UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

FRANCISCA RAIMUNDA DE OLIVEIRA

DISPERSÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA CAATINGA

Recife
2019

FRANCISCA RAIMUNDA DE OLIVEIRA

DISPERSÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.
Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientadora: Inara Roberta Leal

Recife

2019

Catalogação na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Oliveira, Francisca Raimunda de
Dispersão de sementes por formigas ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga / Francisca Raimunda de Oliveira. - 2019.

68 f. : il.

Orientadora: Inara Roberta Leal.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2019.
Inclui referências e anexos.

1. Florestas tropicais. 2. Plantas da Caatinga. 3. Sementes – Dispersão. I. Leal, Inara Roberta (orientadora). II. Título.

634.909811 CDD (22.ed.) UFPE/CB-2022-067

FRANCISCA RAIMUNDA DE OLIVEIRA

DISPERSÃO DE SEMENTES POR FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA CAATINGA

APROVADA EM 27/02/2019

BANCA EXAMINADORA:

_____

Profa. Dra. Inara Roberta Leal (Orientadora)
Departamento de Botânica - UFPE

_____

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira (Titular externo)
Departamento de Biologia Animal - UNICAMP

_____

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Titular interna)
Departamento de Botânica - UFPE

RECIFE
2019

Dedico este trabalho, ao meu filho,

Luam Gabriel,

pela simples razão de existir.

AGRADECIMENTOS

É chegado o momento em que transborda gratidão para com todos aqueles que, direta ou indiretamente, doaram um pouco de tempo, dedicação, afeto, apoio, críticas e compreensão nesses dois anos que se passaram. Cada pessoa, na sua mais profunda essência, contribuiu para que este trabalho ganhasse forma. Durante esse percurso, quando os obstáculos se fizeram presentes, e aos meus olhos pareciam quase intransponíveis, sempre havia uma mão “asa” estendida, me fazendo questionar se todas essas pessoas que agora agradeço, se tratavam de meros humanos ou de verdadeiros anjos.

Inara Leal, minha orientadora, pessoa a qual me faltam adjetivos para descrever o quão incrível é, agradeço pela oportunidade de poder aprender com quem realmente gosta de ensinar, por me receber neste grupo de pesquisa, pelo incentivo, por me proporcionar ótimas condições de trabalho tanto em campo quanto em laboratório, por ser uma pessoa acessível e comprometida com tudo que se propõe a fazer e mesmo diante de todas as minhas limitações, não desistiu de mim.

Ivanira, minha irmã, pessoa maravilhosa que desde a infância enfrentou tempestades e segurou a barra comigo por diversas vezes. Agradeço por fazer parte da minha vida e por acreditar no meu melhor, mesmo quando eu teimava em desistir. Ao meu filho Luam, criança mais doce que já conheci, e quem faz essa vida ter um pouco de sentido, por suportar minhas ausências. Agradeço à minha mãe, por ter me criado livre, pela dose de loucura.

Aos colegas, amigos e amigas do Laboratório de Interação Planta Animal – LIPA: Haymee, seguidora de formigas nas moitas, Carol, pela ajuda em campo e conversas e reflexões, Wanessa, por compartilhar comigo um dia de terror sendo atacada por abelhas e outro dia perdida na mata, Jônatas, Clarissa, Lays, por ajudarem em tantas etapas e pela amizade, Pedro e Manolo, por acordar de madrugada para me dar aquela carona até longínquas parcelas. Todos esses que me ajudaram em campo durante dias quentes e dias frios, no sol ou na chuva, compartilhando o assento da manhosa, o gole d’água fresca e o cuscuz à sombra dos marmeleiros na Caatinga, ¡sou eternamente grata!

Daniel, Isabelle e Lucas por me ajudarem a identificar formigas, Fernanda e Felipe por me ajudarem do início até o fim com sugestões e incentivo e Kata, que além de ajudar na identificação de tantas espécies de formigas.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada – LEVA: Ricardo por ajudar no campo e na cozinha cortando perfeitamente as verduras como um *chef* nato, David o amigo mais antigo dessa pós, me ajudou não apenas em campo mas a ouvir minhas lamentações, ainda te devo uma cerveja, me cobre e Artur por me ajudar a coletar delicados frutos de *Cnidosuculus*.

Agradeço aos amigos que conheci nesta cidade: João love of my life, pelas discussões e pelas bads, pelas sopas, por me emprestar seu ombro, Alô, pelos filmes e discussões filosóficas sobre o mundo, Patrícia (bixa), pela amizade, e por questionar como podemos extrair o melhor de nós mesmas, Clarissa por ter essa visão tão humana, tão solidária e por sonhar com um mundo melhor e mais justo, por compartilhar os sorrisos e as broncas, por me incentivar e acreditar que posso sempre mais. Gabi, sempre me alimentando, Renato, Nando, Duda, por compartilharmos os momentos bons e também aqueles de tensões, sigamos amigos.

Não poderia deixar de agradecer aos membros da banca Paulo Sérgio Oliveira e Fernanda Maria Pereira de Oliveira que se dispuseram a contribuir com o enriquecimento deste trabalho.

Agradeço também ao CNPq pela bolsa de estudo e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal – PPGBV da Universidade Federal de Pernambuco.

Á todas as pessoas citadas e aquelas que porventura não citei por razão do esquecimento ou da correria, sintam-se agradecidos. Mais uma vez, muito obrigada!

RESUMO

As florestas de todo o globo estão sendo transformadas em áreas de agricultura e pastagem, após alguns anos são abandonadas e encontram-se em processo de sucessão secundária. A expansão significativa de florestas secundárias vem despertando o interesse da comunidade científica em verificar se o processo de sucessão secundária pode recuperar biodiversidade, funções e serviços ecossistêmicos bem como a dispersão de sementes que é um dos processos chave na estrutura dos ecossistemas. Ela é fundamental na história de vida dos organismos por permitir a redução de ataques por predadores ou patógenos de sementes e plântulas, diminuir a competição intraespecífica e possibilitar a colonização de novos habitats. Nesse estudo, investigamos se a qualidade do serviço da dispersão de sementes por formigas muda ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. O estudo foi conduzido no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, em 10 parcelas de 50 m ×20 m estabelecidas em áreas com diferentes idades de abandono após a agricultura de corte e queima (i.e. cronossequência) e mais cinco parcelas de mesmo tamanho em áreas que não sofreram corte da vegetação nos últimos 150 anos (controle). Utilizamos a biomassa de cada parcela como *proxy* da regeneração da vegetação e avanço da sucessão. Também incluímos a precipitação nos nossos modelos devido a variação entre as parcelas. Em cada parcela oferecemos diásporos de quatro espécies mirmecocóricas e observamos o número de interações, as taxas de remoção e as distâncias de dispersão desses diásporos como medidas da qualidade do serviço de dispersão. Não observamos mudanças nos serviços de dispersão de sementes por formigas com o aumento da biomassa e da precipitação. As taxas de remoção variaram bastante entre as parcelas, mas foram relativamente baixas comparadas com outros estudos em áreas de Caatinga. A distância de remoção, contudo, foi semelhante a outros estudos, e *Dinoponera quadriceps*, considerada uma dispersora de alta qualidade, esteve presente em todas as parcelas do gradiente sucessional. Nossos achados indicam que o avanço da sucessão na Caatinga não recupera os serviços de dispersão de sementes, sobretudo o número de interações e as taxas de remoção. Esses resultados podem ter implicações negativas para a regeneração de áreas degradadas de Caatinga, uma vez que serviços básicos como a dispersão de sementes não são recuperados com o avanço da sucessão.

Palavras-chave: Distância de dispersão; Florestas tropicais sazonalmente secas; Mirmecoria; Taxas de remoção de sementes; Sucessão secundária.

ABSTRACT

Tropical forests were replaced by agricultural fields and pastures, but after some years they are abandoned and give place to natural regeneration process. The expansion of secondary forests worldwide has increased the interest of scientific community in verify whether secondary succession recover biodiversity and ecosystem functions and services. In this study we investigated whether the seed dispersal service provided by ants is recovered along a sucessional gradient in Caatinga. The study was carried out at the Catimbau National Park, Buíque, PE, in 10 plots of 20 m × 50 m established in areas with different ages of abandonment after slash and burn agriculture (i.e. chronosequence) and five plots with the same size in areas that were not used as agriculture field in the last 150 years (control). We used biomass as a *proxy* of succession age. We also included precipitation in our models due to variation along plots. In each plot we offered diaspores of four myrmecochorous species and observed the number of seed-ant interactions, removal rate and dispersal distance as measures of seed dispersal quality. We did not observed changes in the seed dispersal service with increasing biomass and precipitation. Removal rate varied along plots and was generally lower compared to other studies in Caatinga. However, dispersal distance was high and similar to previous studies, as *Dinoponera quadriceps*, the most important high-quality seed disperser in Caatinga, was present in all plots along the sucessional gradient. Our findings indicate that secondary succession did not recover seed dispersal service, especially in terms of number of interaction and removal rates. These results may have negative implications to regeneration of degraded areas in Caatinga, as basic services as seed dispersal are not recovered with succession.

Keywords: Mirmechory. Seasonally dry tropical forests. Seed dispersal distance. Seed removal rate. Secondary sucession.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Mapa da área de estudo Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil 56

Figura 2 – Número de interações (a), taxa de remoção (b) e distância de dispersão (c) de sementes por formigas dispersoras de alta (círculos abertos) e baixa (círculos pretos) qualidade em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil 57

Figura 3 – Resultados da Análise de Correspondência Canônica para verificar o efeito da biomassa, precipitação sobre a composição das espécies de formigas que interagiram com os diásporos nas parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Os códigos das espécies de formigas são: Cam_cr, *Camponutus crassus*; Cam_1, *Camponutus* sp.1; Din_qu, *Dinoponera quadriceps*; Dor_go, *Dorymyrmex goeldii*; Dor_2, *Dorymyrmex* sp.2; Dor_th, *Dorymyrmex thoracicus*; Ect_mu, *Ectatomma muticum*; For_3, *Forelius* sp.3 58

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Espécies de formigas observadas interagindo com os diásporos ao longo do gradiente de sucessão no Parque Nacional Catimbau, Pernambuco, Brasil. As espécies de formigas foram classificadas em dispersores de alta e baixa qualidade seguindo Leal et al. (2014a, 2017) e são apresentados o tamanho do corpo, número de sementes removidas e distância média de remoção para cada espécie	49
Tabela 2 –	Número de interações, taxas de remoção e distância de remoção dos diásporos oferecidos às formigas nas parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil	51
Tabela 3 –	Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos para avaliar o efeito da biomassa e precipitação sobre o número de interações, taxas de remoção e distância de dispersão dos diásporos oferecidos nas parcelas estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil	52
Tabela 4 –	Resultados da Análise de Correspondência Canônica para verificar o efeito da biomassa, precipitação sobre a composição das espécies de formigas que interagiram com os diásporos nas parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil	53
Tabela 5 –	Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos para avaliar o efeito da biomassa e precipitação sobre o número de interações, taxas de remoção e distância de dispersão dos diásporos para as diferentes espécies de Euphorbiaceae estudadas nas parcelas estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil	54

SUMÁRIO

1	**INTRODUÇÃO**	**13**
2	**FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA**	**15**
2.1	SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM FLORESTAS SECAS	15
2.2	DISPERSÃO DE SEMENTES E A REGENERAÇÃO DE FLORESTAS	18
2.3	O PAPEL DA MIRMECORIA NA REGENERAÇÃO DA CAATINGA	20
3	**MANUSCRITO A SER ENVIADO PARA O *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY***	**26**
4	**CONSIDERAÇÕES FINAIS**	**59**
5	**REFERÊNCIAS**	**60**
	ANEXOS	**67**

1 INTRODUÇÃO

As atividades antrópicas como agricultura e pecuária têm reduzido as florestas tropicais em todo o Globo, após alguns anos de uso, essas áreas são abandonadas. Com isso, estamos observando uma expansão significativa de florestas secundárias no globo (CHAZDON *et al.,* 2009), mas pouco sabemos como essas efetivamente mantém biodiversidade, funções e serviços ecossistêmicos (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.,* 2017). Em florestas úmidas, estudos sobre a sucessão secundária indicam que há um aumento progressivo na riqueza de espécies, na área basal e biomassa da comunidade de plantas (CHAZDON, 2014). Além disso, há uma substituição de espécies de plantas pioneiras por espécies tolerantes à sombra à medida que a sucessão avança (DENT, 2013). Para florestas secas como Caatinga, entretanto, estudos sobre mudanças nas comunidades de plantas e animais durante à sucessão são completamente negligenciados. Estudos mostram que ao longo da sucessão, muitas espécies de plantas e animais podem voltar a ocorrer nas áreas, recuperando funções e serviços ecossistêmicos.

Dentre esses serviços, a dispersão de sementes é essencial na história de vida das plantas por permitir a redução de ataques por predadores ou patógenos de sementes e plântulas, diminuir a competição intraespecífica e possibilitar a colonização de novos habitats (RUXTON, 2012). A polinização e a dispersão de sementes são os processos ecológicos mais vulneráveis no ciclo de vida das plantas; esses dois processos são significativamente afetados por perturbação de florestas em escala global (NEUSCHULZ *et al*., 2016). No processo de dispersão, os animais desempenham um papel importante na conservação de espécies de plantas, então as plantas podem ser vulneráveis e diminuir ou até mesmo serem levadas à extinção na ausência desses animais (RUXTON, 2012).

