An indirect measure obtained by interviewing local human communities: the number of people with influence to the plot. In particular, semi-structured interviews (Martin, 1995) were conducted in the 69 nearest houses to the plots to obtain this information during 18-29 April 2016, and (iii) Direct field measures: these variables are the most directly related to the disturbance level experienced by a particular location, and refer to livestock pressure or wood extraction. Three variables related to livestock pressure were measured. (A) Goat trail length: goats use well-defined trails to move within the Caatinga, and the total length of these trails within each plot was measured using an odometer. (B) Goat dung: the numbers of goat dung pellets within four 5 x 5 m quadrants (total of 100 m²) within each plot. And (C) Cattle dung: the number of cattle dung pats within each entire plot. Two variables related to wood extraction were measured. (A) Live wood extraction: within each plot, the diameter of all cut stems was measured to obtain a measure of total basal area. (B) Firewood collection: an inverse relationship between the amount of wood litter as a proportion of total above-ground biomass and level of fire-wood collection was assumed. Within four 4 m² subplots within each plot, two diameters and length of each dead log or stem laying on the ground (minimum size of 0.5 cm diameter or 10 cm long) was measured, and dead biomass of wood litter was first computed following the equation of the volume of a conical frustum. Then, a mean value of wood density of the tree species present in the area to transform the volume values to biomass was used. Most species were collected in the field, and their wood density was measured following the protocols of Perez-Harguindeguy et al. (2013). For the other species, wood density was obtained from <http://datadryad.org/handle/10255/dryad.235>. Total above-ground biomass per plot was estimated through field measures and further application of an allometric equation for Caatinga vegetation ($\text{Biomass}_{\text{kg}} = 0.173 \text{ DAS}_{\text{cm}}^{2.295}$), which is based on the diameter at soil height (DAS) (Amorim et al.

2005; Rito et al. 2017). Finally, since low values of firewood availability indicated high levels of disturbance, the inverse was computed such that the higher the value, the higher the disturbance intensity. Then, a global multi-metric index was computed by using the following formula:

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - y_{\min}) / (y_{\max} - y_{\min})}{n} \times 100$$

where I is the disturbance intensity index, y_i the observed value for one disturbance metric in plot i , $y_{\min}$ the minimum observed value for the disturbance metric considering all plots, $y_{\max}$ the maximum observed value for the disturbance metric considering all plots, and n the number of individual disturbance metrics considered in the index. Thus, this formula first standardises the values of each disturbance metric between 0 and 1, which makes disturbance metrics of different units comparable and simple to combine in the same index. The index ranges from no disturbance to the highest disturbance intensity (0 to 100). For example, a value of $I = 100$ indicates that the values of all disturbance metrics composing the index are maximal.

For the index computation, five disturbance metrics which included some of the single disturbance metrics abovementioned or the integration of them in a new metric were used. Specifically, the two direct field measures related to wood extraction (i.e. live wood extraction and firewood collection) and two measures related to livestock pressure (cattle dung and goat herbivory) were used. Goat herbivory was the combination of goat trail length and goat dung by means of PCA analysis - the coordinates of axis 1 because both variables were highly correlated to this axis ($r > 0.90$) which explained 88% of variance. The last variable included in the global multi-metric index was 'people pressure', which was the integration of the three indirect measured variables: distance to house, distance to road and number of people with influence to the plot. Such an integration was conducted by applying the same formula used to compute the global multi-metric index, but with these three indirect variables.

Online Resource 2. Effects of disturbance and reduction of rainfall on the density of ground-nesting ants and on the proximity of heavy users' nests to EFN-bearing plants in Catimbau National Park, Northeastern Brazil

Explanatory Variables	Response Variables	Df	F	p
Rainfall	Density of heavy-user nests	1	10.0	0.005
	Density of occasional user nests	1	0.14	0.7
	Density of non-user nests	1	2.59	0.12
Anthropogenic disturbance	Density of heavy-user nests	1	1.08	0.3
	Density of occasional user nests	1	0.02	0.95
	Density of non-user nests	1	0.05	0.81
Rainfall	Proximity of heavy users to plants	1	3.0	0.10
Anthropogenic disturbance	Proximity of heavy users to plants	1	2.68	0.12

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As perturbações antrópicas e mudanças climáticas são reconhecidamente dois importantes fatores responsáveis pela redução da biodiversidade e dos serviços ecossistemas associados. Entretanto, a maior parte dos esforços trata da influencia das perturbações agudas, ignorando as ameaças (individuais e combinadas) impostas pelos distúrbios crônicos e mudanças climáticas. Assim, nesse trabalho, nós buscamos contribuir para o conhecimento empírico dos efeitos individuais e conjuntos das perturbações antrópicas crônicas e mudanças climáticas (aqui mensurados através da redução da precipitação) sobre a assembleia de plantas portadoras de nectários extraflorais (NEFs), bem como a influência desse grupo vegetal sobre os padrões de densidade e organização espacial de formigas que nidificam no solo da Caatinga. Nosso estudo se destaca por abordar os efeitos sinérgicos dessas variáveis sobre as diversidades taxonômica, funcional e filogenética, que em conjunto nos ajudou a elucidar de maneira mais completa as consequências desses fatores sobre a estrutura da comunidade vegetal. Adicionalmente, esse estudo traz importantes contribuições para o entendimento das interações ecológicas mediadas por NEFs e dos diversos fatores que moldam as comunidades envolvidas nessas relações.

Os capítulos 1 e 2 desta tese se referem aos estudos de caso no Parque Nacional do Catimbau, no sertão de Pernambuco. O primeiro capítulo avaliou a influência das perturbações antrópicas crônicas e mudanças climáticas sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética da assembleia de plantas com NEFs. A partir dos resultados nós demonstramos que as perturbações crônicas exercem uma influência negativa, no sentido de reduzir os três componentes da diversidade aqui investigados, ao passo que a redução da precipitação determinou a diminuição das diversidades funcional e filogenética. Além disso, nós também observamos que a precipitação tem um efeito diferente sobre as medidas de diversidade de acordo com o nível de perturbação das áreas, sendo esse efeito negativo em áreas mais perturbadas e secas, e positivo em áreas mais conservadas e secas. Esses

resultados apontam que além do empobrecimento taxonômico, apenas grupos mais proximamente relacionados e funcionalmente similares são capazes de colonizar as áreas mais perturbadas e secas, o que sugere que perturbações crônicas e mudanças climáticas atuam como importantes filtros ambientais.

No segundo capítulo, nós observamos que as plantas com nectários extraflorais influenciam diretamente a organização espacial da comunidade de formigas epigéicas, pois os grupos que dependem mais diretamente das secreções extraflorais nidificam mais proximamente às plantas que oferecem o recurso extrafloral, quando comparados com grupos de formigas que dependem pouco dessas substâncias. Entretanto, ao contrário do que esperávamos, as perturbações crônicas e redução da precipitação não exerceram influência sobre a distribuição de formigas. Os nossos resultados, enfatizam o papel evolutivo das glândulas extraflorais, no sentido de promover o mutualismo com formigas, e embora o aumento das perturbações crônicas e redução da precipitação não tenham influenciado diretamente a densidade e organização dos ninhos de formigas, nós acreditamos que a redução da diversidade taxonômica e funcional de plantas com NEFs em áreas perturbadas e secas, observados no primeiro capítulo desta tese, pode gerar efeitos em cascata sobre os mutualismos planta-formigas.

Algumas perguntas surgiram ao longo das investigações do nosso estudo e podem constituir o princípio de investigações complementares para aumentar nosso conhecimento sobre as interações planta-formiga: (i) como os padrões observados de diversidade taxonômica, funcional e filogenética da assembleia de plantas com NEFs afetam a riqueza da comunidade de formigas que usa este recurso? (ii) como o aumento das perturbações crônicas e a redução da precipitação afetam os padrões de produção e secreção do néctar extrafloral e qual o seu papel sobre as interações com formigas e os serviços de proteção anti-herbivoria

providos por esses insetos? (iii) qual o papel dos compostos bioquímicos e dos mecanismos fisiológicos sobre a regulação da secreção do néctar extrafloral e das relações com formigas?