Nesse contexto, as formigas são importantes agentes dispersores para diversas espécies de plantas, removendo as sementes para longe da planta mãe, o que diminui a competição intraespecífica (LEAL *et al*., 2007, 2014a, 2014b, 2015). Além disso, mesmo quando não ocorre a remoção dos diásporos, o consumo do elaiossomo e ou/arilo já oferece vantagens ao evitar o consumo da semente por fungos além de aumentar as taxas de germinação das mesmas (LEAL *et al*., 2007, 2015). A dispersão de sementes por formigas ou mirmecocoria é um importante

mecanismo de dispersão em florestas secas, onde a Caatinga é um exemplo (LEAL *et al*., 2007), sendo a família Euphorbiaceae o maior grupo de plantas mirmecocóricas nesse ecossistema (LEAL *et al.,* 2015). Euphorbiaceas têm um sistema diplocórico, onde as sementes são dispersas primeiramente pelo mecanismo balístico, através de uma pequena explosão de suas cápsulas e, posteriormente, pelas formigas (LEAL *et al*., 2007). No entanto vários estudos tem evidenciado que perturbações antrópicas reduzem a qualidade dos serviços prestados pelas formigas comprometendo a regeneração de áreas degradadas.

Diante do exposto, o objetivo geral desta pesquisa foi verificar se a qualidade do serviço da dispersão de sementes por formigas aumenta ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. Esta dissertação está composta por três partes, uma fundamentação teórica com aspectos gerais de sucessão secundária em florestas tropicais secas, dispersão de sementes de espécies mirmecocóricas e sua importância para a regeneração das florestas secas, com ênfase na Caatinga. A segunda parte é constituída por um manuscrito intitulado *"Dispersão de sementes por formigas ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga"* que será submetido para o *Journal of Tropical Ecology* e por fim, apresentamos as considerações finais do estudo.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM FLORESTAS SECAS

A sucessão pode ser definida como mudanças direcionais na composição de espécies seguida a criação de um novo ambiente (i.e., sucessão primária) ou durante a regeneração ou recuperação de uma área após perturbação (i.e., sucessão secundária) (RICKLEFS, 2010). Essa substituição de espécies acontece devido a mudanças nas condições abióticas (e.g. temperatura, umidade, fertilidade do solo) que possibilitam a progressão de estágios sucessionais da vegetação, incluindo um aumento gradual na riqueza de espécies, mudanças nas estratégias de vida das mesmas, de colonizadoras R-estrategistas para competidoras K-estrategistas, e um aumento em complexidade estrutural e funcional da comunidade com o tempo (CHAZDON, 2012). A velocidade dessas mudanças é maior no início da sucessão e

vai reduzindo nos estágios finais (CHAZDON, 2012). Além disso, dependem de fatores como intensidade, área de abrangência e frequência da perturbação, da proximidade da área afetada com florestas maduras (e.g. fonte de propágulos e fluxo de fauna dispersora), do banco de sementes local e do histórico de uso das áreas abandonadas (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2008; CHAZDON *et al*., 2009; DENT; JOSEPH WRIGHT, 2009).

Essa ideia de substituição direcional veio do conceito de comunidades fechadas de Clements (1916), na qual as espécies que compõem uma comunidade têm tolerâncias similares a condições abióticas. Assim, Egler (1954) propôs dois modelos de sucessão, o modelo de revezamento florístico, onde há uma substituição direcional na mudança das espécies durante a sucessão, e o de composição florística inicial, em que todas as espécies que ocorrem durante a sucessão secundária se estabelecem no processo inicial de sucessão, principalmente aquelas já presentes no banco de sementes do solo à época do abandono da área. Dessa forma, no modelo de substituição de espécies os filtros ambientais e a competição são as forças predominantes, enquanto no de composição florística inicial, a limitação de dispersão é a força predominante, pois as espécies têm requerimentos ecológicos similares (RICKLEFS, 2010; EGLER, 1954). Em seguida, Connell; Slatyer (1977) propuseram que o estresse físico e a competição entre as plantas por recursos são os principais mecanismos que determinam o padrão da sucessão em três modelos: facilitação, inibição e tolerância. No modelo de facilitação, as espécies colonizadoras ocupam a área após a perturbação e transformam o ambiente físico (principalmente solo e microclima) de forma favorável ao recrutamento e ao desenvolvimento de espécies tardias e clímax. No modelo de tolerância, as espécies colonizadoras iniciais causam transformações no ambiente, mas têm pouco efeito sobre o recrutamento e crescimento das espécies colonizadoras posteriores. Nesse modelo, a sequência de espécies na sucessão é determinada apenas pela história de vida de cada uma, sendo as primeiras espécies colonizadoras de ciclo de vida curto e a de estágios posteriores de crescimento lento. Por fim, no modelo de inibição, as espécies colonizadoras são invasoras exóticas e retardam o processo de sucessão por inibirem a colonização de espécies tardias e clímax.

As florestas primárias de todo o Globo têm sido substituídas por culturas agrícolas e pastagens, logo após alguns anos, são abandonadas e encontram-se em

processo de sucessão secundária (LAURANCE; PERES, 2006; CHAZDON *et al.*, 2009). Com isso, estamos observando uma expansão significativa de florestas secundárias, sobretudo na região neotropical (CHAZDON *et al.*, 2009), aumentando o interesse da comunidade científica em verificar como essas florestas secundárias podem manter biodiversidade, funções e serviços ecossistêmicos (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2017). A maioria dos estudos sobre sucessão secundária foram conduzidos em florestas úmidas (EWEL, 1976; BAZZAZ; PICKETT, 1980; LANG; KNIGHT, 1983; BROWN; LUGO, 1990; DENSLOW; GUZMAN, 2000; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Esses estudos indicam que há um aumento progressivo na riqueza de espécies, na área basal e biomassa da comunidade de plantas com o tempo (CHAZDON, 2014). Além disso, há uma substituição de espécies de plantas pioneiras por espécies tolerantes à sombra à medida que a sucessão avança (DENT; DEWALT; DENSLOW, 2013). Esses estudos também mostram que valores de riqueza e estrutura da comunidade similares às áreas de floresta primária podem ser atingidos com 20 a 30 anos de sucessão, mas a composição de espécies e a biomassa das florestas secundária se assemelharia a florestas intactas apenas depois de 100 a 150 anos (FINEGAN, 1996; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2003; NORDEN *et al.*, 2009). Como luz é um recurso limitante nas florestas úmidas (MONTGOMERY; CHAZDON, 2001), e os níveis de luz no sub-bosque da floresta diminuem ao longo da sucessão (DENSLOW; GUZMAN, 2000), a composição de espécies muda de plantas pioneiras para tolerantes à sombra (GUARIGUATA *et al.*, 1997; LETCHER; CHAZDON, 2009; NORDEN *et al.*, 2009). No entanto, alguns estudos têm observado que as mudanças na composição de espécies ao longo da sucessão podem ser bastante estocásticas (DENT; DEWALT; DENSLOW, 2013).

Para florestas tropicais secas, estudos sobre sucessão são bem mais escassos que em florestas úmidas (QUESADA *et al.*, 2009), mas mostram uma tendência para o aumento na riqueza, estrutura e biomassa da comunidade vegetação ao longo da sucessão, assim como uma substituição de espécies pioneiras por espécies características de floresta madura (LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2010a, 2010b, 2011; MORA *et al.*, 2015). Assim como para florestas úmidas, riqueza e estrutura são atingidos com poucos anos de sucessão, mas a composição de espécies aumenta em taxas mais lentas, é mais variável, e diferentes trajetórias sucessionais podem ser observadas (ver revisão em DERROIRE *et al.*, 2016). Alguns autores sugerem que a

sucessão é mais rápida em florestas secas que em florestas úmidas (VIEIRA; SCARIOT, 2006). Isso ocorreria porque as florestas secas são menos diversas, menos complexas estruturalmente e a rebrota é muito comum acelerando a sucessão (VIEIRA; SCARIOT, 2006; POORTER *et al.*, 2010; DERROIRE *et al.,* 2016). No entanto, Quesada et al. (2009) argumentam que estas sugestões são baseadas em poucas observações empíricas ou em premissas teóricas e sugerem que a sazonalidade marcada, a alta imprevisibilidade das chuvas e a dependência de animais para a polinização possam indicar uma menor velocidade na sucessão de florestas secas.

2.2 DISPERSÃO DE SEMENTES E A REGENERAÇÃO DE FLORESTAS

A dispersão de sementes é um dos processos chave na estrutura dos ecossistemas (HOWE; MIRITI, 2004). Ela é fundamental na história de vida dos organismos por permitir a redução de ataques por predadores ou patógenos de sementes e plântulas, diminuir a competição intraespecífica e possibilitar a colonização de novos habitats favoráveis (RUXTON; SCHAEFER, 2012). Além disso, a dispersão de sementes influência de forma significativa a aptidão das plantas ao determinar os locais onde as sementes são depositadas e, consequentemente, onde plântulas se estabelecem (WENNY, 2001). Os padrões de distribuição das plântulas, por sua vez, podem moldar o crescimento de populações e a composição de comunidades vegetais (HOWE; MIRITI, 2004). As espécies de plantas evoluíram diversas estruturas que possibilitam maior desempenho na dispersão, como asas e plumas ideais para a dispersão anemocórica, mecanismos explosivos que caracterizam a dispersão balística, atuação simplesmente da gravidade na dispersão barocórica, ganchos e farpas que servem para fixar as sementes externamente nos corpos e frutos carnosos, arilos e elaiossomos que atraem animais, os quais ingerem os diásporos e depois os defecam ou regurgitam muitas vezes quebrando a dormência e facilitando a germinação (VAN DER PIJL, 1982; RUXTON; SCHAEFER, 2012). Em florestas neotropicais cerca de 89% das plantas dependem de animais para a dispersão dos seus diásporos (HOWE; SMALLWOOD, 1982). A dispersão por animais é considerada um tipo de mutualismo difuso já que envolve uma quantidade variável de agentes dispersores generalistas interagindo com diversas espécies vegetais

(HOWE, 1984). Existe, de fato, uma variação substancial entre as espécies de plantas e a quantidade de agentes dispersores potenciais; algumas espécies possuem um conjunto restrito de agentes dispersores (JANZEN; MARTIN, 1982; TEWKSBURY *et al.*, 1999), mas não é conhecido casos em que uma espécie de planta dependa exclusivamente de um único agente dispersor (WITMER; CHEKE, 1991).

Os filtros mais importantes que podem retardar a recuperação da floresta são a diminuição da chuva de sementes devido à distância de áreas fonte (limitação de dispersão) (WIJDEVEN; KUZEE, 2000), e as condições bióticas e abióticas (HARPER, 1977) da área que foi desmatada (LIPPOK *et al.*, 2013). Essas áreas são caracterizadas por condições abióticas severas que limitam a germinação de sementes e recrutamento de espécies florestais (LIPPOK *et al.*, 2013). Dessa forma o reaparecimento de espécies vegetais pode depender de sua persistência no banco de sementes do solo, funcionando como uma 'memória' da comunidade vegetal original. No caso de perda da espécie do banco de sementes do solo persistente, é necessário algum vetor para transportar a espécie ao local a ser colonizado, como por exemplo: o vento, água, animais, homem e incorporados ao banco de sementes (HARPER, 1977).

Uma das formas mais relevantes da propagação de plantas é a reprodução através de sementes, principalmente em locais de solos pobres, em sucessão como a floresta Atlântica brasileira, onde a reprodução por sementes corresponde à 92% da regeneração dos indivíduos (SIMÕES; MARQUES, 2007). Em florestas secas, a dispersão por formigas pode melhorar as chances de germinação, acelerar processos de recuperação e reduzir custos (DOMINGUEZ-HAYDAR; ARMBRECHT, 2011). No entanto os serviços de dispersão de sementes por formigas podem ser variáveis como os resultados de estudos em floresta seca na Colômbia, onde a riqueza de formigas foi maior em locais com maior tempo de regeneração, porém as taxas de remoção foram similares, tanto para áreas mais jovens quanto para áreas mais antigas (DOMINGUEZ-HAYDAR; ARMBRECHT, 2011). Áreas perturbadas em Florestas Secas de Porto Rico tiveram maiores taxas de remoção de sementes que pode estar relacionado com o comportamento das espécies de formigas dispersoras (ZELIKOVA; BREED, 2008). Enquanto na Caatinga os serviços de remoção de sementes foram menores em áreas perturbadas (LEAL *et al.* 2014a, 2014b).

2.3 O PAPEL DA MIRMECORIA NA REGENERAÇÃO DA CAATINGA

Definir as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (*sensu* MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON *et al.*, 2009), daqui para frente apenas florestas secas), vegetação em que classificamos a Caatinga, é uma questão complexa, principalmente porque elas ocorrem dentro de outros tipos de vegetação como florestas úmidas e savanas (FOLEY, 2005). As florestas secas podem ser definidas como florestas que ocorrem em regiões tropicais caracterizadas por uma forte sazonalidade na distribuição das chuvas, resultando em vários períodos de secas (PENNINGTON *et al.*, 2009). A precipitação nessas florestas émenor que 1800 mm por ano, podendo haver períodos de 5 a 6 meses com menos de 100 mm (GENTRY, 1995). As florestas que se desenvolvem sob tais condições climáticas compartilham uma estrutura e fisionomia amplamente semelhantes (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000; MILES *et al.*, 2006). Apresentam um dossel mais ou menos contínuo e diferem das savanas por não possuírem um estrato gramináceo abundante, contínuo e tolerante ao fogo (BULLOCK; MOONEY; MEDINA, 1995), ainda que algumas florestas secas da África apresentem gramíneas abundantemente (PENNINGTON *et al.*, 2009). As florestas secas estão inseridas em solos mesotróficos (relativamente férteis), com pH alto e baixos níveis de alumínio (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000). Estes solos são propícios para à agricultura (RATTER *et al.*, 1978), o que resultou em imensa perda e fragmentação destas florestas em muitas regiões (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000). De fato, as florestas secas, ao invés das úmidas, são as florestas tropicais mais ameaçadas do Globo (JANSEN, 1988; QUESADA *et al*., 2009), só na américa latina 66% já foi modificada (QUESADA *et al.*, 2009).

A Caatinga é a maior e mais diversa mancha de florestas tropical sazonalmente seca dos neotrópicos, cobrindo 912.529 km^2 do Nordeste brasileiros (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). O clima é semiárido porque a taxa entre precipitação e evapotranspiração potencial é < 0.65 (SAMPAIO, 2010). A região tem diferentes tipos de solos, variando de rasos, rochosos e relativamente férteis sobre o cristalino a profundos, arenosos e pouco férteis sobre o sedimentar (SAMPAIO, 1995). A vegetação também é bastante variável, apresentando desde o tipo arbustiva aberta com muitas cactáceas e bromeliáceas, principalmente em áreas mais secas do cristalino, às florestas altas em áreas com clima mais úmido (QUEIROZ *et al.*, 2017).

Grande parte da área da Caatinga já foi substituída por outros tipos de uso da terra e é estimado que cerca de 63% da sua área original já tenha sido modificada (SILVA; BARBOSA, 2017). Além disso, a Caatinga é a região semiárida mais populosa do mundo, onde a maioria de seus de habitantes (ca. 28 milhões) utiliza seus recursos naturais como meio de subsistência (HAUFF, 2010; SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Usos como criação extensiva de animais, coleta de lenha e extração de produtos florestais não madeireiros vem perturbando as áreas com vegetação remanescentes desse ecossistema (RIBEIRO *et al.*, 2015; RIBEIRO-NETO *et al.*, 2016; TABARELLI *et al.*, 2017), em um típico regime de perturbação crônica (*sensu* SINGH, 1998). Nos últimos 500 anos, grandes extensões de terra já tiveram sua cobertura vegetal removida para uso na agricultura e criação de bovinos (LEAL *et al.*, 2005). Mas, grande parte destas áreas foram abandonadas por redução na produtividade e estão atualmente em processo de sucessão secundária (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Estudar como ocorre a sucessão secundária destas áreas degradadas de Caatinga tem um grande potencial para mitigar os efeitos da perda de habitats sobre a diversidade, funções e serviços ecossistêmicos, como restauração da qualidade do solo (TABARELLI *et al.*, 2017). No entanto, praticamente nada é conhecido sobre a recuperação da vegetação, da fauna e das interações ecológicas em áreas degradadas de Caatinga.

Existem poucos estudos sistemáticos publicados sobre sucessão na Caatinga. Recentemente um artigo foi publicado, mostrando que a biomassa da vegetação da Caatinga de florestas primárias é maior que em florestas em regeneração (de 4 a 70 anos) após agricultura de corte e queima (SOUZA *et al.*, 2019). Mais detalhadamente, estes autores verificaram que florestas maduras suportam duas vezes mais biomassa (38,81 ± 25,08 Mg/ha) que florestas secundárias (14,68 ± 10,52 Mg/ha) e que esse aumento se deve a uma interação complexa entre idade de regeneração, precipitação e riqueza de espécies de árvores, indicando que pode haver um aumento na riqueza de espécies de plantas lenhosas ao longo da sucessão (SOUZA *et al.*, 2019). Além disso, duas teses foram defendidas recentemente demostrando que alguns parâmetros da vegetação como riqueza de espécies (BARROS, 2018) e alguns mecanismos de regeneração como a chuva de sementes (PAULA, 2017) aumentam em importância à medida que o tempo desde o abandono aumentam, enquanto as rebrotas diminuem (PAULA, 2017). Mas também existem evidências destes estudos

que não há mudanças direcionais na composição de espécies, nem nos atributos funcionais das plantas ao longo do gradiente de sucessão (BARROS, 2018). A autora sugere que o modelo de sucessão na Caatinga se assemelha ao modelo de Egler (1954) de composição florística inicial, onde a limitação de dispersão é a força estruturadora predominante da sucessão (BARROS, 2018). Existe também um estudo sobre a comunidade de insetos herbívoros em áreas com estágio inicial, intermediário e tardio de sucessão em Caatinga (NEVES et al., 2014). Esses autores verificaram aumentos na riqueza e abundância dos insetos nos estágios mais avançados de sucessão.

A dispersão de sementes por formigas, ou mirmecocoria, é um tipo de mutualismo que envolve aproximadamente 11.000 espécies de Angiospermas (4,5% do total), de 34 gêneros e 80 famílias (LENGYEL *et al.*, 2010). Estas plantas apresentam sementes com estruturas ricas em lipídeos chamadas elaiossomos (VAN DER PIJL, 1982). Essas estruturas atraem formigas, e servem como suporte e facilitam o transporte (BEATTIE, 1985). Esse tipo de dispersão oferece vantagens para as formigas que se beneficiam ao consumirem o elaiossomo rico em lipídeos, aminoácidos, monossacarídeos, dentre outros nutrientes importantes para a reprodução e desenvolvimento das formigas (GAMMANS; BULLOCK; SCHÖNROGGE, 2005; BOIEIRO *et al.*, 2012). Para as plantas, já foram sugeridos e demonstrados diversos benefícios resultantes da dispersão por formigas, tais como (1) dispersão direcionada: quando as formigas descartam as sementes nos seus ninhos enriquecidos em nutrientes, apropriados para a germinação, crescimento e estabelecimento de plântulas (BEATTIE, 1985; HANZAWA; BEATTIE; CULVER, 1988; GILADI, 2006); (2) evitação de fogo ou de predação: quando as formigas enterram as sementes rapidamente protegendo-as da ação do fogo (BERG, 1975) e de predadores (HUGHES; WESTOBY, 1992) e (3) dispersão a distância: quando as formigas levam as sementes para longe da planta parental diminuindo a competição com a planta-mãe e com outras plântulas (ANDERSEN, 1988; HIGASHI *et al.*, 1989; BOYD, 2001).

A mirmecocoria é um dos tipos mais importantes de dispersão de sementes da Caatinga (SILVA *et al.*, 2007; LEAL; LEAL; ANDERSEN, 2015), sendo a família Euphorbiaceae o maior grupo de plantas mirmecocóricas nesse ecossistema, com cerca de 100 espécies dos gêneros *Cnidoscolus, Croton, Jatropha* e *Manihot* (LEAL;

LEAL; ANDERSEN, 2015). Espécies de Euphorbiaceae têm um sistema diplocórico, onde as sementes são dispersas primeiramente pelo mecanismo balístico, através de uma pequena explosão de suas cápsulas e, posteriormente, pelas formigas (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007). Além das mirmecocóricas verdadeiras, já foi observado na Caatinga a dispersão por formigas de espécies não mirmecocóricas como espécies das famílias Anacardiaceae, Annonaceae, Boraginaceae e Cactaceae (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007). Resumidamente, as formigas transportam as sementes por distâncias maiores que a média global de dispersão por formigas em torno de 2 m (GÓMEZ; ESPADALER, 2013); e.g. *Dinoponera quadriceps* pode carregar sementes até 25 m (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2017; LEAL *et al.*, 2017). De forma geral, as sementes são levadas para os ninhos e depois que os elaiossomos são retirados e usados para a alimentação da colônia, as sementes são descartadas nas lixeiras externas, as quais são enriquecidos em matéria orgânica que favorecem a germinação das sementes e o crescimento de plântulas (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007). As sementes descartadas e plântulas recrutadas próximas aos ninhos também podem ser menos tacadas por predadores de sementes e herbívoros do que aquelas em áreas mais distantes dos ninhos, indicando que as formigas também apresentam vantagens pós-dispersão às plantas mirmecocóricas (LÔBO *et al.*, 2011; LEAL *et al.*, 2017).

Dessa forma, a mirmecocoria, assim como outras síndromes de dispersão por animais é descrita como um mutualismo difuso, envolvendo plantas e formigas de diversas espécies (ANDERSEN, 1988; RUDGERS; STRAUSS, 2004). No entanto, estudos recentes demonstram que os serviços de dispersão oferecidos por formigas para as plantas podem variar em qualidade (e.g. distância de remoção) (MANZANEDA; REY, 2008). Nesse sentido, formigas com grande tamanho corporal e que forrageiam isoladamente ou em grupos pequenos, oferecem um serviço de maior qualidade porque são capazes de coletar sementes rapidamente, transportá-las por distâncias relativamente grandes e depositá-las em pequenas quantidades nos seus ninhos (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2014; NESS *et al.*, 2004). Por outro lado, espécies de pequeno tamanho e que recrutam em massa durante o forrageamento, são consideradas dispersoras de sementes de baixa qualidade porque frequentemente alimentam-se do elaiossomo in situ, sem transportar as sementes, ou usam recrutamento em massa para transportar os diásporos normalmente por curtas

distâncias e depois depositá-los em grandes quantidades nos seus ninhos (ANDERSEN; MORRISON, 1998; LÔBO; TABARELLI; LEAL, 2011; LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2014). Formigas cortadeiras (espécies de *Atta* e *Acromyrmex*) também são classificadas como dispersoras de semente de baixa qualidade apesar do tamanho grande e da habilidade de remover sementes por grandes distâncias porque usualmente cortam ou enterram as plântulas que recrutam nos seus ninhos (SILVA *et al.*, 2007).

Contudo, perturbações antrópicas podem afetar de maneira variável a mirmecocoria, fazendo com que a mesma seja mais frequente em habitats degradados como bordas de florestas (GALLEGOS *et al.*, 2014), havendo aumento nas taxas de remoção de diásporos ao longo de gradiente sucessional (ZWIENER *et al.*, 2012) ou reduzindo os serviços de dispersão de sementes (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2012, LEAL *et al.*, 2014a, 2014b) e ainda estudos que não observaram diferenças nas taxas de remoção entre as áreas com diferentes idades de regeneração (GUTIERREZ-RAPALINO, 2016). Na Caatinga como visto por (LEAL *et al.*, 2014; LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2014; LEAL *et al.*, 2017), esses autores classificaram as espécies de formigas dispersoras de sementes da Caatinga em dispersores de alta qualidade, como espécies de *Dinoponera, Ectatomma* e *Camponotus*, as quais transportam as sementes por grandes distâncias como proposto por Ness *et al.* (2004), e dispersoras de baixa qualidade, tais como as espécies de *Dorymyrmex, Pheidole* e *Solenopsis,* as quais alimentam-se do elaiossomo sem remover as sementes ou com remoções por pequenas distâncias (LEAL *et al.*, 2014; LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2014, LEAL *et al.*, 2017) Após este estudo, os mesmos autores verificaram que as espécies dispersoras de sementes de alta qualidade são mais negativamente afetadas por perturbações antrópicas crônicas, como a coleta de lenha e de produtos florestais não madeireiros e sobrepastoreio por caprinos, diminuindo sua abundância em áreas mais perturbadas (LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2014). Como consequência, essas áreas possuem menos formigas dispersoras de alta qualidade interagindo com os diásporos de espécies mirmecocóricas, menores taxas e distâncias de remoção dos diásporos se comparado com áreas mais conservadas (LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2014, LEAL *et al.*, 2017). Esses resultados podem ter implicações para a regeneração de áreas degradadas, uma vez que as formigas podem influenciar positivamente a dispersão de sementes e

o recrutamento de plântulas da Caatinga, como mencionado anteriormente (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007; LÔBO *et al.*, 2011; LEAL *et al.*, 2017). Dessa forma, é importante verificar se à medida que a sucessão avança, os serviços de dispersão de sementes por formigas são recuperados, por conseguinte, este assunto, que ainda é totalmente desconhecido para a Caatinga, é o tema dessa dissertação.

MANUSCRITO A SER ENVIADO PARA O *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY*

Dispersão de sementes por formigas ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga

Francisca Raimunda de Oliveira[a], Inara Roberta Leal[b*]

[a]Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brazil

[b]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brazil

***Autor para correspondência:** irleal@ufpe.br; Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife - PE, Brazil, 50670-420

Resumo

A expansão significativa de florestas secundárias em todo o Globo vem despertando o interesse da comunidade científica em verificar se o processo de sucessão pode recuperar a biodiversidade, funções e serviços ecossistêmicos. Nesse estudo, investigamos se a qualidade do serviço da dispersão de sementes por formigas aumenta ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. O estudo foi conduzido no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, em áreas com diferentes idades de abandono após a agricultura de corte e queima. Para tal oferecemos diásporos de quatro espécies mirmecocóricas e observamos o número de interações, as taxas de remoção e as distâncias de dispersão desses diásporos como medidas da qualidade do serviço de dispersão. Não observamos mudanças nos serviços de dispersão de sementes por formigas com o aumento da biomassa e da precipitação. As taxas de remoção variaram bastante entre as parcelas, mas foram relativamente baixas. A distância de remoção, contudo, foi alta e envolveu apenas *Dinoponera quadriceps*, considerada uma dispersora de alta qualidade, que esteve presente em todas as parcelas do gradiente sucessional. Nossos achados indicam que o avanço da sucessão na Caatinga não recupera os serviços de dispersão de sementes, sobretudo o número de interações e as taxas de remoção. Esses resultados podem ter implicações negativas para a regeneração de áreas degradadas de Caatinga, uma vez que serviços básicos como a dispersão de sementes não são recuperados com o avanço da sucessão.

Palavras-chave: distância de dispersão, florestas tropicais sazonalmente secas, mirmecoria, taxas de remoção de sementes, sucessão secundária.

Introdução

As florestas tropicais primárias de todo o globo têm sido transformadas principalmente para a expansão da agricultura e da criação de animais domésticos (Geist & Lambin 2002). Mas muitas dessas áreas têm sido abandonadas devido à perda de produtividade ou mudanças no contexto socioeconômico (Wright 2005) consequentemente, florestas secundárias têm aumentado em representatividade, chegando a cerca de um terço da área original desmatada (Foley *et al.* 2007, Wright 2005). Dessa forma, o potencial dessas florestas para a conservação da biodiversidade é imenso e estudos referentes à sucessão secundária continuam a ser ativamente pesquisados (Chazdon *et al*. 2009, Mora *et al.* 2015, Norden et al. 2015). As florestas tropicais secas compreendam 40% das florestas tropicais e são consideradas as mais ameaçadas por perda e degradação de habitats (Quesada *et al*. 2009). Ainda se sabe pouco sobre o processo de sucessão secundária em florestas secas quando comparado ao conhecimento para florestas úmidas (Derroire *et al.* 2016a, 2016b, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Quesada *et al.* 2009). Assim, estudos que investigam a sucessão secundária nas florestas secas, tornam-se cada vez mais uma necessidade urgente, visto que os modelos gerados a partir dos estudos em florestas úmidas nem sempre se aplicam para as secas (Derroire *et al.* 2016a, 2016b).

Já foi verificado que ao longo do processo de sucessão em florestas secas ocorre um aumento progressivo na riqueza de espécies, na área basal e biomassa da comunidade de plantas ao longo do processo de sucessão (Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Mora *et al.* 2015), ver também revisão em (Derroire *et al.* 2016a). Além disso, alguns estudos também verificaram a substituição de espécies de plantas colonizadoras por espécies características de florestas maduras (i.e. com estratégia de uso do recurso conservativa, como madeira dura e folhas pequenas e espessas) (Lebrija-Trejos *et al.*

2010, 2011), ainda que a mudança na composição de espécies seja atingida com uma taxa muito mais lenta que outros atributos da comunidade (Derroire *et al.* 2016a). As florestas secas são mais abertas e têm menor estatura, e a luz não é um recurso limitante (Lebrija-Trejos *et al.* 2008, Chazdon 2012a), as condições mudam de ambientes secos e quentes para ambientes relativamente úmidos e sombreados (Lebrija-Trejos *et al.* 2010, 2011). Dessa forma, o início da sucessão apresenta condições muito estressantes e vários estudos tem demonstrado que a reprodução vegetativa através de rebrotas é um mecanismo de regeneração muito frequente em florestas secas (Vieira et al. 2006), sobretudo depois de perturbações (Luoga *et al.* 2004, Vieira & Proctor 2007, McDonald *et al.* 2010). Ao longo da sucessão, as rebrotas diminuiriam de importância e o recrutamento de plântulas provenientes de sementes aumentaria nos estágios finais (McDonald *et al.* 2010).

A dispersão de sementes é um mecanismo essencial na história de vida das plantas e proporciona aos organismos uma série de vantagens seletivas, como reduzir a exposição da semente aos predadores ou agentes patogênicos, reduzir a competição entre parentes mais próximos e colonizar habitats propícios (Ruxton & Schaefer 2012). Além disso, a dispersão de sementes influencia de forma significativa a aptidão das plantas ao determinar os locais onde as sementes são depositadas e, consequentemente, onde as plântulas se estabelecem (Wenny 2001). Os padrões de distribuição das plântulas, por sua vez, podem moldar o crescimento de populações e a composição de comunidades vegetais (Howe & Miriti 2004). Em florestas secas, uma grande parte das espécies de plantas apresenta dispersão abiótica (Quesada *et al.* 2009), mas a mirmecocoria, ou dispersão de sementes por formigas, também é um modo de dispersão importante, sobretudo na Caatinga (Leal *et al.* 2007a), a maior e

mais diversa mancha de floresta seca (Silva *et al.* 2017a), mas também uma das mais ameaçadas (Silva *et al.* 2017b, Ferrer-Paris *et al.* 2019).

A família Euphorbiaceae é o maior grupo de plantas mirmecocóricas nesse ecossistema, com cerca de 100 espécies dos gêneros *Cnidoscolus, Croton, Jatropha* e *Manihot* dependendo das formigas para sua dispersão (Leal *et al.* 2015). As formigas transportam as sementes por distâncias maiores que a média global de dispersão por formigas, em torno de 2 m (Gómez & Espadaler 2013), por exemplo, *Dinoponera quadriceps* pode carregar sementes por até 25 m (Leal *et al.,* 2017). As sementes são levadas para os ninhos e depois que as formigas se alimentam dos elaiossomos as sementes são descartadas nas lixeiras externas, as quais favorecem a germinação das sementes porque são enriquecidas em nutrientes (Leal *et al.* 2007b). As sementes descartadas e plântulas recrutadas próximas aos ninhos também podem ser menos atacadas por inimigos naturais indicando as formigas também apresentam vantagens pós-dispersão às plantas mirmecocóricas (Lôbo *et al.* 2011; Leal *et al.* 2017).

Estudos recentes indicam que a qualidade do serviço de dispersão de sementes provido por formigas diminui com perturbações antrópicas na Caatinga (e.g. Leal *et al.* 2014a e b) classificou as espécies de formigas dispersoras de sementes da Caatinga em dispersores de alta qualidade, como espécies de *Dinoponera, Ectatomma* e *Camponotus*, as quais transportam as sementes por grandes distâncias como proposto por (Ness *et al.* 2004); e dispersoras de baixa qualidade, tais como as espécies de *Dorymyrmex, Pheidole* e *Solenopsis*, as quais se alimentam do elaiossomo sem remover as sementes ou com remoções por pequenas distâncias. Em seguida, (Leal *et al.* 2014b) verificaram que as espécies dispersoras de alta qualidade são mais negativamente afetadas por perturbações antrópicas crônicas (e.g. coleta de lenha e de produtos florestais não madeireiros e sobrepastoreio por

caprinos, (Ribeiro *et al.* 2015) diminuindo sua abundância em áreas mais perturbadas (Leal *et al.* 2014b). Como consequência, em áreas mais perturbadas existem menos interação entre formigas e diásporos, menores taxas de remoção e menores distâncias de remoção que em áreas mais conservadas (Leal *et al.* 2014b). Esses resultados podem ter implicações para a regeneração de áreas degradadas, e é importante verificar se à medida que a sucessão avança, a qualidade dos serviços de dispersão de sementes por formigas é recuperada.

Nesse estudo, investigamos se a qualidade do serviço da dispersão de sementes por formigas aumenta ao longo de um gradiente de sucessão secundária na Caatinga. Nós testamos a hipótese de que o número de interações com diásporos, as taxas de remoção e as distâncias de dispersão dos diásporos aumentam à medida que a sucessão secundária avança visto que a abundância de formigas dispersoras de alta qualidade também aumentará.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, localizado entre as coordenadas geográficas de 8º24’00’’ e 8º36’35’’ ao sul e 37º09’30’’ e 37º14’40’’(Figura 1) ao oeste (SNE 2002). O Parque possui aproximadamente 62.000 ha e está localizado no município de Buíque, PE, nordeste do Brasil (SNE 2002). O clima na região semiárido do tipo Bsh, com transição para o tropical chuvoso do tipo As’ de acordo com escala de Köppen (SNE 2002). A precipitação média anual na região varia entre 480 e 1100 mm, com grande irregularidade no regime interanual, e a temperatura média anual é em torno de 23ºC (SNE 2002). O principal tipo de solo são as areias quartzosas (AQ), que ocupam cerca de 70% da área do Parque (SNE

2002). A vegetação é bastante diversificada devida a heterogeneidade ambiental do Parque, variando de Caatinga arbórea nas áreas de maior precipitação até vegetação arbustiva com muitas cactáceas e bromeliáceas nas áreas mais secas ou com afloramentos rochosos (SNE 2002).

Neste trabalho adotamos a metodologia de cronossequência (Lebrija-Trejos *et al.* 2010, 2011, Mora *et al.* 2015) que consiste na escolha de áreas que sofreram o mesmo tipo de perturbação, mas que têm diferentes idades desde o abandono da atividade agrícola/pastoril. Sendo assim, foram selecionadas 10 parcelas de 50 m × 20 m que foram estabelecidas previamente pelo projeto de Pesquisa Ecológica de Longa Duração PELD-Catimbau (https://www.peldcatimbau.org) em áreas que sofreram corte raso da vegetação para estabelecimento de culturas como milho e feijão e foram abandonadas (entre 8 e 54 anos). Adicionalmente, cinco áreas sem histórico de corte raso e uso agrícola nos últimos 150 anos foram selecionadas como controle (Barros 2018, Souza *et al.* 2019) A biomassa de cada parcela foi estimada em um estudo prévio por (Souza *et al.* 2019) e está positivamente relacionada com a idade de abandono das áreas ($r=0,77$, $p<0,001$). Assim, utilizamos a variável biomassa como proxy da sucessão, (Chazdon 2012b) já que é uma medida mais precisa do tempo real que a floresta está regenerando (Lohbeck *et al.* 2015), é uma variável importante afetando comunidade de formigas e consequentemente a dispersão. As parcelas foram estabelecidas em áreas com diferentes níveis de precipitação, variando de 755 a 940 mm anuais (Barros 2018), e, portanto, incluímos também essa variável nos nossos modelos. Obtivemos a média anual de precipitação para cada parcela através do repositório mundial atualizado de dados climáticos do WorldClim (Hijmans *et al.* 2005), contendo dados de clima espacial de 1950 a 2000

(Rito *et al.* 2017). A resolução espacial foi de 1 km e a precipitação média anual foi extraída usando o ArcGIS (Rito *et al.* 2017).

Espécies de estudo

A família Euphorbiaceae é o maior grupo de plantas mirmecocóricas na Caatinga (Leal *et al.* 2015), sendo a segunda família de eudicotiledôneas mais representativa na área de estudo, contendo aproximadamente 40 espécies (Athiê-Souza *et al.* 2018). Apresentam frutos geralmente em forma de cápsula, comumente chamada de cápsula tricoca, onde as sementes são dispersas primeiramente pelo mecanismo balístico, através de uma pequena explosão e, posteriormente, pelas formigas caracterizando dispersão secundária (Leal *et al.* 2007a). As formigas são atraídas pelos elaiossomos, que são apêndices lipídicos (compostos principalmente por ácidos graxos (Leal *et al.* 2014a) atachados às sementes (Leal *et al.* 2007a). Para este estudo utilizamos diásporos de quatro espécies *Cnidosculus bahianus* (Ule) Pax & K. Hoffm, *Croton argyrophylloides* Muell. Arg, *Croton heliotropiifolius* Kunth e *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill, que frutificaram durante o experimento, também por serem as mais abundantes e de fácil acesso na área de estudo.

Dispersão de sementes por formigas

Os diásporos foram oferecidos às formigas à medida que as espécies frutificaram na área de estudo, entre setembro de 2017 e agosto de 2018. Em cada uma das 15 parcelas estabelecemos dois transectos paralelos de 50 m (separados por 20 m) e a cada 10 metros, montamos uma estação de observação com cinco diásporos sobre papel filtro branco (6 cm de diâmetro), que de acordo com (Leal *et al.* 2014a) não interfere na interação pelas formigas. Os diásporos foram observados por 5 minutos

a cada hora, das 7:00 h às 18:00 h, conforme (Leal *et al.* 2007a). Esse procedimento foi repetido para as quatro espécies de plantas focais. Os diásporos removidos não foram substituídos. Cada contato de qualquer formiga com os diásporos foi considerado como uma interação (Leal *et al.* 2007), assim, formigas de diferentes espécies poderiam interagir ao mesmo tempo e/ou mais de uma vez com um diásporo. Para cada interação observada, registramos a identidade das espécies de formigas, as quais podiam ser identificadas em campo, ou recebiam um código em campo e eram coletadas para identificação posterior no Laboratório de Interação Planta-Animal (LIPA-UFPE). Foi considerada remoção quando o diásporo foi movido por ≥ 1,0 cm. Medimos a distância de remoção dos diásporos seguindo as formigas dispersoras até seus ninhos ou até o local onde depositaram os diásporos (Leal *et al.* 2007a). As espécies de formigas observadas interagindo com os diásporos foram classificadas conforme Leal *et al.* (2014a) em dispersoras de alta qualidade (i.e. aquelas que apresentam corpo com comprimento > 5,0 mm e que transportam diásporos por distâncias longas > 2 m) e dispersoras de baixa qualidade (i.e. formigas pequenas <5,0 mm que se alimentam de diásporos in situ sem remoção de diásporos, ou transportam diásporos por curtas distâncias <2 m).

Análise de dados

Utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) para avaliar os efeitos da biomassa e precipitação no número de interações, taxas de remoção e distâncias de remoção de diásporos. Fizemos isso para todas as espécies de plantas considerando todas as espécies de formigas dispersoras e separadamente para dispersoras de alta e baixa qualidade. Em todos esses modelos, utilizamos parcelas e espécies de diásporos como fatores aleatórios e as demais variáveis como fatores fixos.

Adicionalmente, construímos GLMMs para avaliar o efeito da biomassa e precipitação no número de interações, taxas de remoção e distâncias de remoção para cada espécie de diásporo individualmente (usando a parcela como um fator aleatório e as demais variáveis como fatores fixos). Para todos os modelos de taxa de remoção, usamos uma distribuição de erro binomial, e para os modelos de número de interações e distância de remoção usamos uma distribuição de erro gaussiana. Verificamos os resíduos quanto à normalidade e homocedasticidade em todos os modelos. Os dados que não atenderam aos critérios homocedásticos foram log (x) + 1 transformados.

Realizamos uma Análise de Correspondência Canônica (CCA) para analisar os efeitos da biomassa e precipitação sobre a composição de espécies de formigas dispersoras de sementes. A frequência relativa de cada espécie foi obtida contando em quantas estações de observação a espécie ocorreu dividido pelo número total de estações de observação montadas. A frequência de ocorrência foi usada como uma medida de abundância. As análises foram realizadas utilizando os pacotes vegan e lme4 através do R Core Team versão 3.5.1 (2018).

Resultados

Formigas dispersoras de sementes

Foram observadas 794 interações entre 28 espécies de formigas (Tabela 1) e os diásporos das quatro espécies de plantas focais, das quais 27,70% dessas interações consistiram em remoções feitas por 14 espécies de formigas. No geral 14% das sementes removidas foram levadas até os ninhos. Uma espécie de formiga foi classificada como dispersora de alta qualidade, *Dinoponera quadriceps*, responsável por 13,2% de todas as remoções e 84,74% das remoções maiores que 200 cm, com

uma distância média de dispersão de 768 cm ± 551 cm (Tabela 1). *Ectatomma muticum*, normalmente classificada como dispersora de alta qualidade na Caatinga, apresentou uma distância média de remoção de apenas 31 cm ± 0,58 cm. As dispersoras de baixa qualidade foram espécies dos gêneros *Dorymyrmex* (que removeram 6,38% dos diásporos, por uma distância média de 55 cm ±131 cm), *Solenopsis* (que removeram 10,56% dos diásporos por uma distância de 11,33 cm ± 2,08 cm) e *Pheidole* (que removeram 11,88% dos diásporos com distância média de 53,87 cm ± 75.95 cm) (Tabela 1). Espécies dos gêneros *Camponotus, Forelius* e *Wasmannia* não removeram, apenas interagiram com os diásporos.

A composição de espécies de formigas dispersoras não variou com biomassa nem com a precipitação (Tabela 2). A biomassa foi associada ao eixo 1 e precipitação ao eixo 2.

Dispersão de sementes ao longo dos gradientes de biomassa e precipitação

O número de interações formiga-diásporo por parcela variou de 15 a 87 (52,93± 20,85) e não foi influenciado pela biomassa e precipitação (Tabelas 3). Considerando os dispersores de alta e baixa qualidade separadamente, o número de interações com dispersores de alta qualidade foi de 1 a 17 (9,25 ± 6,31) e não variou com biomassa nem com precipitação, assim como o de interações com dispersoras de baixa qualidade, variando de 7 a 79 (6,37 ± 7,46). Do total de 1500 diásporos oferecidos, sendo 375 diásporos de cada espécie, *Cnidosculus bahianus* teve 21,86% removidos, *Jatropha mutabilis* 13,86%, *Croton heliotropiifolius* 18,66% e *Croton argyrophylloides* apenas 4,26%. A taxa de remoção por parcela variou de 1,12% a 12,75% (1,94 ± 3,11) e não foi afetada pela biomassa ou pela precipitação. Da mesma forma, as taxas de remoção por dispersoras de alta e baixa qualidade também não variaram com

biomassa nem com precipitação (Tabelas 3). Os diásporos foram removidos por distâncias que variaram de 1 a 2400 cm, com uma média de 233 ± 440 cm. A distância de remoção não variou com biomassa nem para precipitação (Tabela 3). O mesmo padrão foi observado para a distância de remoção tanto para dispersoras de alta qualidade quanto para dispersoras de baixa qualidade.

Considerando as espécies de diásporos separadamente, o número de interações, taxa de remoção e distância de remoção variaram ao longo dos gradientes de biomassa e precipitação e com a interação dessas duas variáveis (Tabela 5). Por exemplo, em *Cnidosculus bahianus* apenas o número de interações foi reduzido com o aumento da precipitação, enquanto as demais variáveis resposta não foram afetadas por precipitação nem por biomassa (Tabela 5). Com relação a *Croton argyrophylloides*, o número de interações aumentou com a biomassa, mas não variou com precipitação. Para *Croton heliotropiifolius*, o número de interações, taxa de remoção e distância de remoção não foram influenciadas por biomassa, mas diminuiram com precipitação. Por fim, para *Jatropha mutabilis* o número de interações, a taxa de remoção e distância de remoção não apresentaram variações nos gradientes de precipitação e biomassa (Tabela 5).

Discussão

Nosso estudo avaliou como o serviço de dispersão de sementes por formigas muda em um cenário de sucessão secundária na Caatinga. Nós testamos a hipótese de que a abundância de formigas dispersoras de alta qualidade aumentaria com o aumento de biomassa decorrente da sucessão secundária, o que levaria a um aumento na qualidade do serviço de dispersão de sementes, havendo maior número de interações formiga-diásporo, maiores taxas de remoção e maiores distâncias de remoção de

diásporos. Nossos resultados indicam que não há mudança na composição de espécies de formigas com o aumento da biomassa. Da mesma forma, não observamos aumento no número de interações, taxa de remoção e distância de dispersão ao longo do gradiente sucessional. As espécies de diásporos apresentaram respostas diferentes ao longo dos gradientes. Sendo assim, não temos evidências de que o serviço de dispersão de sementes é recuperado com o avanço da sucessão.

Nossos resultados estão de acordo com os dois dos poucos estudos verificando a dispersão de sementes em áreas em regeneração em ambientes secos que encontramos. Em florestas secas da Colômbia, (Rapalino & Haydar 2017) observaram maiores taxas de remoção de sementes por *Pheidole fallax* em áreas mais jovens que áreas com maior tempo de regeneração e áreas controle. Por outro lado, estes autores não observaram diferenças nas taxas de remoção entre as áreas com diferentes idades e a floresta controle para *Ectatomma ruidum* (Gutierrez-Rapalino 2016). Em outro estudo, realizado por Wolff & Debussche (1999) em vegetação mediterrânea, também verificaram maiores taxas de remoção de sementes em florestas mais jovens que nas mais maduras e em áreas controle. Para florestas úmidas, encontramos um estudo, o qual observou aumento nas taxas de remoção de diásporos ao longo de gradiente sucessional (Zwiener *et al.* 2012). Mas diversos estudos verificaram que perturbações antrópicas reduzem os serviços de dispersão de sementes tanto em áreas de floresta seca (Christianini & Oliveira 2012, Leal *et al.* 2014a, 2014b), como em áreas de floresta úmida (Zelikova & Breed 2008, Gallegos *et al.* 2014). Essas evidências mostram que taxas de remoção de sementes aumentam em florestas maduras e mais conservadas que em áreas mais perturbadas. Quando comparamos a interação formiga-diásporos do nosso estudo com estudos prévios em Caatinga, podemos observar que nossas taxas de remoção, em

média de 27%, foram muito baixas comparadas a outros estudos. Por exemplo, Leal *et al.* (2014b) verificou uma taxa média em torno de 72% e Oliveira *et al.* (2019) registrou 60%. Por outro lado, nos nossos registros, a distância de dispersão média geral de 233 cm foi semelhante àquelas encontradas por Leal *et al.* (2014b), que obtiveram uma média de 118 cm, e Oliveira *et al.* (2019), que registraram uma média de 373 cm. Esse padrão também é mantido pela principal dispersora de alta qualidade, *Dinoponera quadriceps*, cuja distância média de dispersão de diásporos foi 768 cm no nosso estudo, 563 cm em Leal *et al.* (2014b) e 767 cm em Oliveira *et al.* (2019). Esses resultados indicam que, ainda que as taxas de remoção sejam muito mais baixas nas áreas que sofreram corte raso da vegetação e estão regenerando (este estudo) comparadas com áreas que sofreram apenas perturbação crônica (Leal *et al.* 2014b, Oliveira *et al.* 2019), as distâncias de remoção são mantidas porque a principal espécie de formigas dispersora de alta qualidade *D. quadriceps* não tem sua abundância alterada em áreas com diferentes níveis de regeneração. Nossos achados também sugerem que outras espécies menos importantes em termos de distância de dispersão de sementes são perdidas com a mudança no uso da terra, mas não são recuperadas com a regeneração da floresta, por isso as taxas de remoção são tão baixas.

Existem alguns estudos que reportam mudanças na composição de espécies de formigas ao longo da sucessão (Jackson & Fox 1996, Ottonetti *et al.* 2006, Silva *et al.* 2007, Neves *et al.* 2010). Mas não encontramos estudos sobre a resposta de formigas dispersoras de sementes de alta qualidade ao gradiente sucessional, apenas para o aumento de perturbações antrópicas. Assim como no nosso estudo, Oliveira *et al.* (2019) não observaram mudanças nas populações de que *Dinoponera quadriceps* em resposta a perturbações antrópicas. Por outro lado, Leal *et al.* (2014b) verificou

uma redução nas populações de *D. quadriceps* em área mais perturbadas em outra área de Caatinga, o que levou a uma redução nas taxas e distâncias de remoção de diásporos.

A interação das formigas com as diferentes espécies de diásporos variou ao longo dos gradientes de biomassa e precipitação. Esses resultados diferenciados podem estar relacionados com o tamanho dos diásporos e do elaiossomo, os quais podem atrair as formigas de maneiras diferentes. Dispersoras de alta qualidade tendem a coletar diásporos maiores ou diásporos com maior proporção entre o tamanho do elaiossomo e o tamanho do diásporo (Leal *et al.* 2007a, 2014b, Reifenrath *et al.* 2012). Nesse estudo, como as dispersoras de alta qualidade como Dinoponera quadriceps não mudaram ao longo dos gradientes, também não foi observada mudança na interação e nas taxas e distâncias de dispersão de *Jatropha mutabilis*. Por outro lado, diásporos pequenos como os das duas espécies de *Croton*, apresentaram diferenças nas interações e nas taxas e distâncias de remoção nos dois gradientes. Esses resultados demonstram que as formigas de pequeno tamanho e consideradas dispersoras de baixa qualidade estão tendo um papel mais relevante nas interações formiga-diásporos nessas áreas em regeneração. Essas formigas foram responsáveis pela mudança na composição de espécies ao longo dos gradientes (Bombi-Haedo *et al.* 2019, dados não publicados) corrobora essa ideia.

A não recuperação dos serviços de dispersão de sementes por formigas com o avanço da sucessão secundária observada neste estudo pode ser devido a predominância de espécies da família Euphorbiaceae em todos os estágios sucessionais (Barros *et al.* 2010). Várias espécies de Euphorbiaceae são boas colonizadoras e aumentam em abundância em áreas perturbadas, mas também ocorrem em áreas conservadas, além de existirem outras espécies que aumentam

sua abundância em áreas mais conservadas (Rito *et al.* 2017). De fato, parece não haver mudanças direcionais na comunidade de plantas lenhosas da Caatinga ao longo do gradiente sucessional estudado (Barros *et al.* 2020). A autora sugere que o padrão de sucessão secundária na Caatinga se assemelhe ao modelo de composição florística inicial proposto por Egler (1954), onde a composição de espécies de áreas depende de fontes de regenerantes presentes, sobretudo de rebrotas de (Barros *et al.* 2020, Figueirôa *et al.* 2006, Sampaio 2010). Se essa sugestão de que rebrotas são mais importantes para a regeneração da Caatinga que o recrutamento de plântulas via sementes, então é possível que a dispersão de sementes, não apenas por formigas mas por qualquer vetor, não tenha um papel importante na sucessão secundária da vegetação de Caatinga.

Nossos resultados têm implicações negativas para a regeneração de áreas degradadas na Caatinga. Quando as áreas são perturbadas há uma perda no número de interações formigas-diásporos e nas taxas e distâncias de remoção (Leal *et al.* 2014b). Contudo, mesmo havendo regeneração destas áreas, como observado através do aumento da biomassa vegetal (Souza *et al.* 2019), as taxas de remoção continuam muito baixas e não são recuperadas. Esse papel aparentemente pouco relevante da dispersão de sementes ao longo dos gradientes sucessionais pode ser devido a maior importância de rebrotas para a recuperação da vegetação de áreas degradadas, mas esse padrão ainda precisa ser sistematicamente investigado. As áreas de Caatinga continuam sendo substituídas por outros tipos de uso da terra e as áreas remanescentes são perturbadas cronicamente pela população de baixa renda e dependente de recursos naturais para sua subsistência (Ribeiro *et al.* 2015). A falta de recuperação dos serviços de dispersão pode comprometer a regeneração da vegetação, assim como os bens e serviços que essa vegetação oferece e resiliência

deste ecossistema frente a novas fontes de perturbação (Tabarelli *et al.* 2017) como o aumento da aridez devido às mudanças climáticas (Magrin *et al.* 2014).

Agradecimentos

Agradecemos a H.N. Alencar, C.M. Knoechelmann, W.S. de Carvalho, L.K.S. Lins, C. L. S. Oliveira e J. L. G. Silva pela assistência no trabalho de campo, K. Bombi-Haedo por ajuda na identificação das espécies de formigas e F.M.P. Oliveira e F.S. Siqueira pela ajuda nas análises estatísticas. Este estudo foi suportado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processos PELD 403770 / 2012-2 e Edital Universal 470480 / 2013-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, processo PVE 88881.030482 / 2013-01), Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, processos APQ-0738-2.05 / 12, APQ-0138-2.05 / 14 e PRONEX APQ-0138-2.05 / 14). F.R. Oliveira agradece também ao CNPq pela bolsa de estudo e I.R. Leal pelas bolsas de produtividade (processo 305611 / 2014-3). Este estudo faz parte da dissertação de mestrado da F.R. Oliveira no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.

Referências

Arroyo-Rodríguez V, Melo FPL, Martínez-Ramos M, Bongers F, Chazdon RL, Meave JA, Norden N, Santos BA, Leal IR and Tabarelli M (2017) Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* ***92***, 326-340.

Athiê-Souza SM, Melo JIMD, Silva LPD, Santos LLD, Santos JSD, Oliveira LDSDD and Sales MFD (2019) Phanerogamic flora of the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica* ***19***.

Barros MF, Ribeiro EM, Vanderlei RS, de Paula AS, Silva AB, Wirth R and Tabarelli M (2021) Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. *Forest Ecology and Management* ***482***, 118881.

Chazdon RL (2012). Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* **7**, 195-218.

Chazdon RL, Peres CA, Dent D, Sheil D, Lugo AE, Lamb D, Stork NE And Miller SE (2009) The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation biology* ***23***, 1406 – 1417.

Christianini AV & Oliveira PS (2013) Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions* ***7***, 191– 199. Springer.

Derroire G, Balvanera P, Castellanos-Castro C, Decocq G, Kennard DK, Lebrija-Trejos E, Leiva JA, Odén P, Powers JS and Rico-Gray V (2016) a Resilience of tropical dry forests–a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos* ***125***,1386–1397.

Derroire G, Tigabu M, Odén PC And Healey JR (2016) b The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* ***48***, 290–300.

Egler FE (1954) Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio* ***4***, 412–417. Springer.

Ferrer-Paris JR et al (2019) An ecosystem risk assessment of temperate and tropical forests of the Americas with an outlook on future conservation strategies. *Conservation Letters* ***2***, e12623.

Figueirôa JM, Pareyn FGC, De Lima Araújo E, Da Silva CE, Dos Santos VF, Cutler DF, Baracat A and Gasson P (2006) Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. *Forest Ecology and Management* ***229***, 294–303. Elsevier.

Foley JA, Asner GP, Costa MH, Coe MT, DeFries R, Gibbs HK and Snyder, P (2007) Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* ***5***, 25-32.

Gallegos SC, Hensen I and Schleuning M (2014) Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. *Journal of Ecology* ***102***, 659– 666.

Geist HJ and Lambin EF (2002) Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical DeforestationTropical forests are disappearing as the result of many

pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *BioScience* ***52***, 143–150. Oxford University Press.

Gómez C and Espadaler X (2013) An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. *Ecography* **36**, 1193–1201.

Gutierrez-Rapalino BP and Domínguez-Haydar Y (2017) Contribuição de Pheidole fallax e Ectatomma ruidum (Hymenoptera: Formicidae) para a dispersão e germinação de sementes em áreas reabilitadas da mina de carvão Cerrejón, Colômbia. *Journal of Tropical Biology* ***65,*** 575-587.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG and Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, ***25,*** 1965-1978.

Howe HF and **Miriti MN** (2004) When seed dispersal matters. *BioScience*, ***54***, 651-660.

Jackson, GP and Fox BJ (1996) Comparison of regeneration following burning, clearing or mineral sand mining at Tomago, NSW: II. Succession of ant assemblages in a coastal forest. *Australian Journal of Ecology* ***21***, 200–216. Wiley.

Leal IR, Leal LC and Andersen AN (2015) The benefits of myrmecochory: a matter of stature. *Biotropica* ***47***, 281–285.

Leal IR, Wirth R and Tabarelli M (2007)a Seed dispersal by ants in the semi-arid caatinga of north-east Brazil. *Annals of Botany*.

Leal IR, Wirth R and Tabarelli M (2007)b Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. *Annals of Botany* ***99***, 885–894. Oxford University Press.

Leal LC, Andersen, NA and Leal IR (2014)a. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* ***174***, 173–181. Springer.

Leal LC, Neto MCL, De Oliveira AFM, Andersen AN and Leal IR (2014)b. Myrmecochores can target high-quality disperser ants: variation in elaiosome traits and ant preferences for myrmecochorous Euphorbiaceae in Brazilian Caatinga. *Oecologia* ***174***, 493–500. Springer.

Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Bongers F and Poorter L (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**, 386–398.

Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave Ja, Poorter L and Bongers F (2011) Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* ***27***, 477–489. Cambridge University Press.

Lebrija-Trejos E, Bongers F, Pérez-García EA and Meave JÁ (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* ***40***, 422–431.

Lôbo D, Tabarelli M and Leal IR (2011) Relocation of Croton sonderianus (Euphorbiaceae) seeds by Pheidole fallax Mayr (Formicidae): a case of post-dispersal seed protection by ants? *Neotropical entomology* ***40***, 440–444. SciELO Brasil.

Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M and Bongers F (2015) Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology* ***96***, 1242–1252. Wiley Online Library.

Luoga EJ, Witkowski ETF and Balkwill K (2004) Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. *Forest Ecology and Management* ***189***, 23–35. Elsevier.

Magrin GO, Marengo JA, Boulanger JP, Buckeridge MS, Castellanos E, Poveda G, Scarano FR and Vicuña S (2014) Central and South America. *Climate change*, 1499–1566.

Mcdonald MA, Mclaren KP and Newton AC (2010) What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest. *CEE review* ***7***, 13. Citeseer.

Mora F, Martínez-Ramos M, Ibarra-Manríquez G, Pérez-Jiménez A, Trilleras J, and Balvanera P (2015) Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica*, ***47***, 38-48.

Ness, JH, Bronstein JL, Andersen AN and Holland JN (2004) Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions. *Ecology* ***85***, 1244–1250.

Neves FS, Braga RF, Do Espírito-Santo MM, Delabie JHC, Fernandes GW and Sanchez-Azofeifa GA (2010) Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: effects of seasonality and successional stage. *Sociobiology* ***56***, 177–194.

Norden N, Angarita HA, Bongers F, Martínez-Ramos M, Granzow-De La Cerda I, Van Breugel M, Lebrija-Trejos E, Meave JA, Vandermeer J and Williamson GB (2015) Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences* ***112***, 8013–8018. National Acad Sciences.

Oliveira FM, Andersen AN, Arnan X, Ribeiro-Neto JD, Arcoverde GB, and Leal, I. R. (2019) Effects of increasing aridity and chronic anthropogenic disturbance on seed dispersal by ants in Brazilian Caatinga. *Journal of Animal Ecology*, ***88***, 870-880.

Ottonetti L, Tucci L and Santini G. (2006) Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in central Italy: potential for the use of Mediterranean ants as indicators of restoration processes. *Restoration Ecology* ***14***, 60–66.

Quesada M, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Anorve M, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J and Sanchez-Montoya G (2009) Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, ***258***, 1014-1024.

Rapalino BPG and Haydar YDCD (2017) Contribución de Pheidole fallax y Ectatomma ruidum (Hymenoptera: Formicidae) en la dispersión y germinación de semillas en áreas rehabilitadas de la mina de carbón del Cerrejón, Colombia. *Revista de Biología Tropical* ***65***, 575–587.

Reifenrath K, Becker C and Poethke HJ (2012) Diaspore trait preferences of dispersing ants. *Journal of chemical ecology* ***38***, 1093–1104. Springer.

Ribeiro EM, Arroyo-Rodríguez V, Santos BA, Tabarelli M and Leal IR (2015) Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, ***52***, 611-620.

Rito, KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT, Leal IR And Tabarelli M (2017) Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* ***105,*** 828–838.

Ruxton GD And Schaefer HM (2012) The conservation physiology of seed dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* ***367,*** 1708–1718. The Royal Society.

Sampaio E (2010) Caracterização do bioma caatinga. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga, Brasília. *Serviço Florestal Brasileiro, 368*.

Silva RR, Feitosa RSM and Eberhardt F (2007) Reduced ant diversity along a habitat regeneration gradient in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* ***240***, 61–69. Elsevier.

Silva et al (2017)a The Caatinga: understanding the challenges. In: Caatinga. 3-19. *Springer,* Cham.

Silva et al (2017)b Impact of human activities on the Caatinga. In: Caatinga. 359-368. *Springer*, Cham.

Sociedade Nordestina De Ecologia (2002) Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. *Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente de Pernambuco* – SECTMA, Recife. 151.

Souza DG, Sfair JC, De Paula AS, Barros MF, Rito KF and Tabarelli M (2019) Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management* ***435***, 57–65. Elsevier.

Tabarelli M, Leal IR, Scarano FR and Da Silva JMC (2017) The Future of the Caatinga. 461–474 *Caatinga*. Springer.

Vieira DLM, Scariot A, Sampaio AB and Holl KD (2006) Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of tropical ecology **22***, 353–357. Cambridge University Press.

Vieira ICG, and Proctor J (2007) Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in easternAmazonia. *Plant Ecology **192***, 303-315.

Wenny DG (2001) Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research **3***, 37-50.

Wolff A and Debussche M (1999) Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*. 443–452. JSTOR.

Wright SJ (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends in ecology & evolution **20***, 553–560. Elsevier.

Zelikova TJ and Breed MD (2008) Effects of habitat disturbance on ant community composition and seed dispersal by ants in a tropical dry forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology **24***,309–316. Cambridge University Press.

Zwiener VP, Bihn JH and Marques M (2012) Ant-diaspore interactions during secondary succession in the Atlantic forest of Brazil. *Revista de biologia tropical **60***, 933-942.

Tabela 1. Espécies de formigas observadas interagindo com os diásporos ao longo do gradiente de sucessão no Parque Nacional Catimbau, Pernambuco, Brasil. As espécies de formigas foram classificadas em dispersores de alta e baixa qualidade seguindo Leal *et al.* (2014a, 2017) e são apresentados o tamanho do corpo, número de sementes removidas e distância média de remoção para cada espécie.

Espécie	Qualidade do serviço de dispersão	Média (± SD) do comprimento de corpo (mm)	Número de interações	Número de sementes removidas	Média (± SD) da distância de remoção (cm)
Dinoponera quadriceps (Kempf)	Alto	8,8 ± 0,28	74	60	768±551
Ectatomma muticum (Mayr)	Alto	3,6 ± 0,30	81	29	31±58
Camponotus crassus	Baixo	1,95 ± 0,02	3	0	-
Camponotus sp.1	Baixo	1,95 ± 0,02	1	0	-
Dorymyrmex thoracicus (Gallardo)	Baixo	1,3 ± 0,07	62	29	55±131
Dorymyrmex goeldii	Baixo	1,3 ± 0,07	4	0	-
Dorymyrmex sp.2	Baixo	1,3 ± 0,07	4	0	-
Forelius sp.3	Baixo	0,67 ± 0,24	13	0	-
Pheidole sp.1	Baixo	0,7 ± 0,11	4	0	-
Pheidole sp.2	Baixo	0,7 ± 0,11	116	10	19±28
Pheidole sp.3	Baixo	0,7 ± 0,11	3	2	6±6
Pheidole sp.4	Baixo	0,7 ± 0,11	5	4	200±0
Pheidole sp.6	Baixo	0,7 ± 0,11	17	0	-
Pheidole sp.7	Baixo	0,7 ± 0,11	16	0	-
Pheidole sp.8	Baixo	0,7 ± 0,11	40	10	6±4

Pheidole sp.9	Baixo	0,7 ± 0,11	138	17	5±4
Pheidole sp.10	Baixo	0,7 ± 0,11	4	1	2±0
Pheidole sp.11	Baixo	0,7 ± 0,11	2	0	-
Pheidole sp.12	Baixo	0,7 ± 0,11	15	6	144±15
Pheidole sp.13	Baixo	0,7 ± 0,11	37	0	-
Pheidole sp.15	Baixo	0,7 ± 0,11	11	4	49±103
Pheidole sp. 17	Baixo	0,7 ± 0,11	1	0	-
Solenopsis tridens (Forel)	Baixo	0,8 ± 0,05	77	28	13±41
Solenopsis sp.3	Baixo	0,4 ± 0,07	33	17	9±15
Solenopsis sp.4	Baixo	0,4 ± 0,07	3	0	0
Solenopsis sp.5	Baixo	0,4 ± 0,07	21	3	12±9
Solenopsis sp.6	Baixo	0,4 ± 0,07	4	0	-
Wasmannia sp.1	Baixo	0,85 ± 0,49	6	0	-

Tabela 2. Resultados da Análise de Correspondência Canônica para verificar o efeito da biomassa, precipitação sobre a composição das espécies de formigas que interagiram com os diásporos nas parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Fonte de variação	**DF**	χ^2	**F**	**P**
Eixos				
CCA1	1	0,31	1,4	0,18
CCA2	1	0,2	0,93	0,54
Variáveis				
Biomassa	1	0,22	1,02	0,44
Precipitação	1	0,28	1,31	0,09
Resíduo	12	2,64		

Tabela 3. Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos para avaliar o efeito da biomassa e precipitação sobre o número de interações, taxas de remoção e distância de dispersão dos diásporos oferecidos nas parcelas estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Variável resposta	Variável explicativa	DF	χ^2	P
Todas as espécies de formigas				
Número de interações	Biomassa	1	0,11	0,73
	Precipitação	1	0,002	0,95
Taxa de remoção	Biomassa	1	2,69	0,1
	Precipitação	1	3,15	0,07
Distância de remoção	Biomassa	1	0,0001	0,99
	Precipitação	1	0,24	0,61
Dispersoras de alta qualidade				
Número de interações	Biomassa	1	0,426	0,513
	Precipitação	1	0,537	0,463
Taxa de remoção	Biomassa	1	0,162	0,687
	Precipitação	1	0,05	0,822
Distância de remoção	Biomassa	1	0,641	0,423
	Precipitação	1	0,681	0,409
Dispersoras de baixa qualidade				
Número de interações	Biomassa	1	1,062	0,302
	Precipitação	1	2,052	0,151
Taxa de remoção	Biomassa	1	0,316	0,573
	Precipitação	1	2,069	0,15
Distância de remoção	Biomassa	1	0,022	0,88
	Precipitação	1	2,427	0,119

Tabela 4. Número de interações, taxas de remoção e distância de remoção dos diásporos oferecidos às formigas nas parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Idade de abandono (anos)	Biomassa T/ha	Número de interações	Número de remoções	Distância média de remoção (cm)
8	5,410	59	9	0,222 ± 0,014
11	5,923	23	3	0,053 ± 0,004
14	9,838	79	34	269 ± 1,974
21	8,722	58	4	0,049 ± 0,003
27	14,055	45	22	478 ± 2,044
39	33,811	87	26	50,3 ± 2,335
41	38,547	72	15	709 ± 0,565
44	18,963	69	13	166 ± 0,195
49	16,441	49	6	265 ± 0,281
54	18,562	50	19	293 ± 1,871
150	48,779	203	69	104 ± 0,975

Tabela 5. Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos para avaliar o efeito da biomassa e precipitação sobre o número de interações, taxas de remoção distância de dispersão dos diásporos para as diferentes espécies de Euphorbiaceae estudadas nas parcelas estabelecidas ao longo de um gradiente sucessional no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Espécies de diásporos	**Variáveis**	**Número de interações**		**Taxa de remoção**		**Distância de remoção**	
		χ^2	**P**	χ^2	**P**	χ^2	**P**
J. mutabilis	Biomassa	0,03	0,84	0,31	0,57	0,05	0,82
	Precipitação	0,03	0,84	2,06	0,15	0,003	0,95
C. bahianus	Biomassa	3,78	0,05	0,95	0,32	0,05	0,8
	Precipitação	4,03	0,04	3,83	0,05	2,46	0,11
C. argyrophylloides	Biomassa	11,04	<0,01	29,6	**<0,01**	0,62	0,43
	Precipitação	0,05	0,81	9,22	**0,002**	3,99	**0,04**
C. heliotropiifolius	Biomassa	1,7	0,19	1,93	0,16	0,004	0,94
	Precipitação	4,34	**0,037**	8,83	**0,002**	4,59	**0,03**

Legenda das figuras

Figura 1. Localização da área de estudo: Parque Nacional do Catimbau – PE.

Figura 2. Número de interações (a), taxa de remoção (b) e distância de dispersão (c) de sementes por formigas dispersoras de alta (círculos abertos) e baixa (círculos pretos) qualidade em parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Figura 3. Resultados da Análise de Correspondência Canônica para verificar o efeito da biomassa, precipitação sobre a composição das espécies de formigas que interagiram com os diásporos nas parcelas com vegetação de Caatinga estabelecidas ao longo de um gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Os códigos das espécies de formigas são: Cam_cr, *Camponutus crassus*; Cam_1, *Camponutus* sp.1; Din_qu, *Dinoponera quadriceps*; Dor_go, *Dorymyrmex goeldii*; Dor_2, *Dorymyrmex* sp.2; Dor_th, *Dorymyrmex thoracicus*; Ect_mu, *Ectatomma muticum*; For_3, *Forelius* sp.3;

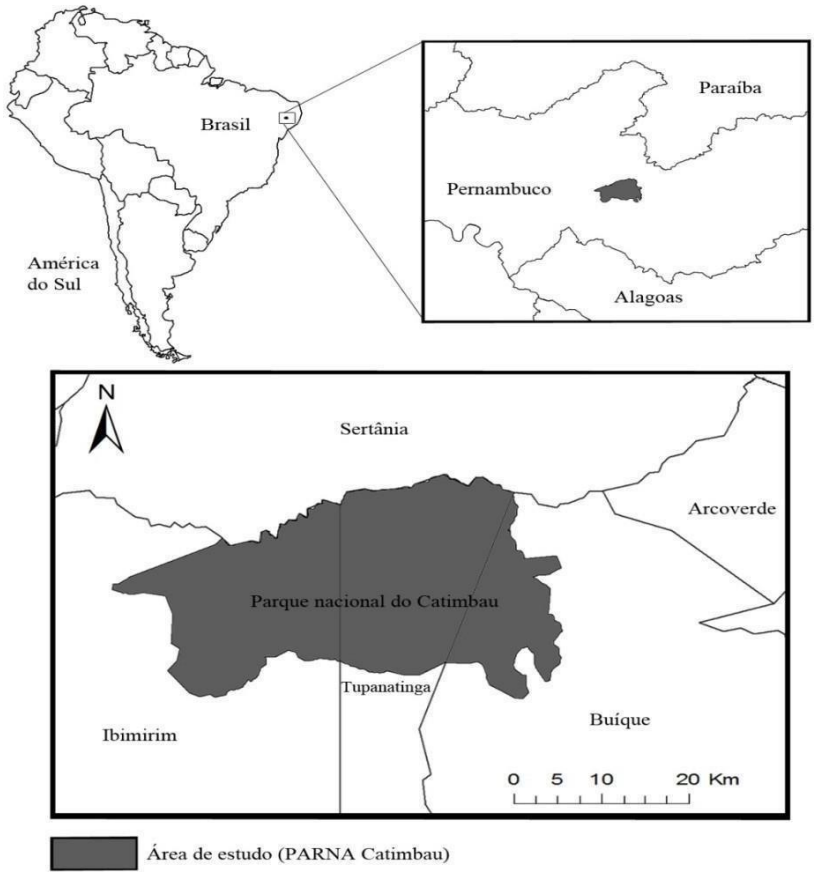
Brasil
América
do Sul
Paraíba
Pernambuco
Alagoas
N
Sertânia
Arcoverde
Parque nacional do Catimbau
Tupanatinga
Buíque
Ibimirim
0 5 10 20 Km
Área de estudo (PARNA Catimbau)

Fig. 1

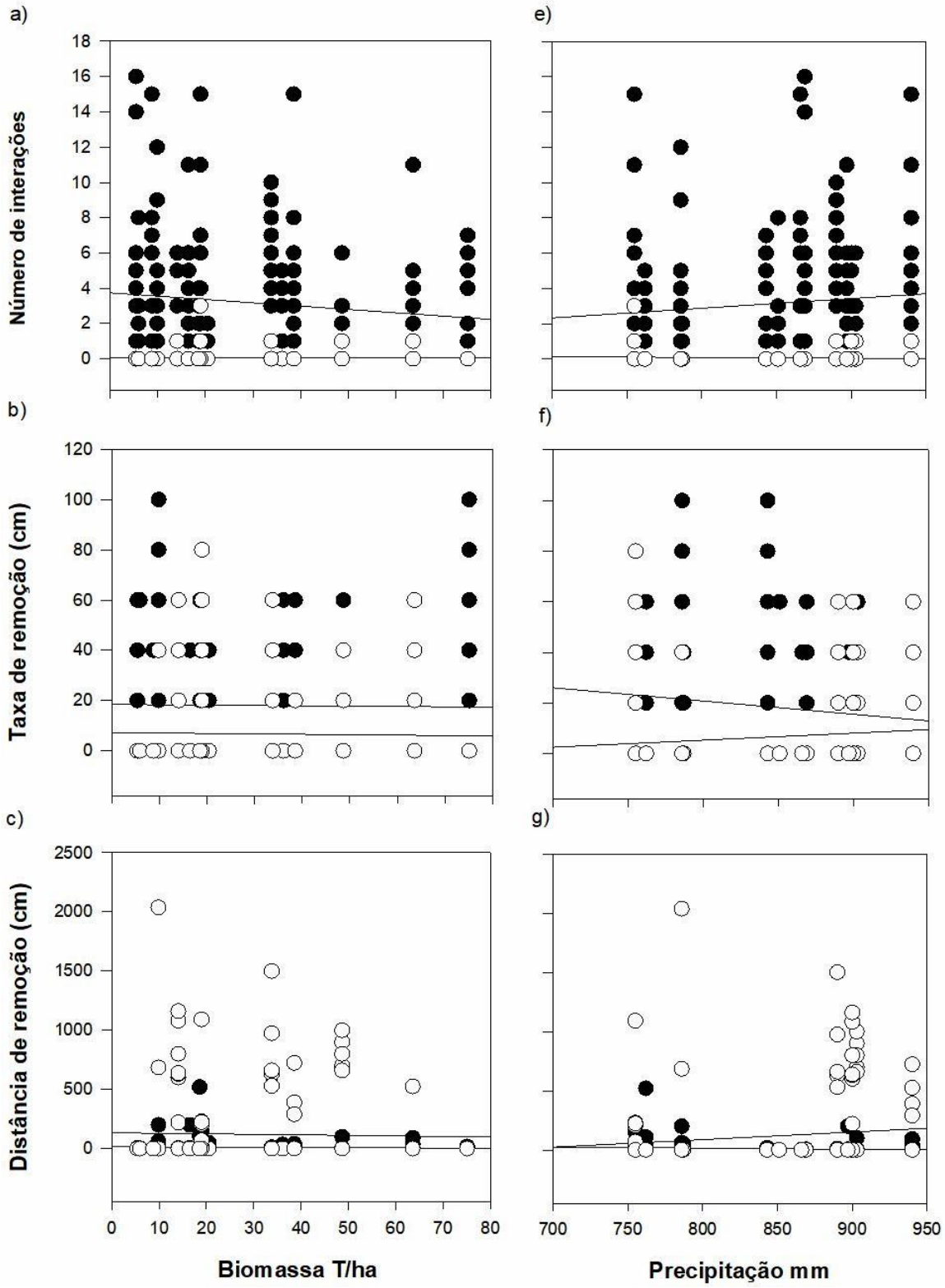
a)
e)
Número de interações
b)
f)
Taxa de remoção (cm)
c)
g)
Distância de remoção (cm)
Biomassa T/ha
Precipitação mm

Fig. 2

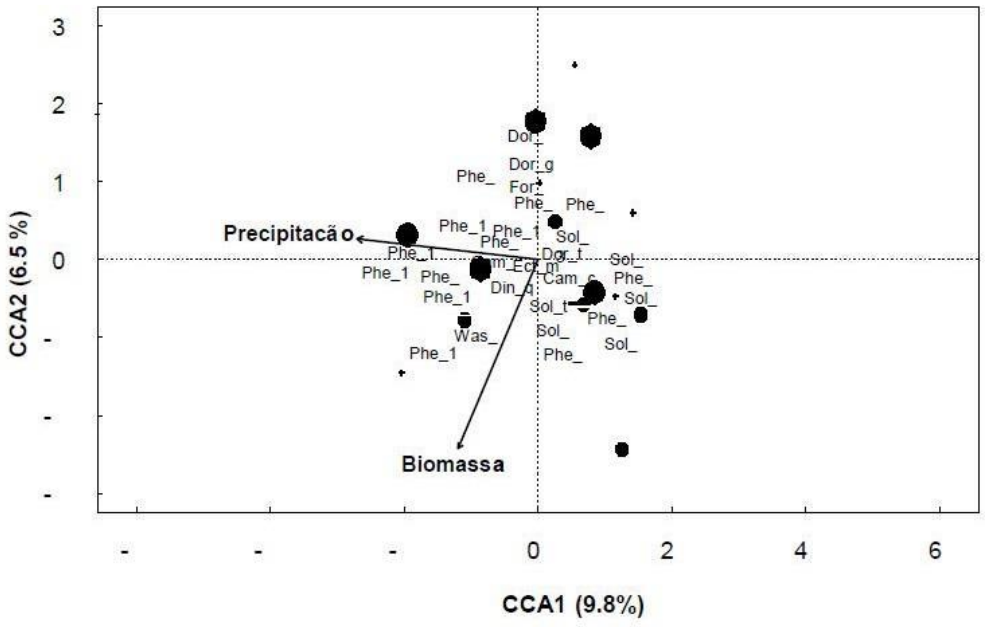

Fig. 3

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Propomos com essa pesquisa compreender como os serviços de dispersão de sementes por formigas são recuperados ao longo da sucessão secundária na Caatinga. Nossa hipótese era que o número de interações das formigas com diásporos, as taxas de remoção e as distâncias de dispersão aumentariam à medida que a sucessão secundária avançasse porque a abundância de formigas dispersoras de alta qualidade também aumentaria. No entanto, não observamos mudanças na qualidade do serviço de dispersão de sementes por formigas nem na abundância de formigas dispersoras de alta qualidade. Também verificamos que as taxas de remoção foram muito mais baixas que em outros estudos em vegetação de Caatinga, apesar das distâncias de dispersão serem similares porque todos os eventos de dispersão de longa distância foram feitos por *Dinoponera quadriceps*. Contudo, as formigas de pequeno tamanho e consideradas dispersoras de baixa qualidade parecem ter um papel mais relevante nas interações com os diásporos porque os diásporos de menor tamanho responderam mais aos gradientes estudados que os de grande tamanho.

No único estudo sobre sucessão secundária das comunidades de plantas lenhosas da Caatinga foi sugerido que rebrotas são mais importantes para a regeneração que o recrutamento de plântulas via sementes. Se esse padrão se confirmar, a dispersão de sementes por formigas e outros vetores não deve ter um papel importante na sucessão secundária da vegetação de Caatinga com teria em florestas úmidas, mas isso tem que ser investigado sistematicamente. Como as áreas de Caatinga continuam sendo substituídas por outros tipos de uso da terra e as áreas remanescentes são perturbadas cronicamente pela população de baixa renda e dependente de recursos naturais para sua subsistência (Ribeiro *et al.* 2015), a falta de recuperação dos serviços de dispersão pode comprometer a regeneração da vegetação, assim como os bens e serviços que essa vegetação oferece e resiliência deste ecossistema frente a novas fontes de perturbação como o aumento da aridez devido às mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

ANDERSEN, A. N. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. **Oecologia**, v. 75, n. 4, p. 507–511, 1988.

ANDERSEN, A. N.; MORRISON, S. C. Myrmecochory in Australia's seasonal tropics: effects of disturbance on distance dispersal. **Australian Journal of Ecology**, v. 23, n. 5, p. 483–491, 1998.

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

BARROS, M. F. G. D. S. Regeneração natural da caatinga após agricultura: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas. Universidade Federal de Pernambuco, 2018.

BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual review of ecology and systematics**, v. 11, n. 1, p. 287– 310, 1980.

BEATTIE, A. J. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. C**ambridge University Press**, 1985.

BERG, R. Y. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. **Australian Journal of Botany**, v. 23, n. 3, p. 475–508, 1975.

BOIEIRO, M. et al. Seed production and pre-dispersal reproductive losses in the narrow endemic *Euphorbia pedroi* (Euphorbiaceae). **Plant Ecology**, v. 213, n. 4, p. 581–590, 2012.

BOYD, R. S. Ecological benefits of myrmecochory for the endangered chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). **American Journal of Botany**, v. 88, n. 2, p. 234–241, 2001.

BROWN, S.; LUGO, A. E. Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. **Plant and Soil**, v. 124, n. 1, p. 53–64, 1990.

BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. a; MEDINA, E. Seasonally Dry Tropical Forests. **Biomass**, v. 78, n. Ma 2003, p. 0–450, 1995.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, 2009.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 195–218, 2012.

CHAZDON, R. L. Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. **University of Chicago Press**, 2014.

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

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

CLEMENTS, F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, 1916.

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

DENSLOW, J. S.; GUZMAN, S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 2, p. 201–212, 2000.

DENT, D. H.; DEWALT, S. J.; DENSLOW, J. S. Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 3, p. 530–542, 2013.

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

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

DERROIRE, G. et al. The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. **Biotropica**, v. 48, n. 3, p. 290–300, 2016.

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

EWEL, J. J. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. **The Journal of Ecology**, p. 293–308, 1976.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in ecology & evolution**, v. 11, n. 3, p. 119–124, 1996.

FOLEY, J. A. Global Consequences of Land Use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570–574, 2005.

GALLEGOS, S. C.; HENSEN, I.; SCHLEUNING, M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 3, p. 659-666, 2014.

GAMMANS, N.; BULLOCK, J. M.; SCHÖNROGGE, K. Ant benefits in a seed dispersal mutualism. **Oecologia**, v. 146, n. 1, p. 43–49, 2005.

GENTRY, A. H. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: **Seasonally Dry Tropical Forests**. p. 146–194, 1995.

GILADI, I. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, v. 112, n. 3, p. 481–492, 2006.

GÓMEZ, C.; ESPADALER, X. An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. **Ecography**, v. 36, n. 11, p. 1193–1201, 2013.

GUARIGUATA, M. R. et al. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. **Plant ecology**, v. 132, n. 1, p. 107–120, 1997.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 2001.

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

HARPER, J. L. et al. Population biology of plants. **Population biology of plants.**, 1977.

HAUFF, S. N. Representatividade do Sistema Nacional de Unidades de Conservação na Caatinga. **Brasília: Programa das Nações Unidas Para o Desenvolvimento**, 2010.

HIGASHI, S. et al. Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). **Oikos**, p. 389–394, 1989.

HORN, H. S. The Ecology of Secondary Succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 5, n. 1, p. 25–37, 1974.

HOWE, H. F. Constraints on the evolution of mutualisms. **The American Naturalist**, v. 123, n. 6, p. 764–777, 1984.

HOWE, H. F.; MIRITI, M. N. When seed dispersal matters. **AIBS Bulletin**, v. 54, n. 7, p. 651–660, 2004.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual review of ecology and systematics**, v. 13, n. 1, p. 201–228, 1982.

HUGHES, L.; WESTOBY, M. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. **Ecology**, v. 73, n. 4, p. 1285–1299, 1992.

JANSEN, D. H. Management of habitat fragments in a tropical dry forest. **Annuals of the Inglater Botanical Garden**, v. 75, n. 1, p. 105–116, 1988.

JANZEN, D. H.; MARTIN, P. S. Neotropical anachronisms: the fruits the

gomphotheres ate. **Science**, v. 215, n. 4528, p. 19–27, 1982.

LANG, G. E.; KNIGHT, D. H. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. **Ecology**, v. 64, n. 5, p. 1075–1080, 1983.

LAURANCE, W. F.; PERES, C. A. Emerging threats to tropical forests. U**niversity of Chicago Press**, 2006.

LEAL, et al. Ants of the Caatinga: Diversity, Biogeography, and Functional Responses to Anthropogenic Disturbance and Climate Change. In: **Caatinga**. Springer, Cham, p. 65-95, 2017.

LEAL, I. R. et al. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 139–146, 2005.

LEAL, I. R.; LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N. The benefits of myrmecochory: A matter of stature. **Biotropica**, 2015.

LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 885–894, 2007.

LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests**. Biotropica**, p. 516- 528, 2014.

LEAL, L. C. et al. Myrmecochores can target high-quality disperser ants: variation in elaiosome traits and ant preferences for myrmecochorous Euphorbiaceae in Brazilian Caatinga. **Oecologia**, v. 174, n. 2, p. 493–500, 2014.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed- dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, v. 174, n. 1, p. 173–181, 2014.

LEAL, L. C.; LEAL, I. R.; LEAL.; OLIVEIRA, F. M. P.; ARCOVERDE, G. B.; ANDERSEN, A. N. Effects of human disturbance and climate change on mymrmecochory in Brasilian Caatinga. Ant-plant Interactions: Impacts of Humans on Terrestrial Ecosystems**. Cambridge University Press.** p. 112–132, 2017.

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

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

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

LENGYEL, S. et al. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: a global survey. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 12, n. 1, p. 43–55, 2010.

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

LIPPOK, D. et al. Forest recovery of areas deforested by fire increases with elevation in the tropical Andes. **Forest ecology and management**, v. 295, p. 69-76, 2013.

LÔBO, D.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Relocation of *Croton sonderianus* (Euphorbiaceae) seeds by Pheidole fallax Mayr (Formicidae): a case of post-dispersal seed protection by ants? **Neotropical entomology**, v. 40, n. 4, p. 440–444, 2011.

MANZANEDA, A. J.; REY, P. J. Geographic variation in seed removal of a myrmecochorous herb: influence of variation in functional guild and species composition of the disperser assemblage through spatial and temporal scales. **Ecography**, v. 31, n. 5, p. 583–591, 2008.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography,** v. 33 n*.* 3, p. 491-505, 2006.

MONTGOMERY, R. A.; CHAZDON, R. L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. **Ecology**, v. 82, n. 10, p. 2707–2718, 2001.

MORA, F. et al. Testing Chronosequences through Dynamic Approaches: Time and Site Effects on Tropical Dry Forest Succession. **Biotropica**, 2015.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of Tropical Dry Forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 67–88, 1986.

NESS, J. H. et al. Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions. **Ecology**, v. 85, n. 5, p. 1244–1250, 2004.

NEVES, F. S. et al. Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. **Biotropica**, v. 46, n. 1, p. 14–24, 2014.

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

PAULA, A. S. Regeneração natural de uma área de caatinga após o uso para a agricultura ao longo de uma cronossequência. **Universidade Federal de Pernambuco,** 2017.

PENNINGTON, R. T. et al. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests background: seasonally dry tropical forest. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst**, v. 40, p. 437–57, 2009.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481–492, 2010.

QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: **Caatinga**. Springer,. p. 23–63, 2017.

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

RATTER, J. A. et al. Observations on forests of some mesotrophic soils in Central Brazil. **Rev. Brasil. Bot**, v. 1, n. 1, p. 47–58, 1978.

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

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

RICKLEFS, R. E. A economia da natureza. 2010. Ed. Rio de Janeiro: **Guanabara Koogan**, p, 572, 2010.

RUDGERS, J. A.; STRAUSS, S. Y. A selection mosaic in the facultative mutualism between ants and wild cotton. **Biological Sciences**, v. 271, n. 1556, p. 2481–2488, 2004.

RUXTON, G. D.; SCHAEFER, H. M. The conservation physiology of seed dispersal.**: Biological Sciences**, v. 367, n. 1596, p. 1708–1718, 2012.

SAMPAIO, E. Caracterização do bioma caatinga. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga, Brasília: Serviço Florestal Brasileiro. 368p, 2010.

SAMPAIO, E. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. Seasonally dry tropical forests, p. 35–63, 1995.

SILVA, J. M. C, et al. The Caatinga: understanding the challenges. In: Caatinga. **Springer, Cham**, p. 3-19. 2017.

SILVA, J. M. C.; BARBOSA, L. C. F. Impact of Human Activities on the Caatinga. In: **Caatinga**. Springer, p. 359–368. 2017.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. 2017.

SILVA, P. D. et al. Harvesting of Protium heptaphyllum (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 3, p. 553–560, 2007.
SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental conservation**, v. 25, n. 1, p. 1–2, 1998.

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

TABARELLI, M. et al. The Future of the Caatinga. In: Caatinga. **Springer**, p. 461– 474. 2017.
TEWKSBURY, J. J. et al. In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. **Conservation Biology**, v. 13, n. 1, p. 98–107, 1999.

TOBY PENNINGTON, R.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2,p. 261–273, 2000.

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

VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration Ecology**, v. 14, n. 1, p. 11–20, 2006.

WENNY, D. G. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. **Evolutionary Ecology Research**, v. 3, n. 1, p. 37–50, 2001.

WIJDEVEN, S. M. J.; KUZEE, M, E. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. **Restoration ecology**, v. 8, n. 4, p. 414-424, 2000.

WITMER, M. C.; CHEKE, A. S. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. **Oikos**, p. 133–137, 1991.

ANEXO A – MODELO DA REVISTA

Cambridge Core

Home > Journals > Journal of Tropical Ecology > Information > Instructions for authors

English | Français

Journal of Tropical Ecology

Search Journal of Tropical Ecology cor

Search within full text

Other actions

Instructions for authors

Scope (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#scope) | Submission and Review Process (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#submissionandreviewprocess) | Publishing Ethics (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#publishingethics) | Preprints Policy (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#preprintspolicy) | Article Types (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#articletypes) | Manuscript Preparation (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#manuscriptpreparation) | Copyright (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#copyright) | Article Proofs (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#articleproofs) | Open Access (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#openaccess) | Information for Peer Reviewers (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#informationforpeerreviewers) | Digital Preservation Policy (https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#digitalpreservationpolicy)

Scope

Journal of Tropical Ecology aims to address topics of general relevance and significance to tropical ecology. This includes sub-disciplines of ecology, such as conservation biology, evolutionary ecology, marine ecology, microbial ecology, molecular ecology, quantitative ecology, etc. Studies in the field of tropical medicine, specifically where it