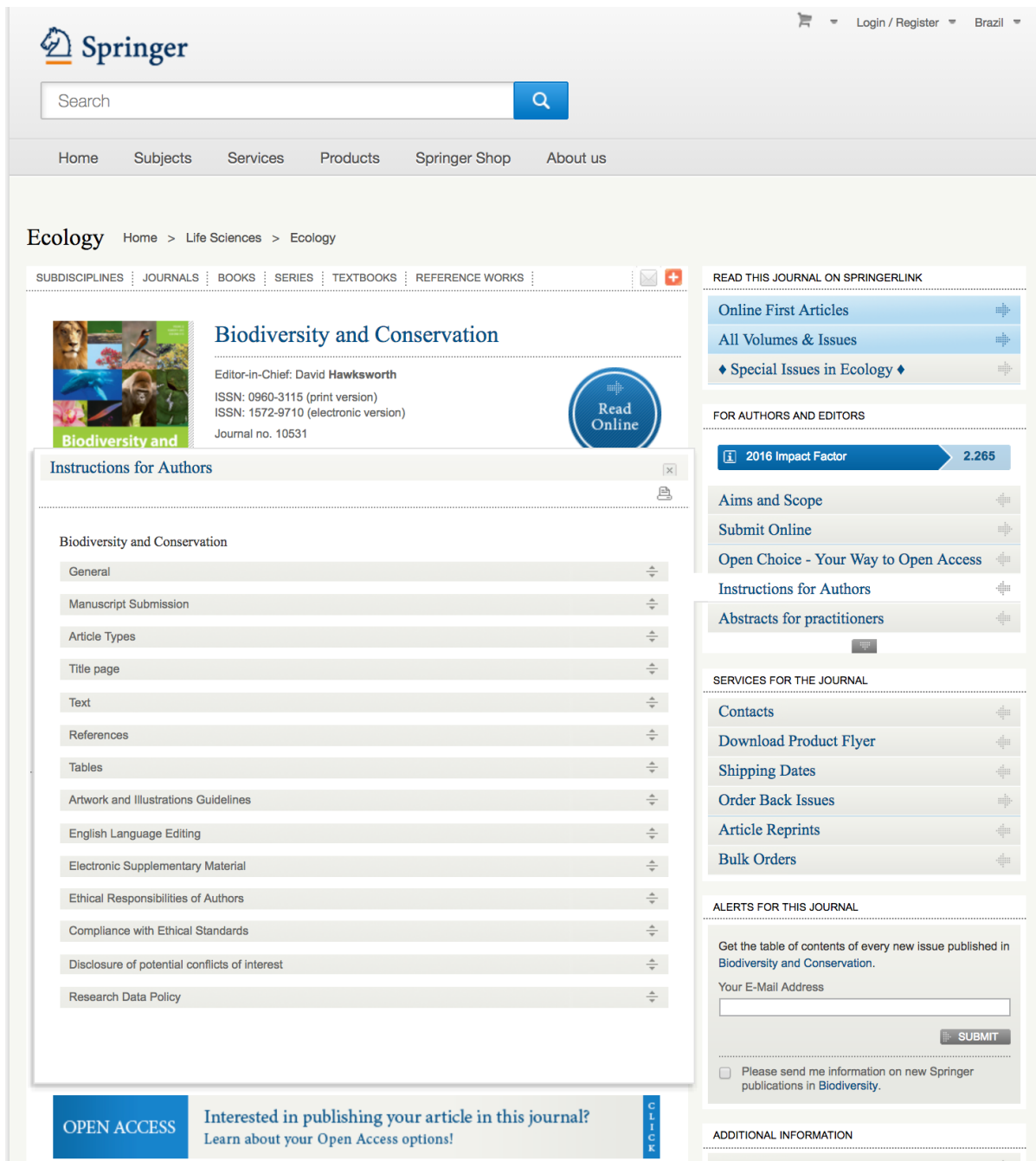
Uma vez que a perturbação crônica em florestas secas, como a Caatinga, está ligada a comunidades que dependem direta e indiretamente dos recursos florestais, e que os modelos climáticos projetam o aumento das temperaturas e redução da precipitação nessas áreas, esses efeitos individuais e sinérgicos não podem ser negligenciados, podendo implicar em impactos diversos sobre a biota da Caatinga, que vão desde o empobrecimento da flora, a quebra das interações ecológicas, a distribuição de espécies, até a desertificação. Nós esperamos que com esse estudo, juntamente com outros esforços que estão sendo dispensados na região, possamos entender esse complexo quebra-cabeças que é a Caatinga. Além disso, sendo essas ameaças supracitadas constantes e crescentes, salientamos a necessidade de iniciativas que tratem da conservação da biodiversidade como prioridade, aliada ao desenvolvimento rural sustentável, como uma forma de unir o uso desses recursos e a manutenção dos serviços ecossistêmicos providos pela biodiversidade.

ANEXOS

Normas para publicação no periódico Biodiversity and Conservation

Disponível em: <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10531>

Acesso em 20/12/2017



The screenshot shows the Springer website interface for the journal *Biodiversity and Conservation*. The top navigation bar includes the Springer logo, a search bar, and links for Home, Subjects, Services, Products, Springer Shop, and About us. The main content area is titled "Ecology" and includes a breadcrumb trail: Home > Life Sciences > Ecology. Below this, there are tabs for SUBDISCIPLINES, JOURNALS, BOOKS, SERIES, TEXTBOOKS, and REFERENCE WORKS. The journal's cover image is displayed, along with its title, Editor-in-Chief (David Hawksworth), ISSN numbers, and a "Read Online" button. A sidebar on the right lists various links for authors and editors, including "2016 Impact Factor" (2.265), "Aims and Scope", "Submit Online", "Open Choice - Your Way to Open Access", "Instructions for Authors", and "Abstracts for practitioners". At the bottom, there is a section for "OPEN ACCESS" with a link to "Interested in publishing your article in this journal?" and a "CLICK" button.

Springer

Search

Home Subjects Services Products Springer Shop About us

Ecology Home > Life Sciences > Ecology

SUBDISCIPLINES JOURNALS BOOKS SERIES TEXTBOOKS REFERENCE WORKS

Biodiversity and Conservation

Editor-in-Chief: David Hawksworth
ISSN: 0960-3115 (print version)
ISSN: 1572-9710 (electronic version)
Journal no. 10531

Read Online

Instructions for Authors

Biodiversity and Conservation

General
Manuscript Submission
Article Types
Title page
Text
References
Tables
Artwork and Illustrations Guidelines
English Language Editing
Electronic Supplementary Material
Ethical Responsibilities of Authors
Compliance with Ethical Standards
Disclosure of potential conflicts of interest
Research Data Policy

READ THIS JOURNAL ON SPRINGERLINK

Online First Articles
All Volumes & Issues
Special Issues in Ecology

FOR AUTHORS AND EDITORS

2016 Impact Factor 2.265

Aims and Scope
Submit Online
Open Choice - Your Way to Open Access
Instructions for Authors
Abstracts for practitioners

SERVICES FOR THE JOURNAL

Contacts
Download Product Flyer
Shipping Dates
Order Back Issues
Article Reprints
Bulk Orders

ALERTS FOR THIS JOURNAL

Get the table of contents of every new issue published in *Biodiversity and Conservation*.
Your E-Mail Address
SUBMIT

☐ Please send me information on new Springer publications in *Biodiversity*.

ADDITIONAL INFORMATION

SCB meeting 20% discount till end of 2017

OPEN ACCESS Interested in publishing your article in this journal? Learn about your Open Access options! **CLICK**

Normas para publicação no periódico Oecologia

Disponível em: <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10531>

Acesso em 25/01/2018

Search

Q

[Home](#)
[Subjects](#)
[Services](#)
[Products](#)
[Springer Shop](#)
[About us](#)

Ecology

Home > Life Sciences > Ecology

SUBDISCIPLINES

JOURNALS

BOOKS

SERIES

TEXTBOOKS

REFERENCE WORKS



Biodiversity and Conservation

Editor-in-Chief: David Hawksworth

ISSN: 0960-3115 (print version)

ISSN: 1572-9710 (electronic version)

Journal no. 10531

Read Online

\$199.00

Personal Rate e-only for the Americas

Get Subscription

Online subscription, valid from January through December of current calendar year

Instructions for Authors

Biodiversity and Conservation

General

Language

Spacing

Nomenclature

Manuscript Submission

Article Types

Title page

Text

References

Tables

Artwork and Illustrations Guidelines

YOUR SHOPPING CART

1 Item

Subtotal: \$199.00

TO CART

READ THIS JOURNAL ON SPRINGERLINK

Online First Articles

All Volumes & Issues

Special Issues in Ecology

FOR AUTHORS AND EDITORS

2016 Impact Factor 2.265

Aims and Scope

Submit Online

Open Choice - Your Way to Open Access

Instructions for Authors

Abstracts for practitioners

SERVICES FOR THE JOURNAL

Contacts

Download Product Flyer

Shipping Dates

Order Back Issues

Article Reprints

Bulk Orders

ALERTS FOR THIS JOURNAL

Get the table of contents of every new issue published in Biodiversity and Conservation.

Your E-Mail Address

SUBMIT

☐ Please send me information on new Springer publications in Biodiversity.

Editor-in-Chief: David L. Hawksworth, Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia,