



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA

CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS

PROGRAMA DE POS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE

CAMPUS II – AREIA-PB

THAIS APARECIDA VITORIANO DANTAS

**COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES DO GÊNERO *Erythroxylum* EM FRAGMENTO DE
MATA ATLÂNTICA NORDESTINA**

AREIA

2020

THAIS APARECIDA VITORIANO DANTAS

**COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES DO GÊNERO *Erythroxylum* EM FRAGMENTO DE
MATA ATLÂNTICA NORDESTINA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. José Domingos Ribeiro Neto

AREIA

2020

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

D192c Dantas, Thais Aparecida Vitoriano.

Coexistência de espécies do gênero *Erythroxylum* em
fragmento de mata atlântica nordestina / Thais
Aparecida Vitoriano Dantas. - João Pessoa, 2020.

74 f. : il.

Orientação: José Domingos Ribeiro Neto.

Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCA.

1. Biodiversidade. 2. Nicho ecológico. 3. Exclusão
competitiva. 4. Espécies congêneras. 5. Dispersão de
sementes. I. Ribeiro Neto, José Domingos. II. Título.

UFPB/BC

CDU 574.1(043)



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
CAMPUS II - AREIA-PB

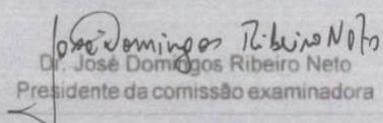
TÍTULO: "COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES DO GÊNERO *Erythroxylum* EM FRAGMENTO DE MATA ATLÂNTICA NORDESTINA".

AUTORA: THAIS APARECIDA VITORIANO DANTAS

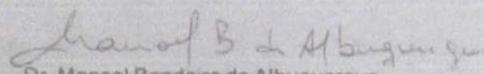
JULGAMENTO

CONCEITO: APROVADA

EXAMINADORES:


Dr. José Domingos Ribeiro Neto
Presidente da comissão examinadora


Dr. Xavier Arnan
Examinador externo


Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque
Examinador interno

Areia - PB, 30 de abril de 2020.

A minha mãe Maria Elizabete Vitoriano Dantas
por todo amor, presença (mesmo em minha ausência),
compreensão e orações.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus Pai, autor do meu destino, e força presente em todos os momentos da minha vida.

A minha família, em especial minha mãe, Maria Elizabete Vitoriano Dantas, por todo amor, apoio, carinho e compreensão transmitido durante todos os momentos da minha vida. Está conquista também é sua mãe!

Ao meu noivo, Ítalo Gabriel Vieira Gomes, por todo amor, apoio, compreensão, carinho, dedicação, e companheirismo em todas as excursões ao campo. Agradeço por acreditar e torcer por mim, por todas as discussões teóricas sobre ecologia, por me fazer enxergar as situações de todos os ângulos (as vezes era difícil), e por compartilhar comigo todos os momentos de felicidade e tristeza durante esta longa caminhada.

Ao meu orientador, professor Dr. José Domingos Ribeiro Neto, pela orientação, incentivo, confiança, disponibilidade, compreensão (com minhas limitações) e ensinamentos durante esses dois anos de mestrado que muito contribuíram na minha formação pessoal e profissional. Muito obrigada!

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade: Dr. Rosemberg Fernandes de Menezes, Dr^a.Luciana Gomes Barbosa, Dr. Fredy Alexander Alvarado Roberto e Dr. Bráulio Almeida Santos pelos ensinamentos transmitidos. Cada um de vocês contribuíram de forma especial na execução deste trabalho e em minha formação profissional.

Ao professor Dr. Rosemberg Fernandes de Menezes (quase coorientador), por todos os ensinamentos e conselhos compartilhados durante esses dois anos de mestrado.

Aos componentes da banca da defesa de dissertação, pelo aceite do convite para avaliador:

Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque, Dr. Xavier Arnan Viadiu e ao Dr. Rosemberg Fernandes de Menezes e Dr^a Lenyneves Duarte Alvino de Araújo (membros suplentes).

A Jackson dos Santos e Anderson Dantas Leal, por toda ajuda e dedicação durante toda a execução dessa pesquisa. Muito obrigada meninas, a ajuda de vocês foi muito importante.

Aos meus amigos de todas as horas: Pricila, Joneanny, Leliane, Sônia, Rosângela, Lais, Sabrina, Mércia, Otálicio, João Paulo, Anderson, que acompanharam essa caminhada de perto me incentivando e apoiando.

Adriana Pricilla Jales Dantas, a irmã de coração que a Universidade me presenteou, muito obrigada por os concelhos, apoio e carinho. Por passarmos juntas por tantos momentos felizes, como também difíceis, mas sempre tendo uma à outra como apoio.

A professora Dr^a Luciana Gomes Barbosa, minha amiga, pela amizade, exemplo de vida e alegria. Obrigada por todo apoio, concelhos e conhecimentos compartilhados, que tanto me ajudaram ao longo desta caminhada.

A Edjane Oliveira de Lucena, minha amiga querida, pelo ombro acolhedor e por sempre estar disponível a me escutar e partilhar seus conhecimentos. Agradeço por todo apoio, paciência e carinho transmitido em tantos momentos.

A minha amiga, Joneany Margylla de Medeiros Silvestre da Rocha, companheira de mestrado e dona do PPGBIO móvel (tenho que deixar isso registrado). Obrigada por todo apoio (no experimento de campo, principalmente), compreensão, conselhos, amor e carinho.

A Universidade Federal da Paraíba e ao Centro de Ciências Agrárias, pelo apoio financeiro e logístico.

A Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado da Paraíba e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

Á todos, “Muito Obrigada!”

RESUMO

COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES DO GÊNERO *Erythroxylum* EM FRAGMENTO DE MATA ATLÂNTICA NORDESTINA

Dentro da ecologia de comunidades, existem processos em diferentes escalas espaciais envolvidos na montagem e estruturação dessas comunidades. Dentre os quais, destacam-se processos ecológicos relacionados à filtragem das espécies que podem persistir dentro dessas comunidades com base em suas tolerâncias às diferentes condições ambientais e interações com outras espécies, como por exemplo, a competição. Durante esses processos de montagem das comunidades, a disponibilidade da gama de condições (abióticas e bióticas) e recursos no tempo e no espaço são heterogêneas, permitindo que diferentes pontos nesse espaço ao longo do tempo apresentem conjuntos de condições distintos, os quais serão ocupados por diferentes espécies, colaborando assim, para a coexistência das mesmas dentro das comunidades. O objetivo dessa dissertação foi entender como três espécies de plantas congenéricas, pertencentes ao gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), compartilham as diversas dimensões do nicho ecológico (abiótico e biótico) permitindo a sua coexistência em um relicto de Floresta Tropical Úmida. Dividimos esse trabalho dois capítulos: No primeiro, investigamos como as três espécies compartilham as dimensões do nicho abiótico, de acordo com as condições ambientais dos locais em que foram realizadas as coletas. Para a nossa amplitude de dados, as três espécies de plantas demonstram sobreposição de parte dos nichos, dado que, as três ocorrem em todos os locais dos gradientes (não existindo uma parte em que estejam flagrantemente ausentes). Entretanto, a espécie *E. simonis* destaca-se como a competidora mais forte, se beneficiando ao longo de todos os gradientes com o aumento de sua abundância. Enquanto que, *E. pauferrense* e *E. citrifolium* demonstram maior competição. No segundo capítulo, avaliamos o particionamento de nicho biótico, através dos serviços de dispersão providos por formigas aos diásporos das espécies *Erythroxylum simonis* e *Erythroxylum pauferrense*. Em decorrência da falta de disponibilidade dos diásporos de *Erythroxylum citrifolium*, os experimentos foram realizados apenas com os frutos de duas das três espécies. Os nossos resultados não demonstraram o particionamento de nicho biótico entre as espécies *E. pauferrense* e *E. simonis* por meio dos eixos de riqueza e composição de formigas, intensidade de interação das espécies de formigas com os frutos das plantas e dos serviços de limpeza e remoção dos seus diásporos. Entretanto, colabora com informações sobre os serviços de dispersão prestados pelas espécies de formigas aos diásporos dessas duas espécies de plantas não mimercocóricas, como também,

sobre à importância desses serviços de dispersão na manutenção das comunidades de plantas. Estudos como esses, ajudam no entendimento dos processos de compartilhamento de nicho e coexistência entre espécies filogeneticamente próximas, e no fornecimento de modelos importantes para a compreensão dos fatores que direcionam e estruturam as comunidades de plantas.

Palavras-chave: Nicho ecológico. Competição. Exclusão competitiva. Espécies congenericas. Dispersão de sementes.

ABSTRACT

COEXISTENCE OF *Erythroxylum* SPECIES IN FRAGMENT OF NORTHEAST ATLANTIC FOREST

Within the ecology of communities, there are processes at different spatial scales involved in the assembly and structuring of these communities. Among them, ecological processes related to the filtering of species that may persist within these communities based on their tolerances to different environmental conditions and interactions with other species, such as competition, stand out. During these processes of community assembly, the availability of the range of conditions (abiotic and biotic) and resources in time and space are heterogeneous, allowing different points in this space over time to present different sets of conditions, which will be occupied by different species, thus collaborating for their coexistence within the communities. The objective of this dissertation was to understand how three congeneric plant species, belonging to the genus *Erythroxylum* (*Erythroxylaceae*), share the various dimensions of the ecological niche (abiotic and biotic) allowing their coexistence in a relict of Humid Tropical Forest. We divided this work into two chapters: In the first, we investigated how the three species share the dimensions of the abiotic niche, according to the environmental conditions of the places where the collections were made. For our range of data, the three plant species show overlap of part of the niches, since all three occur at all locations of the gradients (there is no part in which they are flagrantly absent). However, the species *E. simonis* stands out as the strongest competitor, benefiting along all gradients with the increase of its abundance. While *E. paufferrense* and *E. citrifolium* demonstrate greater competition. In the second chapter, we evaluated the partitioning of biotic niche, through the dispersal services provided by ants to the diaspora of the species *Erythroxylum simonis* and *Erythroxylum paufferrense*. Due to the lack of availability of *Erythroxylum citrifolium* diaspora, the experiments were carried out only with the fruits of two of the three species. Our results have not demonstrated the partitioning of biotic niche between *E. paufferrense* and *E. simonis* species through the axes of richness and composition of ants, intensity of interaction of the ants species with the fruits of the plants and cleaning services and removal of their diaspora. However, it collaborates with information on the dispersal services provided by ant species to the diaspora of these two non-myercocoric plant species, as well as on the importance of these dispersal services in maintaining plant communities. Studies such as these help in understanding the processes of niche sharing and coexistence among phylogenetically close species, and in providing important models for understanding the factors that drive and structure plant communities.

Keywords: Ecological niche. Competition. Competitive exclusion. Congeneric species. Seed dispersal.

.

SUMÁRIO

Introdução Geral	15
<i>Teoria de nicho ecológico</i>	15
<i>Particionamento e coexistência</i>	16
<i>Dispersão de sementes e o papel das formigas</i>	17
Referências	19
CAPÍTULO I: PARTIÇÃO DE NICHOS ABIÓTICO ENTRE ESPÉCIES CONGENÉRICAS EM FRAGMENTO DE MATA ATLÂNTICA NORDESTINA	23
Introdução	26
Métodos	27
<i>Área de estudo</i>	27
<i>Caracterização do nicho abiótico</i>	29
<i>Luminosidade</i>	29
<i>Composição química e física do solo</i>	29
<i>Umidade do solo</i>	29
<i>Análise dos dados</i>	30
Resultados	30
Discussão	32
Tabelas	36
Legenda de figuras	38
Referências	42
CAPÍTULO II: PARTIÇÃO DE NICHOS BIÓTICO ENTRE DUAS ESPÉCIES CONGENÉRICAS: IMPLICAÇÕES DA DISPERSÃO DE SEMENTES	47
Introdução	48
Métodos	52
<i>Área de estudo</i>	52
<i>Espécies focais e coleta dos frutos</i>	52
<i>Experimento de dispersão</i>	53
<i>Análise dos dados</i>	54
Resultados	55
Discussão	56
Tabelas	59
Legenda de figuras	58
Referências	64
Considerações finais	68

LISTA DE TABELAS

Capítulo I – Partição de nicho abiótico entre espécies congênicas em fragmento de Mata Atlântica Nordestina

Tabela 1. Média e desvio padrão das variáveis abióticas das dez parcelas estabelecidas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....34

Tabela 2. Efeitos das variáveis ábóticas sobre a abundância das três espécies de *Erythroxylum* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....35

Capítulo II – Partição de nicho biótico entre duas espécies congênicas: implicações da dispersão de sementes

Tabela 1. Intensidade média da porcentagem de interação das espécies de formigas com os diásporos de *E. pauferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....57

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I – Partição de nicho abiótico entre espécies congênicas em fragmento de Mata Atlântica Nordestina

- Figura 1.** Mapa com a localização do Parque Estadual Mata do Pau Ferro no Município de Areia – PB, destacando as unidades amostrais (círculos escuros).....37
- Figura 2.** Efeito das variáveis preditoras abióticas sobre a abundância total de *Erythroxylum* no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....38
- Figura 3.** Resposta da abundância das três espécies de *Erythroxylum* aos gradientes das variáveis ambientais em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....39

Capítulo II – Partição de nicho biótico entre duas espécies congênicas: implicações da dispersão de sementes

- Figura 1.** Mapa com a localização do Parque Estadual Mata do Pau Ferro no Município de Areia – PB, destacando as unidades amostrais (círculos escuros).....59
- Figura 2.** Gráfico da riqueza de espécies de formigas que interagiram com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....60
- Figura 3.** Análise de Componentes Principais da porcentagem da intensidade de interação de cada espécie de formiga com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro. Abreviações: Bra1 - *Brachymyrmex M1*; Bra2 - *Brachymyrmex M2*; Cam1 - *Camponotus M1*; Cam2 - *Camponotus M2*; Cre1 - *Crematogaster M1*; Cre2 - *Crematogaster M2*; Din1 - *Dinoponera quadriceps*; Ect1 - *Ectatomma M1*; Nom1 - *Nomamyrmex M1*; Nyl1 - *Nylanderia M1*; Par1 - *Paratrechina M1*; Phe1 - *Pheidole M1*; Phe2 - *Pheidole M2*; Phe3 - *Pheidole M3*; Phe4 - *Pheidole M4*; Phe5 - *Pheidole M5*; Phe6 - *Pheidole M6*; Pse1 - *Pseudomyrmex M1*; Ser1 - *Sericomyrmex M1*; Sol1 - *Solenopsis M1*; Sol2 - *Solenopsis M2*; Sol3 - *Solenopsis M1*; Tap1 - *Tapinoma M1*.....60
- Figura 4.** Média de diásporos limpos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....61
- Figura 5.** Média de diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* removidos em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.....61

Introdução Geral

Teoria de nicho ecológico

A teoria de nicho ecológico é de fundamental importância para ecologia, atuando como uma ideia subjacente à maioria das teorias, explicando como fatores bióticos e abióticos afetam a abundância e distribuição das espécies, e como elas utilizam e competem pelos recursos disponíveis no ambiente (GONZÁLEZ et al., 2017). Essa teoria articulou vários conceitos ao longo da história da ecologia, como por exemplo, os conceitos propostos por Grinnell (1917), Elton (1927) e Hutchinson (1957). Todos esses conceitos visam colaborar no entendimento da dinâmica existente na organização das comunidades.

Joseph Grinnell em 1917, definiu o nicho de uma espécie de acordo com suas respostas aos conjuntos de características físicas do habitat em que se encontram. Enquanto que Charles Elton (1927), levou em consideração uma descrição qualitativa dos recursos para a persistência das espécies, bem como, as modificações que as espécies impõem ao ambiente. Em contrapartida, George Evelyn Hutchinson em 1957, propôs uma nova formalização do conceito de nicho, que desde então, se tornou central para muitas ideias e teorias ecológicas (PULLIAM, 2000).

Hutchinson descreveu o nicho ecológico de forma qualitativa, levando em consideração a importância das condições abióticas e bióticas (as múltiplas n-dimensões) sobre a aptidão das espécies (REAL; LEVIN, 1991; GONZÁLEZ et al., 2017). Também descreveu que o intervalo de condições e recursos dentro dos quais os indivíduos de uma espécie podem persistir consiste em seu nicho fundamental, enquanto o espectro mais limitado de condições e recursos, representado apenas pelo intervalo de condições sob as quais a espécie de fato existe, apresenta-se como o seu nicho realizado (HUTCHINSON, 1957; PULLIAM, 2000).

De acordo com a teoria de nicho ecológico, as distribuições espaciais das espécies são determinadas pelos limites de suas tolerâncias à diferentes condições ambientais e interações bióticas disponíveis no espaço (BELYEA; LANCASTER, 1999; SILVERTOWN, 2004; LÁZARO; MCGILL, 2014). Desta forma, as espécies respondem com performances diferentes aos conjuntos de condições disponíveis ao longo do tempo e do espaço. Sendo assim, ambientes em que as espécies apresentem requisitos semelhantes para os seus recrutamentos, a competição tenderá a ser maior, o que poderá ocasionar uma performance mais limitada das espécies (afim de diminuir a competição e permitir a coexistência), ou a exclusão da espécie inferiormente

competitiva (SILVERTOWN, 2004; MCGILL et al., 2007). Diante disso, as espécies tendem a apresentar melhores desempenhos em locais com maior disponibilidade dos conjuntos de condições ideais para os seus desenvolvimentos (considerado como o ponto ótimo), e conseqüentemente, menor desenvolvimento em locais com condições limitadas (HUTCHINSON, 1957; PULLIAM, 2000).

Particionamento e coexistência

As comunidades biológicas, ou seja, o conjunto de populações de diversas espécies que habitam um mesmo local, resultam de processos em diferentes escalas espaciais, dentre os quais, podemos citar processos ecológicos relacionados a eventos migratórios, variações nas condições abióticas, ocorrência de distúrbios e interações com outras espécies (BELYEA; LANCASTER, 1999; LÁZARO; MCGILL, 2014). Desse modo, condições ambientais como disponibilidade de luz (KOBÉ, 1999; COMITA et al. 2009), de água (LIN et al., 2012) e nutrientes (BAI et al., 2012) no solo (importantes para comunidades de plantas), ou disponibilidade de recursos alimentares (importantes para as comunidades de animais) (KOZLOWSKI; ARJO, 2008), são cruciais e atuam selecionando subconjuntos de organismos dentro dessas comunidades capazes de suportá-las. Adicionalmente, em cada um desses subconjuntos, interações bióticas permitem a manutenção das espécies capazes de tolerar a dinâmica interna de interações com outras espécies, especialmente a competição interespecífica (BELYEA; LANCASTER, 1999).

Além disso, a distribuição espacial das espécies é resultante de fatores evolutivos e ecológicos, tais como, competição interespecífica, limitações de dispersão e adaptações locais (MCGILL et al., 2007). Durante esses processos de montagem das comunidades, a disponibilidade da gama de condições (abióticas e bióticas) e recursos no tempo e no espaço são heterogêneas, permitindo que diferentes pontos nesse espaço ao longo do tempo apresentem conjuntos de condições distintos, os quais serão ocupados por diferentes espécies, colaborando assim, para a coexistência das mesmas dentro das comunidades (BELYEA; LANCASTER, 1999; SILVERTOWN, 2004).

Essa heterogenidade encontrada na distribuição geográfica das espécies está relacionada ao fato de que as mesmas podem apresentar tolerâncias distintas aos diferentes conjuntos de condições (abióticas e bióticas) dos ambientes nos quais se encontram (MARK, 2004; CSERGO et al., 2017). Além disso, o modo como as diferentes espécies compartilham as

múltiplas dimensões que compõem o seu nicho ecológico influencia em escala mais fina a sua ocorrência (HUTCHINSON, 1957). De modo geral, com o intuito de reduzir a competição, uma das espécie, pode acabar ocupando posições mais restritas do seu espaço de nicho (local mais limitado de condições e recursos), evitando assim, a exclusão competitiva e aumentando das chances de coexistência (HUTCHINSON, 1957; BELYEA; LANCASTER, 1999; SILVERTOWN, 2004), inclusive a coexistência de espécies filogeneticamente próximas que, teoricamente, devem apresentar maior grau de sobreposição de nichos (CHASE; LEIBOLD, 2003; QUEENBOROUGH et. al.,2009; AMARANTE, 2011; PETERSON et. al., 2013).

Dispersão de sementes e o papel das formigas

A dispersão de sementes mediada por animais permitem que as plantas utilizem uma porção maior do espaço físico do que alcançariam através das síndromes de dispersão abióticas (BRUNO et al., 2003). As formigas estão dentre os vários agentes responsáveis pela dispersão das sementes, sendo consideradas como dispersoras de mais de 80 famílias de plantas, podendo remover as sementes diretamente da planta mãe (atuando como dispersoras primárias) ou movê-las secundariamente após deposição no solo (dispersoras secundárias) (BEATTIE, 1985; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Essa relação entre planta e formiga é conhecida como mirmecocoria, em que as sementes apresentam uma adaptação chamada elaiossomo que ativamente atrai formigas dispersoras (BEATTIE, 1985; CHRISTIANINI, 2007). Este tipo de interação é tipicamente mutualística, sendo assim, ambos os parceiros na interação são beneficiados (CHRISTIANINI, 2007). No entanto, trabalhos mostram que uma grande variedade de diásporos não mirmecocóricos (sementes que não apresentam elaiossomo) podem ser dispersos por formigas oportunisticamente (MILESI; CASENAVE, 2004; PASSOS; OLIVEIRA, 2003; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007; CAMARGO et al., 2016), atuando como dispersoras primárias ou mais comumente como dispersoras secundárias (RETANA et al., 2004; CAMARGO et al., 2016; CLEMENTE et al., 2020). E portanto, as formigas podem atuar prestando serviços de dispersão similares às espécies de plantas mirmecocóricas e não mirmecocóricas (CAMARGO et al., 2016).

Nas regiões Neotropicais, a diplocoria, dispersão em duas etapas, com a primeira etapa completada com a remoção do diásporo diretamente da planta mãe (seja uma síndrome biótica, abiótica ou autocórica), seguida da dispersão secundária (diásporos já removidos da planta mãe) realizada por formigas (VANDER WALL; LONGLAND, 2004). A diplocoria é um

mecanismos de dispersão comum, especialmente para espécies de plantas em que uma proporção significativa dos frutos ou sementes são depositados em baixo da planta mãe (CHRISTIANINI, 2007; CAMARGO et al., 2016). Nessas regiões a importância das formigas como dispersoras de espécies não mirmecocóricas têm se tornado evidente (LEAL; OLIVEIRA, 1998; PIZO; OLIVEIRA, 1998), uma vez que nos trópicos, a verdadeira mirmecocoria é rara, com ocorrência de apenas 0,2% das espécies plantas mirmecocóricas reconhecidas (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

A dispersão de sementes em geral, e por formigas em particular, pode trazer uma série de vantagens para as plantas, o que vem a influenciar diretamente no crescimento e sobrevivência das plântulas (BEATTIE, 1985; GILADI, 2006). Em alguns casos, na dispersão secundária, as formigas podem remover as sementes por até 100 m, aumentando assim, a distância da dispersão (PIZO; OLIVEIRA, 1998; FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002). A dispersão secundária também pode resultar em uma dispersão direcionada das sementes e frutos para micro sítios favoráveis ao seu desenvolvimento (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007), como por exemplo, os seus ninhos (GILADI, 2006; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007), aumentando assim, as taxas de germinação das sementes (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, CAMARGO et al., 2016), além de atuar na redução do ataque por predadores de sementes e patógenos (LEAL; OLIVEIRA, 1998; PIZO; OLIVEIRA, 1998; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

Neste trabalho, utilizamos três espécies do gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) como modelos para o nosso estudo, por serem bem representadas em termos de abundância na área utilizada para a pesquisa (ARAÚJO, 2016), como também, por apresentarem grande versatilidade ecológica, sendo encontradas em ambientes úmidos, regiões semiáridas, e em diferentes níveis de elevação, desde o nível do mar até locais montanhosos (LOIOLA; COSTA-LIMA, 2014), e por espécies de plantas pertencentes a esse gênero terem demonstrado que se beneficiam da dispersão de sementes mediadas por formigas (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013). Diante disso, objetivamos investigar como essas três espécies de plantas congênicas, compartilham as diversas dimensões do nicho ecológico (abiótico e biótico) permitindo a sua coexistência em um relicto de Floresta Tropical Úmida. Dividimos essa dissertação em dois capítulos, em que no primeiro, investigamos como essas três espécies de plantas compartilham as dimensões do nicho abiótico de acordo com as condições ambientais dos locais em que foram realizados a pesquisa. No segundo capítulo, avaliamos o particionamento de nicho biótico considerando os serviços de dispersão mediados por formigas providos aos diásporos de duas das espécies nas parcelas em estudo.

Referências

- AMARANTE, Débora Delevati do. **Distribuição espaço-temporal de comunidades de girinos (Amphibia: Anura) no Cerrado Sul-Mato-Grossense**. 2011. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, 2011.
- ARAÚJO, Lenyneves Duarte Alvino de. **Variação espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de brejo de altitude, Nordeste do Brasil**. 2016. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Pernambuco, Pernambuco, 2016.
- BAI, X; QUEENBOROUGH, S. A; Wang, X; Zhang, J; Li, B; Yuan, Z.; Xing D; Lin, F; Hao, Z. Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. **Oecologia**, v. 170, n. 3, p. 755-765, 2012.
- BEATTIE, A. J. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms**. Cambridge University Press, 1985.
- BELYEA, Lisa R.; LANCASTER, Jill. Assembly rules within a contingent ecology. **Oikos**, p. 402-416, 1999.
- BRUNO, J. F; STACHOWICZ, J. J; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in ecology & evolution**, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003.
- CAMARGO, P. H; MARTINS, M. M; FEITOSA, R. M; CHRISTIANINI, A. V. Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. **Oecologia**, v. 181, n. 2, p. 507-518, 2016.
- Christianini, A. V., & Oliveira, P. S. (2010). Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 98(3), 573-582.
- CHASE, Jonathan M.; LEIBOLD, Mathew A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. University of Chicago Press, 2003.
- CHRISTIANINI, A. V; MAYHÉ-NUNES, A. J; OLIVEIRA, P. S. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 3, p. 343-351, 2007.

- CHRISTIANINI, Alexander V.; OLIVEIRA, Paulo S. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 7, n. 2, p. 191-199, 2013.
- CLEMENTE, Seanne R; WHITEHEAD, Susan R. Ant seed removal in a non-myrmecochorous Neotropical shrub: Implications for seed dispersal. **Biotropica**, 2019.
- COMITA, L. S; URIARTE, M; THOMPSON, J; JONCKHEERE, I; CANHAM, C. D; ZIMMERMAN, J. K. Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1346-1359, 2009.
- CSERGŐ, A. M.; SALGUERO-GÓMEZ, R; BROENNIMANN, O; COUTTS, S. R; GUISAN, A; ANGERT, A. L; WELK, E; STOTT, I; ENQUIST, B. J; MCGILL, B; SVENNING, J. C; Violle, C; Buckley, Y. M. Less favourable climates constrain demographic strategies in plants. **Ecology letters**, v. 20, n. 8, p. 969-980, 2017.
- ELTON, Charles S. **Animal ecology**. University of Chicago Press, 2001.
- FOURCASSIÉ, V; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, v. 36, n. 18, p. 2211-2227, 2002.
- GILADI, Itamar. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, v. 112, n. 3, p. 481-492, 2006.
- GONZÁLEZ, A. L; DÉZERALD, O; MARQUET, P. A; ROMERO, G. Q; SRIVASTAVA, D. S. The multidimensional stoichiometric niche. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 110, 2017.
- GRINNELL, Joseph. Field tests of theories concerning distributional control. **The American Naturalist**, v. 51, n. 602, p. 115-128, 1917.
- HÖLLDOBLER, B; WILSON, E. O. **The ants**. Harvard University Press, 1990.
- HUTCHINSON, G. E. **A Treatise on Limnology. Vol 1: Georgraphy, Physics and Chemistry**. John Wiley & Sons, 1957.
- KOBE, R. K. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. **Ecology**, v. 80, n. 1, p. 187-201, 1999.

- KOZLOWSKI, Adam J.; GESE, Eric M.; ARJO, Wendy M. Niche overlap and resource partitioning between sympatric kit foxes and coyotes in the Great Basin Desert of western Utah. **The American Midland Naturalist**, v. 160, n. 1, p. 191-208, 2008.
- LAZARUS, ELI D; MCGILL, B. J. Pushing the pace of tree species migration. **PloS one**, v. 9, n. 8, 2014.
- LEAL, I. R; OLIVEIRA, P. S. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil 1. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 170-178, 1998.
- LIN, L; COMITA, L. S; ZHENG, Z; CAO, M. Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 4, p. 905-914, 2012.
- LOIOLA, M.I.B; COSTA-LIMA, J.L. 2014. Erythroxylaceae. *In*: Lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000111>>. Acesso 20 de Janeiro de 2020.
- MARK, R. **Evolution**. 3ª Ed. Blackwell Science, London, 2004.
- MCGILL, B. J; ETIENNE, R. S; GRAY, J. S; ALONSO, D; ANDERSON, M. J; BENECHA, H. K; Dornelas, M; Enquist, B. J; Green, J. L; HE, F; Hurlbert, A. H; Magurran, A. E; Marquet, P. A; Maurer, B. A; Ostling, A; Soykan, C. U; Ugland, k. I; White, E. P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. **Ecology letters**, v. 10, n. 10, p. 995-1015, 2007.
- MILESI, F.A; LOPEZ C. J. Relacionamentos inesperados e erros valiosos: *Prosopis* não-mirmecocóricos dispersos por formigas cortadoras de folhas na colheita de suas sementes. **Ecologia Austral**, v. 29, n. 5, p. 558-567, 2004.
- PASSOS, L; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 3, p. 517-528, 2002.
- PASSOS, L; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 3, p. 261-270, 2003.
- PETERSON, M. L; RICE, K. J; SEXTON, J. P. Niche partitioning between close relatives suggests trade-offs between adaptation to local environments and competition. **Ecology and evolution**, v. 3, n. 3, p. 512-522, 2013.

PIZO, M. A; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 5, p. 669-674, 1998.

PULLIAM, H. Ronald. On the relationship between niche and distribution. **Ecology letters**, v. 3, n. 4, p. 349-361, 2000.

QUEENBOROUGH, S. A; BURSLEM, D. F; GARWOOD, N. C; VALENCIA, R. Taxonomic scale-dependence of habitat niche partitioning and biotic neighbourhood on survival of tropical tree seedlings. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1676, p. 4197-4205, 2009.

RETANA, J; XAVIER P. F; RODRIGO, A. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. **Oikos**, v. 105, n. 2, p. 377-385, 2004.

RICO-GRAY, V; OLIVEIRA, P. S; OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. University of Chicago Press, 2007.

SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & evolution**, v. 19, n. 11, p. 605-611, 2004.

VANDER WALL, Stephen B; LONGLAND, W. S. Diplochory: are two seed dispersers better than one?. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 3, p. 155-161, 2004.

CAPÍTULO I:

**PARTIÇÃO DE NICHOS ABIÓTICOS ENTRE ESPÉCIES CONGENÉRICAS
EM FRAGMENTO DE MATA ATLÂNTICA NORDESTINA**

Artigo a ser submetido à *Biotropica*

(Qualis/Capes B1; IF-JCR: 2.98)

Partição de nicho abiótico entre espécies congênicas em fragmento de Mata Atlântica

Nordestina

Thais Aparecida Vitoriano Dantas¹ & José Domingos Ribeiro-Neto^{1,2}

¹Programa de Pós-graduação em Biodiversidade, Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, 58397-000, Paraíba, Brasil.

²Departamento de Fitotecnia e Ciências Ambientais, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, 58397-000, Paraíba, Brasil.

*Autor para correspondência:

Thais Aparecida Vitoriano Dantas, thaisvitorianodantas@gmail.com

Recebido: _____; Revisado: ____; Aceito: _____.

Resumo

Compreender como diferentes espécies de plantas aparentemente competidoras, ou até mesmo filogeneticamente próximas, conseguem coexistir é uma questão importante e muito discutida dentro da ecologia de comunidades. Nesse estudo, objetivamos investigar como três espécies de plantas pertencentes ao gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), compartilham as dimensões do nicho ecológico de acordo com as características abióticas dos ambientes em que se encontram. Para isso, realizamos o levantamento de três espécies de plantas pertencentes ao gênero *Erythroxylum*, sendo essas, *E. simonis*, *E. pauferrense* e *E. citrifolium*, em dez parcelas preestabelecidas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro. E caracterizamos o nicho abiótico, através das medidas de disponibilidade de luz, propriedades físico-química e umidade do solo. Amostramos um total de 1027 indivíduos, sendo deste número 781 pertenceram à espécie *E. simonis*, 177 a *E. pauferrense* e 69 a *E. citrifolium*. Nossos resultados indicam que as três espécies de plantas coexistem ao longo dos gradientes, existindo um maior grau de competição entre as espécies *E. pauferrense* e *E. citrifolium*, enquanto que a espécie *E. simonis* destaca-se como a competidora mais forte. Tais resultados, concordaram em partes com as previsões e hipótese do nosso estudo.

Palavras-chaves: *Erythroxylum*, sobreposição, exclusão competitiva, condições ambientais, coexistência.

Introdução

Compreender como diferentes espécies de plantas aparentemente competidoras, ou até mesmo filogeneticamente próximas, conseguem coexistir é uma questão importante e muito discutida dentro da ecologia de comunidades (Chase & Leibold, 2003; Silvertown, 2004; Amarante, 2011), uma vez que ajuda no entendimento dos processos evolutivos que estruturam essas comunidades. Dentro da ecologia, teorias como por exemplo, a de nicho ecológico (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1957) ajuda no entendimento de como as espécies conseguem coexistir ao longo do tempo e do espaço.

A teoria de nicho ecológico possui o intuito de explicar como fatores abióticos e bióticos modificam a abundância, distribuição e coexistência das espécies, além de como elas utilizam e competem pelos recursos disponíveis no ambiente (González et al., 2017). Essa teoria é amplamente utilizada na ecologia, apresentando aplicações em abordagens clássicas e contemporâneas (Chase & Leibold, 2003), como por exemplo, em estudos ligados às distribuições biogeográficas das espécies com base na modelagem de nicho (Peterson, 2001), e processos evolutivos que moldam as estruturas das assembléias ecológicas (Wiens et al., 2010).

A abundância das espécies de plantas e suas distribuições locais são determinadas, em parte, pelas respostas de cada espécie à gama de condições ambientais locais (Silvertown, 2004; Wandrag et al., 2019). Entretanto, em locais cujas condições ambientais apresentam-se dentro dos limites de tolerância de duas ou mais espécies, tende a existir competição entre as espécies. Como resultado dessas interações, as espécies podem coexistir (as espécies modificam as exigências necessárias de cada condição para seu desenvolvimento e manutenção), ou uma espécie pode conduzir a outra à extinção local (exclusão competitiva), não ocorrendo assim, a diferenciação, entre as duas espécies, dos requisitos necessários para os seus desenvolvimentos (MacArthur & Levins, 1967; Levine & HilleRisLambers, 2009; Esch et al., 2018).

Dessa forma, condições ambientais, como disponibilidade de luz (Kobe, 1999; Comita et al. 2009), de água no solo (Lin et al., 2012) e nutrientes (Bai et al., 2012), são cruciais para o

desenvolvimento e estabelecimento de muitas espécies, atuando na seleção de um subconjunto de organismos capazes de suportá-las (Belyea & Lancaster, 1999; Ettinger et al. 2011). Dentro destes subconjuntos, interações bióticas permitem a manutenção das espécies capazes de resistirem à dinâmica interna de interações com outras espécies, especialmente a competição interespecífica (Casper & Jackson, 1997; Silvertown, 2006). Como por exemplo, a competição existente entre espécies de plantas ao longo do gradiente de luminosidade em habitats cujas chuvas são escassas demais para suportar o dossel fechado (Coomes & Grubb, 2000).

Essa heterogeneidade encontrada na distribuição das espécies está relacionada ao fato de apresentarem tolerâncias distintas às diferentes condições ambientais enfrentadas nos locais em que se encontram (Mark, 2004; Csergo et al., 2017). Sendo assim, o modo como as diferentes espécies compartilham as dimensões (interações bióticas e condições ambientais) que compõem o seu nicho ecológico influencia em escala mais fina a ocorrência das mesmas (Hutchinson, 1957). O que as faz ocuparem posições diferentes no espaço de nicho, aumentando assim, as chances de coexistência (incluindo a de espécies filogeneticamente próximas), e redução da competição (Belyea & Lancaster, 1999; Esch et al., 2018).

Nesse trabalho, tivemos o intuito de investigar como três espécies de plantas pertencentes ao gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), compartilham as dimensões do nicho ecológico de acordo com as características abióticas do ambiente em que se encontram, de modo a permitir a coexistência. Nós hipotetizamos que em cada ponto dos gradientes de condições ambientais, determinada espécie de *Erythroxylum* se encontrará mais adaptada (maior abundância) em relação às outras espécies. De acordo com isso, esperamos que: 1) As espécies de *Erythroxylum* respondam de forma diferente aos diferentes gradientes de condições ambientais; e 2) ocupem posições diferentes no espaço de nicho abiótico.

Métodos

Área de estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, localizado no

município de Areia, Estado da Paraíba, Brasil, uma disjunção de Mata Atlântica reconhecida na literatura brasileira como Brejo de Altitude (Andrade-Lima, 1982) (Figura 1). Essas áreas encontram-se inseridas no domínio Caatinga, uma formação vegetal decídua adaptada a climas semiáridos (Andrade-Lima, 1982; Barbosa et. al., 2004). Esse contexto de paisagem de exceção permite a coexistência de espécies de ambos os tipos de vegetação, caracterizando áreas com peculiaridades florísticas e fisionômicas (Veloso et al., 1991).

O Parque apresenta uma predominância de floresta ombrófila aberta, abrigando a floresta de brejos de altitude mais representativa do Estado da Paraíba, possuindo cerca de 309 espécies de Angiospermas, distribuídas em 84 famílias. Dessas, destacam-se Rubiaceae, Malvaceae, Solanaceae, Asteraceae, Convolvulaceae e Fabaceae como as famílias mais representativas em número de espécies (Barbosa et. al., 2004).

Esse fragmento encontra-se a 650 m de altitude, com temperatura média anual de 22° C, umidade relativa em torno de 85%, precipitação anual total de 1400 mm, clima úmido, solos profundos e medianamente férteis (Mayo & Fevereiro, 1982). Durante muito tempo as áreas de matas ciliares presentes nesse fragmento sofreram fortemente com a pressão antrópica, sendo desmatadas e convertidas para o uso agropecuário (Barbosa et. al., 2004). Atualmente, encontram-se abandonadas formando capoeiras em diferentes estágios sucessionais.

Delineamento experimental: Espécies focais e levantamento

O gênero *Erythroxylum* pertencente à família Erythroxylaceae, conta atualmente com 127 espécies de ampla distribuição na região Neotropical. É Considerado como um grupo de grande versatilidade ecológica, com espécies encontradas em regiões úmidas e semiáridas, e com ocorrência em diferentes níveis de elevação (Loiola et al., 2014). Na presente pesquisa, damos ênfase as três espécies pertencentes a esse gênero, *Erythroxylum citrifolium* A. St. Hil., *Erythroxylum paufferrense* Plowman e *Erythroxylum simonis* Plowman, por serem bem representadas em termos de abundância na área de estudo (Araújo, 2016).

Para o levantamento das espécies, estabelecemos e demarcamos com auxílio de GPS 10

parcelas de 20 m x 50 m aleatoriamente distribuídas na área de estudo. Após este processo, marcamos e contabilizamos os indivíduos pertencentes às três espécies do gênero *Erythroxylum* encontrados nas parcelas que apresentassem no mínimo 10 cm de diâmetro à altura do peito (Felfili et al., 2011).

Caracterização do nicho abiótico

Luminosidade

Em junho de 2019, realizamos fotografias hemisféricas do dossel com o auxílio do analisador *Digital Plant Canopy Imager* - CID-110 (CID, Inc) a fim de obtermos a disponibilidade de luz através da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) presente no sub-bosque (Tabela 1). As fotografias foram tiradas 1 m acima do solo, nos quatro cantos e centro das parcelas, em horários com condições de luminosidade difusa (no nosso caso, início da manhã) de modo a permitir o máximo de contraste possível entre o dossel da floresta e o céu (Whitford et al., 1995). Após a realização das fotografias, o valor da radiação fotossinteticamente ativa de cada parcela foi obtido através do cálculo da média das cinco fotos realizada em cada parcela.

Composição química e física do solo

Em cada parcela, com o auxílio de um trado holandês, coletamos seis amostras simples de solo (profundidade entre 0-20 cm), após esse processo, misturamos todas as amostras e retiramos uma alíquota de 300 g para a realização das análises químicas e granulométricas dos solos. Seguindo o protocolo descrito em Embrapa (2011), medimos as proporções granulométricas de areia e silte, e os teores de potássio e cálcio dos solos das parcelas (Tabela 1). Os valores de areia e silte foram convertidos em porcentagem para serem utilizados na análise estatística.

Umidade do solo

Realizamos duas coletas do solo, antes e após a estação chuvosa, a fim de obter a média do teor de umidade de cada parcela. Em cada coleta, retiramos uma alíquota de 100 g a partir

da amostra composta de cada parcela. Pesamos as amostras (peso fresco P) e colocamos para secar em estufa (temperatura de 60°C) até o peso constante, o qual foi considerado como peso seco da amostra (P_s). Com isso, calculamos o teor de umidade (h, medido em porcentagem) do solo seguindo a fórmula (Papadakis, 1941; Klar et al., 1966, EMBRAPA, 2011):

$$h = \frac{P - P_s}{P_s} \times 100$$

Análise dos dados

Inicialmente, para evitarmos a multicolinearidade entre as variáveis preditoras (variáveis abióticas), realizamos primeiro uma análise de Fator de Inflação da Variância (VIF) de cada preditor, utilizando os pacotes estatísticos car e MuMin para o *software* R versão 3.6.0 (R Development Core Team, 2018). Na análise, o VIF mais alto obtido foi de 2.2, o que indica não haver colinearidade entre as variáveis preditoras (Neter et al., 1990), permitindo assim, serem incluídas no nosso modelo estatístico.

Em seguida, a fim de demonstrar como as três espécies de *Erythroxyllum* compartilham o espaço multidimensional de acordo com as variáveis abióticas levadas em consideração no nosso estudo, calculamos um Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição e erro de Poisson, em que testamos os efeitos da espécie (preditor categórico) e das variáveis ambientais (preditores contínuos). Os termos de interação entre variáveis do modelo compreendiam somente a interação entre as espécies e cada variável ambiental.

Resultados

Amostramos um total de 1027 indivíduos pertencentes às três espécies do gênero *Erythroxyllum* nas dez parcelas em estudo. Deste número, 781 indivíduos pertenceram à espécie *Erythroxyllum simonis*, 177 a *Erythroxyllum paufferrense* e 69 a *Erythroxyllum citrifolium*.

Na GLM, o efeito das variáveis preditoras categóricas e contínuas (com exceção da proporção de silte) foram significativos, demonstrando correlações positivas com a abundância total de *Erythroxyllum* nas parcelas (Tabela 2; Figura 2). No modelo, quando levadas em

consideração as interações entre a variável categórica (espécie) e as variáveis contínuas (variáveis ambientais), às interações influenciaram à abundância das três espécies de *Erythroxylum*. Em que cada espécie respondeu de maneira diferente aos gradientes de luminosidade (através da Radiação Fotossinteticamente Ativa), umidade, areia, silte e potássio, exceto para o gradiente de cálcio (Tabela 3; Figura 3).

A disponibilidade de luz, através da Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) exerceu efeitos diferentes sobre a abundância das três espécies de plantas. *E. simonis* demonstrou melhor performance com o crescimento positivo no número de indivíduos em resposta ao aumento do gradiente dessa variável ambiental. Diferentemente de *E. paufferrense* e *E. citrifolium*, as quais apresentaram poucas mudanças no número de indivíduos com o aumento de PAR, demonstrando maior sobreposição nas parcelas com menor incidência de luz (Tabela 3; Figura 3a e Figura S1).

A abundância das três espécies de *Erythroxylum* demonstram respostas diferentes ao gradiente do teor de umidade do solo, a espécie *E. simonis* cresceu sua população com o aumento do teor de umidade. Enquanto que *E. paufferrense* e *E. citrifolium* demonstraram respostas inversas ao aumento do gradiente de umidade (*E. paufferrense* tendeu a diminuir o número de indivíduos e *E. citrifolium* aumentou) (Tabela 3, Figura 3b e Figura S2).

Em relação às porcentagens de granulometria de areia e silte utilizadas no modelo, ambas as condições desempenharam efeitos diferentes sobre a abundância das três espécies de plantas. Os resultados mostram que a abundância de *E. simonis* cresceu sua população em resposta ao aumento das concentrações de areia e silte. A espécie *E. paufferrense* demonstrou crescimento da abundância apenas ao aumento das concentrações de areia, diferente de *E. citrifolium*, a qual não demonstrou influência do gradiente de areia em sua abundância, respondendo apenas ao aumento da porcentagem granulométrica de silte, com a diminuição da sua população (Tabela 3, Figura 3 c e d, Figura S3 e Figura S4).

As três espécies de *Erythroxylum* apresentaram crescimento de suas populações com o

aumento do teor de potássio. As espécies *E. simonis* e *E. citrifolium* demonstraram ser mais influenciadas pelo aumento do gradiente de potássio (inclinação das retas no gráfico), quando comparadas a *E. paufferrense* (inclinações das retas no gráfico 3e). Entretanto, as espécies respondem com números de indivíduos diferentes, estando *E. simonis* como a maior abundância ao longo de todo o gradiente (Figura 3e e Figura S5).

Discussão

Nossa pesquisa procurou examinar os efeitos dos gradientes das diferentes condições ambientais sobre a abundância das três espécies do gênero *Erythroxylum*. Descobrimos que as três espécies de plantas coexistem ao longo dos diferentes gradientes ambientais. Entretanto, existe uma maior competição entre as espécies *E. paufferrense* e *E. citrifolium* ao longo dos gradientes, o que concorda parcialmente com as previsões e hipótese do nosso estudo.

A disponibilidade de luz apresenta efeitos diretos e importantes para o crescimento, desenvolvimento e sobrevivência das comunidades de plantas (Kobe, 1999; Comita et al. 2009; Mendes & Alves, 2010). Nossos resultados revelam que o feito dessa condição foi evidente, com as três espécies de *Erythroxylum* ocupando todo o gradiente com abundâncias diferentes. A espécie *E. simonis* apresentou bom desempenho em ambientes de baixa a alta intensidade luminosa (aumentando a sua população ao longo do gradiente), enquanto que as espécies *E. paufferrense* e *E. citrifolium* demonstram preferência à ambientes com menor incidência de luz.

Acreditamos que a espécie *E. simonis* tenha desenvolvido estratégias através de mecanismos fisiológicos e bioquímicos, os quais favoreceram a sua tolerância às diferentes mudanças no gradiente de luz, destacando-se assim, como uma melhor competidora (Quiles & Lopes, 2004; Rodríguez-Calcerrada et al., 2008), quando comparada a *E. paufferrense* e *E. citrifolium*, as quais demonstram sobreposição nos ambientes com menor disponibilidade de luz, e tendem a se diferenciar ao longo do gradiente, em que *E. paufferrense* aparenta ser pouco afetada pelo aumento de PAR (pouca mudança no número de indivíduos), enquanto que *E. citrifolium* diminui a população com o aumento da disponibilidade de PAR.

Diante disso, ambientes com maior quantidade de recursos tendem a favorecer o competidor mais forte, neste caso a espécie *E. simonis*, enquanto que ambientes com menor luminosidade apresentam maior sobreposição, pois há maior presença de *E. pauferrense* e *E. citrifolium*. Com o aumento do gradiente a sobreposição entre essas duas espécies reduz, tendendo a diminuir a competição. Muitos estudos mostram que tal comportamento é comum para espécies florestais, as quais apresentam partição do eixo de luminosidade através da mudança nos números de indivíduos ao longo do gradiente (Palaca et. al., 1996; Kobe, 1995; Kobe, 1999; Sack & Grubb, 2003).

As plantas também podem se diferenciar por eixos de nichos ligados ao solo e, portanto, competir pela disponibilidade de nutrientes e água (Silvertown, 2004). O nosso estudo mostrou que o desempenho e distribuição das espécies de *Erythroxylum* nas parcelas foi influenciado pela disponibilidade de água no solo. *E. simonis* apresentou uso mais eficiente da disponibilidade de água, adaptando-se tanto a ambientes de solos secos (baixa umidade), como de solos mais úmidos. Tal comportamento pode estar relacionado ao fato dessa espécie apresentar raízes mais profundas, quando comparada às outras duas espécies de *Erythroxylum* (Briones & Ezcurra, 1996; Silvertown, 2004), favorecendo assim, uma melhor penetrabilidade nos solos (maior acesso à reservas de água e nutrientes) (Silvertown, 2004).

As espécies *E. pauferrense* e *E. citrifolium*, a fim de diminuir a competição, demonstraram utilizar o gradiente de umidade de maneira marcadamente diferente, estando *E. pauferrense* mais abundante em ambientes com solos mais secos e *E. citrifolium* em ambientes úmidos. Tais respostas, demonstram que essas duas espécies de plantas diminuem a competição ao longo do gradiente, e aumentam a coexistência (Gause, 1934; Belyea & Lancaster, 1999).

Outros fatores edáficos, como a proporção granulométrica do solo e disponibilidade de potássio, também atuaram como eixos na partição de nicho entre as três espécies de plantas. *E. simonis* demonstrou crescimento de sua abundância ao longo dos gradientes das proporções de

areia e silte, e ao aumento das concentrações de potássio. *E. paufferrense* demonstrou à ambientes com solos arenosos e com baixas concentrações de silte, enquanto que à espécie *E. citrifolium* sucedeu melhor desenvolvimento em locais de solos com baixas concentrações de silte e maior disponibilidade de potássio.

O comportamento de *E. simonis* na presença dessas condições ambientais lhe conferiu dominância competitiva em relação às outras duas espécies, uma vez que apresenta maiores abundâncias ao longo de todos os gradientes, quando comparada a *E. paufferrense* e *E. citrifolium*. Estando esse desempenho provavelmente relacionado às suas adaptações fisiológicas e bioquímicas (Quiles & Lopes, 2004; Rodríguez-Calcerrada et al., 2008), citadas anteriormente. As alterações no número de indivíduos de *E. paufferrense* e *E. citrifolium*, demonstram que essas duas espécies utilizam dos gradientes granulométricos e de potássio de maneiras diferentes, assim como nos eixos de luminosidade e umidade.

Solos com maiores concentrações granulométricas de areia, sofrem com lixiviação acentuada, o que ocasiona uma menor disponibilidade de água e nutrientes, como por exemplo, o potássio (Pires et al., 2005; Hillel, 2013). De acordo com nossas observações, ambientes com maiores concentrações de areia influenciaram na resposta da espécie *E. paufferrense* ao gradiente de potássio (aumento da população em menores concentrações), e como ressaltado anteriormente, ao de umidade (maior disponibilidade de água, menor abundância).

Adicionalmente, solos com maior predominância de silte, retêm mais umidade, por apresentarem característica de possuir partículas menores e mais numerosas, quando comparados a solos arenosos (Pires et al., 2005; Hillel, 2013). Acreditamos que provavelmente essa particularidade influenciou na resposta de *E. citrifolium* ao gradiente de umidade (aumento da abundância com o aumento da disponibilidade de água).

Diante disso, nossos resultados oferecem informações sobre o processo de particionamento de nicho abiótico entre as espécies *E. simonis*, *E. paufferrense* e *E. citrifolium* ao longo dos eixos de disponibilidade de luz, umidade, teor granulométrico e nutrientes do solo.

Para a nossa amplitude de dados, essas três espécies de plantas demonstram sobreposição de parte dos nichos, dado que, as três ocorrem em todos os locais dos gradientes (não existindo uma parte em que estejam flagrantemente ausentes). Entretanto, a espécie *E. simonis* mostra-se como a competidora mais forte, se beneficiando de cada recurso extra disponível nos ambientes.

As espécies *E. paufferrense* e *E. citrifolium* demonstram maior competição, o que as impulsiona a apresentar respostas diferentes aos gradientes de condições ambientais. *E. paufferrense* demonstra maior abundância em locais com solos arenosos, e com menores incidências de luz, de umidade, e menores concentrações de silte. Enquanto que, *E. citrifolium* apresentou preferência por ambientes mais úmidos, de baixa luminosidade, solos com baixas concentrações granulométricas de silte, e maior concentração de potássio.

Tabelas

Tabela 1. Média e desvio padrão das variáveis abióticas das dez parcelas estabelecidas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

	PAR (mol MJ ⁻¹)	Umidade (%)	Areia (%)	Silte (%)	K (mg dm ⁻³)	Ca (cmolc dm ⁻³)
Média	6.286	22.551	61.61	7.49	92.881	1.617
Des. Padrão	3.390	6.867	11.531	2.402	71.595	1.070

Tabela 2. Efeitos das variáveis ábóticas sobre a abundância das três espécies de *Erythroxylum* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

Variáveis	GL	Desvio	Resid. GL	Desvio residual	<i>p</i>
Espécies	2	833.78	27	498.93	< 0.001
PAR	1	5.96	26	492.98	0.014
Umidade	1	20.27	25	472.71	< 0.001
Areia	1	55.93	24	416.78	< 0.001
Silte	1	2.44	23	414.34	0.118
K	1	4.21	22	410.13	0.040
Ca	1	28	21	382.13	< 0.001
Espécies*PAR	2	51.05	19	331.07	< 0.001
Espécies*Umidade	2	106.22	17	224.86	< 0.001
Espécies*Areia	2	21.13	15	203.73	< 0.001
Espécies*Silte	2	45.58	13	158.15	< 0.001
Espécies*K	2	25.04	11	133.11	< 0.001
Espécies*Ca	2	0.4	9	132.71	0.8186

Legenda de figuras

Figura 1. Mapa com a localização do Parque Estadual Mata do Pau Ferro no Município de Areia – PB, destacando as unidades amostrais (círculos escuros).

Figura 2. Efeito das variáveis preditoras abióticas sobre a abundância total de *Erythroxylum* no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

Figura 3. Resposta da abundância das três espécies de *Erythroxylum* aos gradientes das variáveis ambientais em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

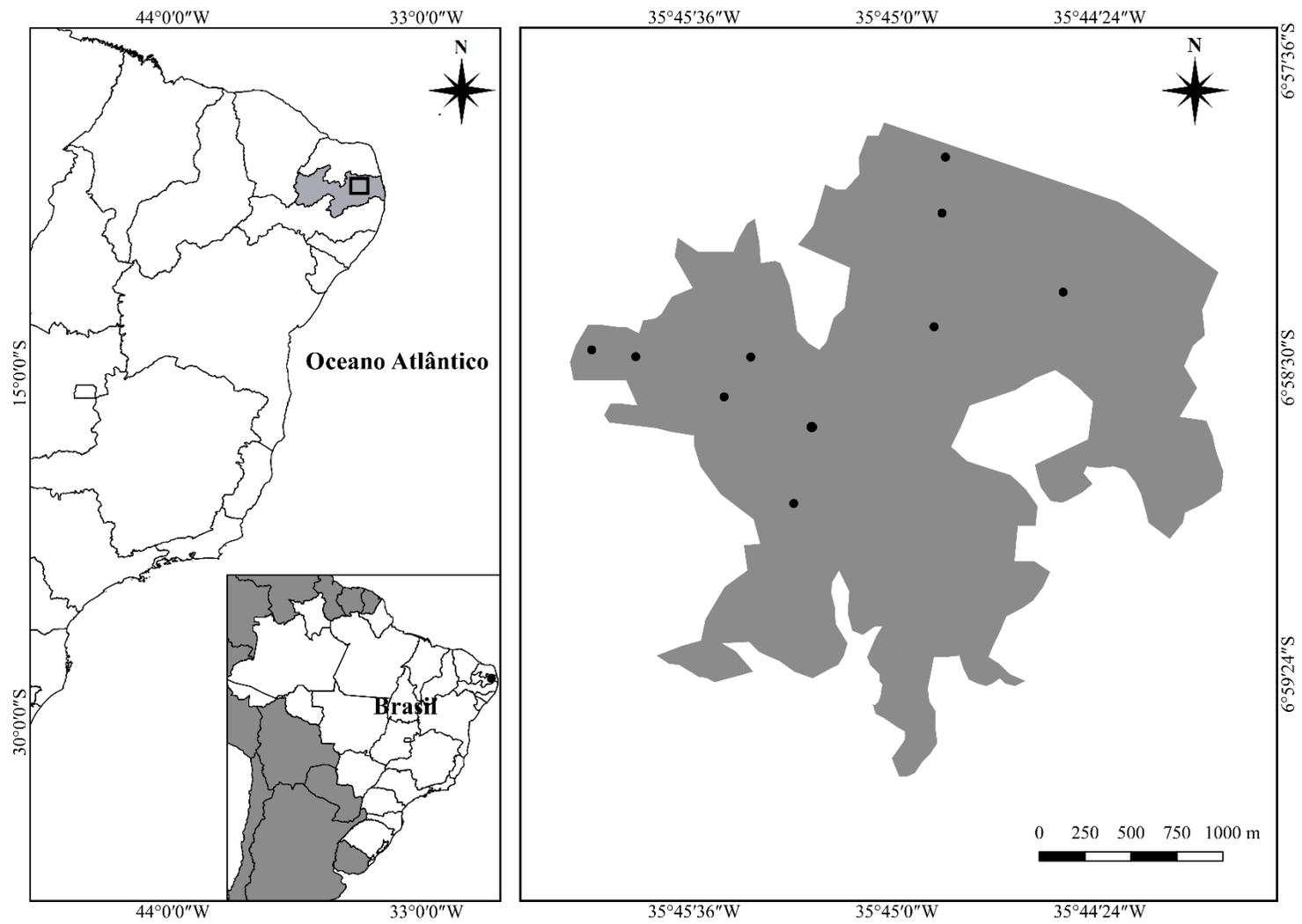


Figura1.

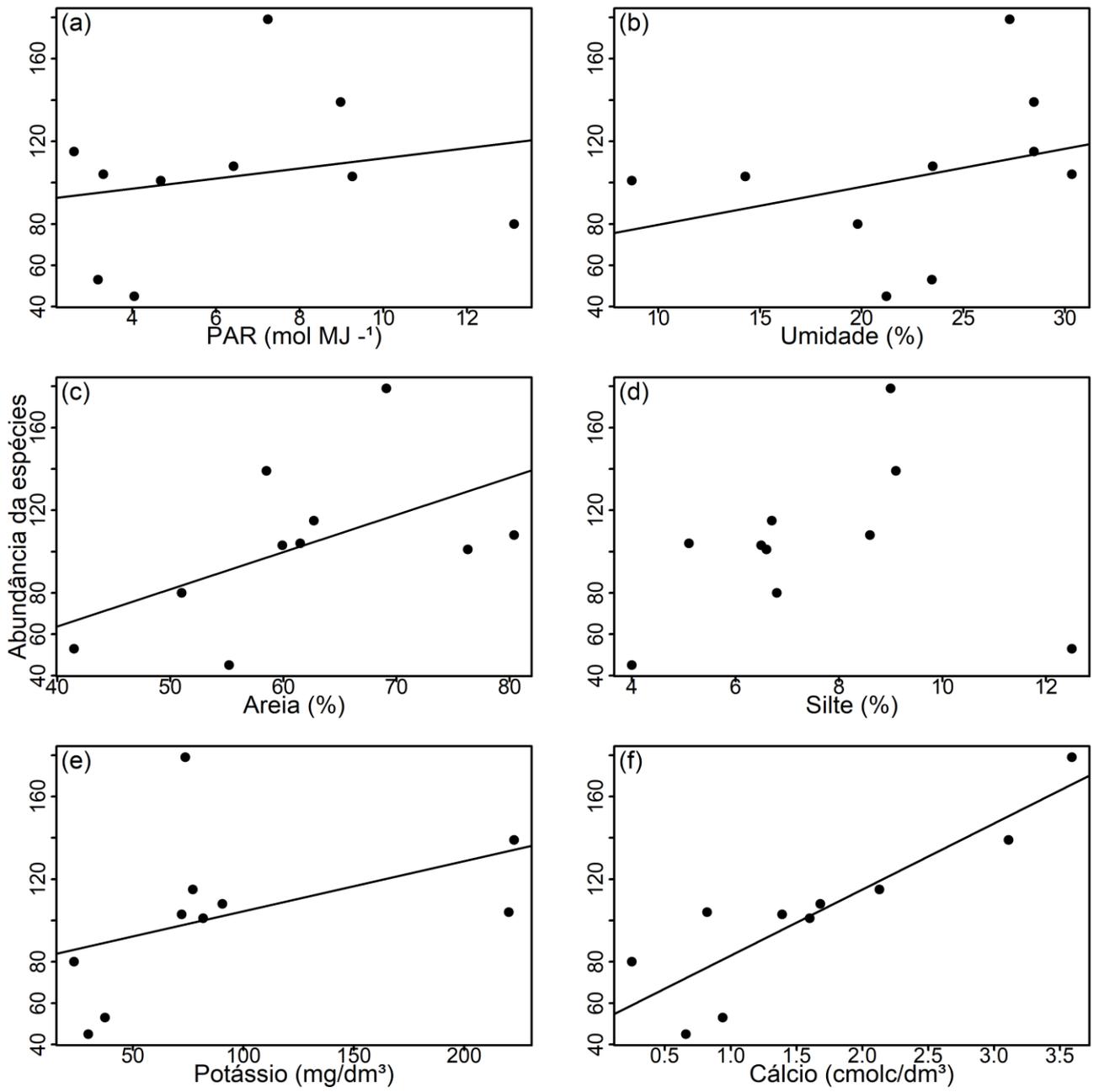


Figura 2.

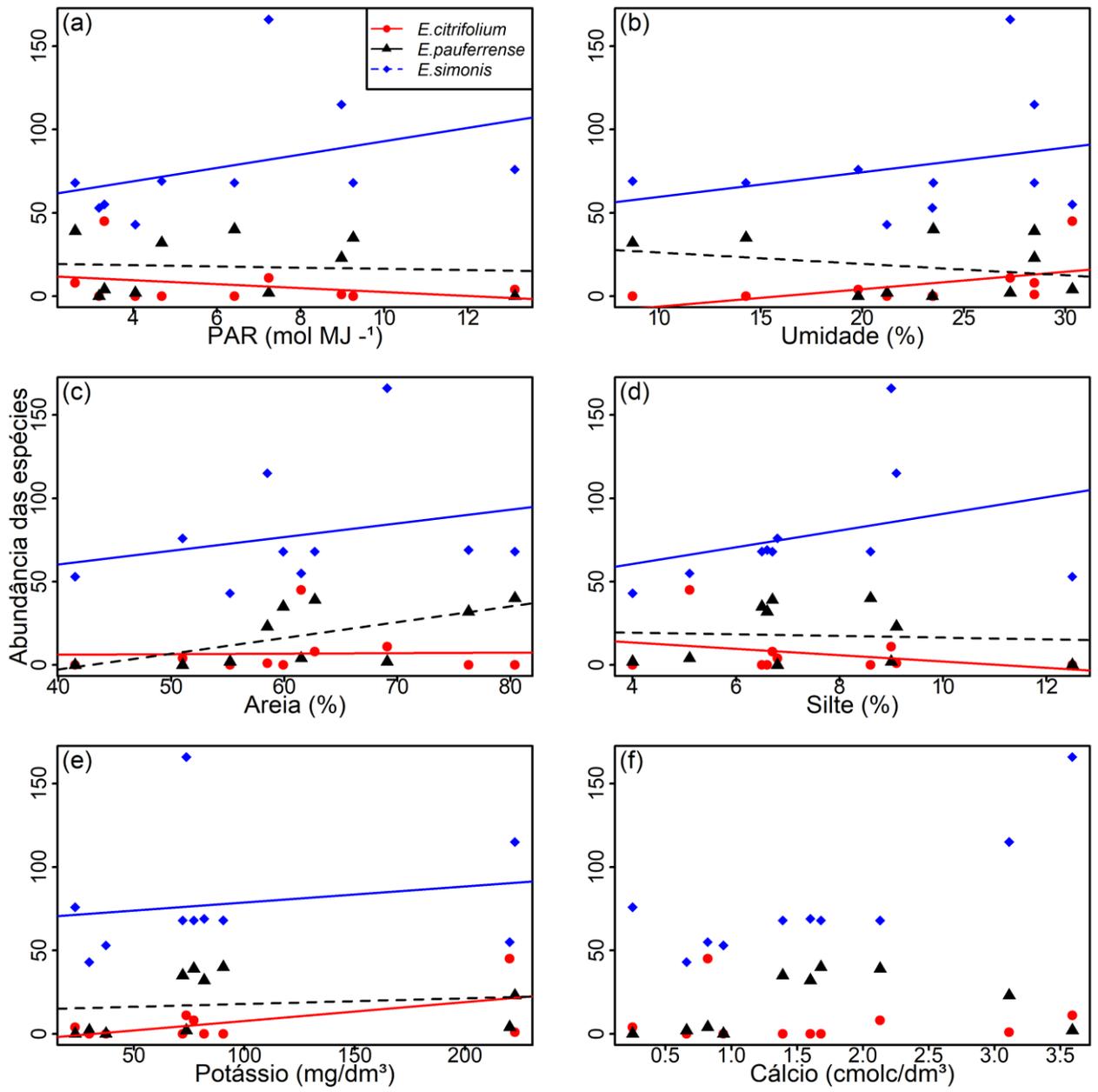


Figura 3.

Agradecimentos

Agradecemos a J. Santos, AD Leal e IGV Gomes pela ajuda na coleta dos dados, e JPO Santos pela assistência na preparação da Figura 1. A autora TAV Dantas também agradece a Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado da Paraíba (FAPESQ) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

Referências

- Amarante, D. D. D. (2011). Distribuição espaço-temporal de comunidades de girinos (Amphibia: Anura) no Cerrado Sul-Mato-Grossense.
- Andrade-Lima, D. D. (1982). Present-day forest refuges in northeastern Brazil. *Biological diversification in the tropics*, **245**, 251.
- Araújo, L. D. A. D. (2016). Variação espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de brejo de altitude, Nordeste do Brasil.
- Bai, X., Queenborough, S. A., Wang, X., Zhang, J., Li, B., Yuan, Z., ... & Hao, Z. (2012).
- Barbosa, M.R.V., Agra, M.F., Sampaio, E.V.S.B., Cunha, J.P., & Andrade, L.A. 2004.
- Belyea, L. R., & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, **402**-416.
- Briones, O., Montaña, C., & Ezcurra, E. (1996). Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science*, **7**(3), 453-460.
- Campelo, D. H., Lacerda, C. F., Sousa, J. A., Correia, D., Bezerra, A. M. E., Araújo, J. D. M., & Neves, A. L. R. (2015). Trocas gasosas e eficiência do fotossistema ii em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. *Revista Árvore*, **39**(5), 973-983.
- Casper, B. B., & Jackson, R. B. (1997). Plant competition underground. *Annual review of ecology and systematics*, **28**(1), 545-570.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press. coexisting species. *The American Naturalist*, **101**(921), 377– 385.

- Comita, L. S., Uriarte, M., Thompson, J., Jonckheere, I., Canham, C. D., & Zimmerman, J. K. (2009). Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. *Journal of Ecology*, **97**(6), 1346-1359.
- Coomes, D. A., & Grubb, P. J. (2000). Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological monographs*, **70**(2), 171-207.
- Csergő, A. M., Salguero-Gómez, R., Broennimann, O., Coutts, S. R., Guisan, A., Angert, A. L., ... & Svenning, J. C. (2017). Less favourable climates constrain demographic strategies in plants. *Ecology letters*, **20** (8), 969-980.
- Donagema, G. K., De Campos, D. B., Calderano, S. B., Teixeira, W. G., & Viana, J. M. (2011). Manual de métodos de análise de solo. Embrapa Solos-Docmentos (INFOTECA-E).
- Elton, C. (1946). Competition and the structure of ecological communities. *The Journal of Animal Ecology*, 54-68.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, **79**(2036), 16-17.
- Esch, E. H., Ashbacher, A. C., Kopp, C. W., & Cleland, E. E. (2018). Competition reverses the response of shrub seedling mortality and growth along a soil moisture gradient. *Journal of Ecology*, **106**, 2096– 2108.
- Ettinger, A. K., Ford, K. R., & HilleRisLambers, J. (2011). Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology*, **92** (6), 1323-1331.
- Felfili, J. M., Eisenlohr, P. V., Melo, M. M. R. F., Andrade, L. A., & Meira Neto, J. A. A. (2011). Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos. *Viçosa: UFV*, **1**, 556.
- González, A. L., Dézerald, O., Marquet, P. A., Romero, G. Q., & Srivastava, D. S. (2017). The multidimensional stoichiometric niche. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **5**, 110.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**(4), 427-433.
- Hillel, D. (2013). *Introduction to soil physics*. Academic press.
- Hutchinson, G. E. (1957). *A Treatise on Limnology. Vol 1: Georgraphy, Physics and Chemistry*. John Wiley & Sons.

- Klar, A. E., Villa Nova, N. A., Marcos, Z. Z., & Cervellini, A. (1966). Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens. *Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz*, **23**, 15-30.
- Kobe, R. K. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, **80** (1), 187-201.
- Kobe, R. K., Pacala, S. W., Silander Jr, J. A., & Canham, C. D. (1995). Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological applications*, **5** (2), 517-532.
- Levine, J. M., & HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, **461**(7261), 254– 257.
- Lin, L., Comita, L. S., Zheng, Z., & Cao, M. (2012). Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, **100**(4), 905-914.
- Loiola, M.I.B. & Costa-lima, J.L. (2014). Erythroxylaceae. *In*: Lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000111>>. Acesso 20 de Janeiro de 2020.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of Mangan, S.A., Herre, E.A. & Bever, J.D. (2010) Specificity between Neotropical tree seedlings and their fungal mutualists leads to plant-soil feedback. *Ecology*, **91**, 2594– 2603.
- MARK, R. Evolution. 3ª Ed. Blackwell Science, London, 2004.
- Mayo, S. J., & Fevereiro, V. P. (1982). *Mata de Pau Ferro: a pilot study of the brejo forest of Paraíba, Brazil*. Royal Botanic Gardens.
- Mendes, K., Gomes, P., & Alves, M. (2010). Floristic inventory of a zone of ecological tension in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil/Inventário florístico de uma área de tensão ecológica na Mata Atlântica do Nordeste do Brasil. *Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, **61**(4).
- Neter, J., Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J., & Wasserman, W. (1996). Applied linear statistical models.
- Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander Jr, J. A., Kobe, R. K., & Ribbens, E. (1996). Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological monographs*, **66** (1), 1-43.

- Papadakis, J. S. (1941). A rapid method for determining soil moisture. *Soil Science*, **51** (4), 279-282.
- Peterson, A. T. (2001). Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, *103*(3), 599-605.
- Pires, L. A., Britez, R. M. D., Martel, G., & Pagano, S. N. (2006). Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, *20*(1), 173-184.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2018). R Core Team. 2018. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-137. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Quiles, M. J., & López, N. I. (2004). Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant growth: effects on the chloroplast NADH dehydrogenase complex. *Plant Science*, **166** (3), 815-823.
- Rodriguez-Calcerrada, J., Reich, P. B., Rosenqvist, E., Pardos, J. A., Cano, F. J., & Aranda, I. (2008). Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. *Tree physiology*, **28** (5), 761-771.
- Sack, L. & Grubb, PJ (2003). Cruzamentos nas taxas de crescimento relativo de plântulas entre baixa e alta irradiância: análises e potencial ecológico (resposta a Kitajima & Bolker 2003). *Ecologia Funcional*, **17** (2), 281-287.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, **19** (11), 605-611.
- Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M., & Biss, P. M. (2006). The Park Grass Experiment 1856–2006: its contribution to ecology. *Journal of Ecology*, *94*(4), 801-814.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE.
- Wandrag, E. M., Catford, J. A., & Duncan, R. P. (2019). Quantifying niche availability, niche overlap and competition for recruitment sites in plant populations without explicit knowledge of niche axes. *Journal of Ecology*, *107*(4), 1791-1803.

Whitford, K. R., Colquhoun, I. J., Lang, A. R. G., & Harper, B. M. (1995). Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression. *Agricultural and Forest Meteorology*, **74** (3-4), 237-24.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... & Hawkins, B. A. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, *13*(10), 1310-1324.

CAPÍTULO II:

PARTIÇÃO DE NICHOS BIÓTICOS ENTRE DUAS ESPÉCIES CONGENÉRICAS: IMPLICAÇÕES DA DISPERSÃO DE SEMENTES

Artigo a ser submetido à *Biotropica*

(Qualis/Capes B1; IF-JCR: 2.98)

Partição de nicho biótico entre duas espécies congênicas: implicações da dispersão de sementes

Thais Aparecida Vitoriano Dantas¹ & José Domingos Ribeiro-Neto²

¹Programa de Pós-graduação em Biodiversidade, Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, 58397-000, Paraíba, Brasil.

²Departamento de Fitotecnia e Ciências Ambientais, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, 58397-000, Paraíba, Brasil.

*Autor para correspondência:

Thais Aparecida Vitoriano Dantas, thaisvitorianodantas@gmail.com

Recebido: _____; Revisado: ____; Aceito: _____.

Resumo

Com o intuito de reduzir a competição dentro dessas comunidades, as plantas podem desenvolver diferentes tipos de adaptações favoráveis à sua persistência, como por exemplo, adaptações dos seus diásporos para a dispersão por diferentes tipos de animais. Aqui investigamos o particionamento de nicho biótico, através dos serviços de dispersão, mediados por diferentes espécies de formigas aos diásporos de duas espécies de plantas não mirmecocóricas pertencentes ao gênero *Erythroxyllum* (Erythroxyllaceae). Realizamos experimentos de cafeteria com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* dentro de 10 parcelas (20 m x 50 m) preestabelecidas na área de estudo. Nossos resultados indicam que as espécies *E. paufferrense* e *E. simonis* apresentam sobreposição de nicho abiótico, não demonstrando diferença na riqueza e composição das espécies de formigas, como também na intensidade de interação e nos serviços de dispersão (limpeza e remoção). Acreditamos que provavelmente essas duas espécies de plantas do ponto de vista da dispersão secundária por formigas, sejam equivalentes ecologicamente.

Palavras-chaves: Competição interespecífica, Sobreposição, Diplocoria, *Erythroxyllum*, Nicho ecológico.

Introdução

Dentro das comunidades de plantas existem processos em diferentes escalas espaciais, envolvidos em sua montagem e estruturação (Lazarus & McGill, 2014). Dentre estes, podemos destacar os processos ecológicos relacionados à filtragem das espécies que podem persistir dentro da comunidade, de acordo com suas tolerâncias as diferentes condições ambientais, e interações com outras espécies, como por exemplo, a competição interespecífica (Gause, 1934; Elton, 1946; Belyea & Lancaster, 1999; Lazarus & McGill, 2014).

A separação de nicho existente entre as espécies reflete forças seletivas subjacentes a essa divergência de nicho e aos mecanismos que estruturam a distribuição das espécies dentro das comunidades (Peterson et al., 2013). Durante esses processos de estruturação das comunidades, a gama de condições (abióticas e bióticas), como também os recursos disponíveis no espaço ao longo do tempo são heterogêneos, o que permite que diferentes locais nesse espaço ao longo do tempo disponibilizem conjuntos de condições distintos, os quais serão ocupados por espécies diferentes, promovendo com isso, a coexistência das mesmas dentro da comunidade (Belyea & Lancaster, 1999; Silvertown, 2004; Kobe & Vriesendorp 2011).

Além disso, a fim de reduzir a competição, as espécies também podem desenvolver diferentes tipos de adaptações favoráveis à sua persistência nas comunidades (Peterson et al., 2013), como por exemplo, adaptações ligadas a dispersão de sementes por animais, o que lhes permite utilizar uma porção maior do espaço físico do que conseguiram através das síndromes abióticas (Bruno et al., 2003). A dispersão de sementes mediada por formigas é uma interação mutualística que ocorre em todo o mundo com mais de 3.000 espécies de plantas (Beattie & Hughes 2002), podendo as formigas remover as sementes diretamente da planta mãe (atuando como dispersoras primárias) ou movê-las secundariamente após deposição no solo (dispersoras secundárias) (Beattie, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990).

Essa relação entre formigas e plantas é conhecida como mirmecocoria verdadeira (cujas sementes apresentam uma adaptação chamada elaiossomo para a dispersão) ou mirmecocoria não verdadeira (quando as sementes não apresentam o elaiossomo, e sim outras estruturas atrativas, como por exemplo, a presença de polpa) (Christianini, 2007). Essas estruturas fornecem as formigas recompensas comestíveis e ricas em nutrientes, como por exemplo, as proteínas e lipídios presentes na polpa dos frutos carnosos (Christianini et al., 2012; Camargo et al., 2016). Por sua vez, a mirmecocoria potencialmente beneficia as plantas, aumentando a oportunidade de utilizarem microhabitats adequados, permitindo assim, que as plantas explorem a gama de recursos disponíveis no ambiente, particularmente aqueles que são ideais na sua persistência (Warren & Bradford, 2010).

Além desses mecanismos, as formigas também atuam em outros serviços ecológicos essenciais para maioria dos ecossistemas terrestres (Del Toro & Pelinei, 2012). Estando a qualidade desses serviços muitas vezes relacionadas as características das espécies (tamanho do corpo) e às alterações na composição das comunidades de formigas dispersoras (Oliveira et al., 2019). Os serviços de dispersão com maiores qualidades são tipicamente fornecidos por espécies de formigas de corpo maior, uma vez que coletam e transportam as sementes ou frutos das plantas rapidamente, enquanto que formigas de tamanhos menores são mais eficientes na limpeza das sementes e frutos (Leal et al., 2014; Oliveira et al., 2019). Sendo assim, cada espécie de formiga pode apresentar comportamento (e eficiência como dispersora) diferente com cada tipo de diásporo, e, portanto, preferir um diásporo a outro. Essa preferência poderá resultar em conjuntos de espécies de formigas diferentes interagindo com diásporos de espécies de plantas diferentes (levando as plantas a apresentarem nichos ecológicos distintos).

Diante disso, aqui nós investigamos o particionamento de nicho biótico, através dos serviços de dispersão, mediados por diferentes espécies de formigas aos diásporos de duas espécies de plantas que não apresentam mirmecocoria verdadeira, pertencentes ao gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), sendo essas: *E. paufferrense* Plowman e *E. simonis* Plowman.

Testamos a hipótese de que as duas espécies de *Erythroxylum* com o intuito de reduzir a competição por dispersores de sementes apresentarão interação com comunidades de formigas diferentes. Com isso prevemos que: 1) a comunidade de formigas que interage com as duas espécies difere em termos de riqueza e composição de espécies; 2) a intensidade de interação da comunidade de formigas com os diásporos das duas espécies de plantas será diferente e 3) as formigas desempenharam os serviços de dispersão (limpeza e remoção) para os diásporos de cada espécie de planta com qualidades diferentes.

Métodos

Área de estudo

Os experimentos desse estudo foram realizados no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, uma disjunção de Mata Atlântica, relatada na literatura como Brejo de Altitude. Essas áreas são enclaves de floresta atlântica inseridos no domínio Caatinga, com formação vegetal decídua adaptada a climas semiáridos (Andrade-Lima, 1982). A Mata do Pau Ferro encontra-se localizada no município de Areia, Estado da Paraíba, Brasil (Figura 1), a 650 m de altitude, com temperatura média anual de 22° C, umidade relativa em torno de 85%, precipitação anual total de 1400 mm, clima úmido, solos profundos e medianamente férteis (Mayo & Fevereiro, 1982).

Espécies focais e coleta dos frutos

Neste estudo damos ênfase a duas espécies de plantas congênicas pertencentes ao gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), sendo essas: *Erythroxylum pauferrense* e *Erythroxylum simonis*. Essas espécies são árvores subarbustos, perenes, de frutos carnosos (tamanho menor que 1cm), avermelhados, de apenas uma semente e frequentemente elípticos (Loiola et. al., 2007).

Os diásporos das espécies foram coletados durante o período de frutificação do ano de 2019 (entre os meses de abril a junho). Após a coleta, os mesmos foram armazenados em sacos

plásticos, fechados hermeticamente, e mantidos congelados a uma temperatura de aproximadamente -12° C.

Experimento de dispersão

Conduzimos experimentos de cafeteria entre os meses de setembro e outubro do ano de 2019 (após o período de frutificação das espécies), dentro de 10 parcelas (20 m x 50 m) pré-estabelecidas na área de estudo. Na parte central dessas parcelas, estabelecemos dois transectos paralelos (50 m), um para cada espécie (separados por 10 m), contendo seis estações (uma estação a cada 10 m), com 10 frutos de cada uma das espécies de *Erythroxylum*. Os frutos foram ofertados sobre folhas de aproximadamente 3 cm coletadas no local.

As observações dos experimentos foram realizadas entre 07:00 horas da manhã e 17:00 da tarde, durante cinco minutos em cada estação, e com intervalo de uma hora entre as observações, totalizando ao final, 10 observações por estação. Durante essas observações, todas as espécies de formigas que apresentaram interação com os diásporos das espécies de *Erythroxylum* (remoção ou consumo da polpa) foram coletadas, contabilizadas, fixadas em álcool a 70% e levadas ao Laboratório de Zoologia dos invertebrados da Universidade Federal da Paraíba - Campus II, afim serem classificadas com o auxílio da chave dicotômica de Baccaro et al., 2006. Na quinta observação, após as cinco primeiras horas, todas as estações foram coletadas, e em seguida remontadas e abastecidas com novos frutos.

Nós consideramos como intensidade de interação de cada espécie de formiga com os diásporos das espécies de *Erythroxylum* o cálculo (em porcentagem) da intensidade de interação de cada espécie de formiga com os diásporos das duas espécies de plantas em cada parcela. Para isso, primeiramente calculamos a média de cada espécie de formiga dividindo a soma do número de indivíduos de cada espécie de formiga presente em todas as observações para todas estações de cada parcela por 60 (dez observações a cada hora vezes 6 estações por parcela). Após isso, dividimos essa média obtida para cada espécie de formiga pela soma total de todas as médias obtidas de cada espécie de formiga presente em cada parcela. Para obtermos os

valores em porcentagem multiplicamos o resultado final por 100. Esse valor significa a proporção de todas as interações observadas em uma parcela que se deve a uma dada espécie de formiga. Adicionalmente, registramos dois tipos de interação: 1- interação das espécies de formigas com os frutos (limpeza da semente/consumo da polpa); e 2- remoção (evidenciada pelo movimento do diásporo pelas espécies de formigas durante as observações). Levamos em consideração como critério de remoção, o deslocamento dos diásporos ≥ 5 cm de distância das estações.

Análise dos dados

Com o intuito de verificarmos se existe diferença em termos de riqueza de espécies de formigas que interagiram com os diásporos de cada espécie de *Erythroxylum*, calculamos um teste t bicaudal. Para testar se há diferenças na composição de formigas dispersoras das duas espécies de *Erythroxylum*, realizamos uma Análise de Similaridade (ANOSIM) utilizando a matriz de distância de Jaccard (dados de presença e ausência) com 999 permutações (mais informações presentes no material suplementar), comparando-as graficamente por meio de um Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS).

As porcentagens de interação de cada espécie de formiga com os diásporos das duas espécies de plantas em cada parcela, foram ordenadas por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Utilizando os dois primeiros eixos da PCA desenhamos o gráfico com as espécies de formigas dispersoras que estão mais associadas em termos de intensidade de interação com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis*. Posteriormente, usando a matriz de dados da intensidade de interação de cada espécie de formiga com os diásporos das duas espécies, analisamos o grau de significância dessa intensidade de interação das formigas com os diásporos, através de uma PERMANOVA com 999 permutações.

Por fim, realizamos testes t bicaudais para averiguar se a comunidade de formigas dispersoras que interagiu com cada diásporo realiza os serviços de dispersão (limpeza e remoção) diferentes. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R

versão 3.6.0 (R Development Core Team, 2018), e o pacote estatístico “Vegan” (Okansen et al., 2019).

Resultados

Registramos 1503 formigas interagindo com os diásporos das duas espécies de plantas, as quais estão distribuídas em 13 gêneros, 23 espécies e cinco subfamílias, sendo essas: Myrmicinae (12 espécies), Formicinae (8), Dolichoderinae (1), Ectatomminae (1) e Ponerinae (1) (Tabela 1). *Pheidole* M1, *Pheidole* M5, *Dinoponera Quadriceps* e *Ectatoma* M1, foram as espécies de formigas que apresentaram as maiores médias de intensidade de interação com os diásporos das duas espécies de *Erythroxyllum*. As formigas pertencentes a espécie *Crematogaster* M1 demonstraram maior intensidade de interação com os diásporos de *E. paufferrense*, enquanto as espécies *Solenopsis* M1 e *Solenopsis* M2 apresentaram maiores médias de intensidade de interação com os diásporos de *E. simonis* (Tabela 1).

Durante a execução dos experimentos, as espécies de formigas apresentaram comportamentos de interação com os frutos das duas espécies de plantas. As espécies dos gêneros *Pheidole*, *Solenopsis*, *Brachymyrmex*, *Ectatomma*, *Camponotus*, *Nomamyrmex*, *Nylanderia*, *Paratrechina*, *Pseudomyrmex*, *Crematogaster*, *Sericomyrmex* e *Tapinoma*, ao chegar nas estações, não removiam os frutos, utilizando apenas a estrutura atrativa (polpa), deixando as sementes limpas no local. Enquanto isso, as formigas pertencentes à espécie *Dinoponera quadriceps*, além de realizar a limpeza dos diásporos, foram as únicas observadas atuando na remoção direta dos mesmos das estações das duas espécies em estudo.

As espécies, *E. paufferrense* e *E. simonis* não apresentaram diferença na riqueza de espécies de formigas ($t = -0.16$, $df = 9$, $p = 0.87$), e na composição de espécies (ANOSIM: $p = 0.99$) que interagiram durante os experimentos com os seus diásporos (Figura 2; Figura S1). Adicionalmente, as duas espécies de *Erythroxyllum* também não demonstraram diferenciação em termos da intensidade de interação das espécies de formigas com os seus diásporos, sendo essa sobreposição confirmada pela análise de permutação ($p = 0.95$) (Figura 3). A qualidade

dos serviços prestados pelas espécies de formigas para as espécies de plantas também não apresentou diferenças em termos da média de diásporos limpos ($t = 1.15$, $df = 9$, $p = 0.27$) e removidos por parcela ($t = 1.80$, $df = 9$, $p = 0.10$) (Figuras 4 e 5).

Discussão

Nosso estudo abordou a partição de nicho biótico entre as espécies *E. paufferrense* e *E. simonis* através da diferenciação na riqueza e composição de espécies de formigas dispersoras, intensidade de interação das formigas com os diásporos das duas espécies, e quantidade de frutos limpos e removidos por parcela. A nossa hipótese estava relacionada às espécies de *Erythroxylum* ocuparem nichos bióticos diferentes, em termos de composição da comunidade de formigas dispersoras, intensidade de interação das formigas com os diásporos e diferenças nos serviços de dispersão. Entretanto, os nossos resultados da riqueza e composição de espécies, da intensidade de interação das espécies de formigas com os frutos das espécies de *Erythroxylum* e os serviços de dispersão prestados, refutaram as nossas previsões e, conseqüentemente, a nossa hipótese.

Tais resultados, podem ter sido influenciados, pela natureza generalista e oportunista das formigas em relação à disponibilidade de recursos no ambiente (Hölldobler & Wilson, 1990; Christianini & Oliveira, 2010), sendo, neste caso, os frutos das espécies de *Erythroxylum*, uma vez que, o experimento não foi realizado na época de frutificação das espécies. Além disso, é possível que as polpas dos frutos das duas espécies de plantas sejam similares, não apresentando assim, grandes diferenças em relação composição química, o que as tornam igualmente atraentes e recompensadoras (em nutrientes) para as mesmas espécies de formigas dispersoras, aumentando o grau de sobreposição entre essas duas espécies. Diante disso, a composição química de sementes e frutos também influencia na sua probabilidade de remoção, bem como na identidade das espécies de formigas dispersoras e na intensidade de interação com os diásporos (Hughes et al. 1994).

Prevíamos que as duas espécies de *Erythroxylum* apresentariam uma separação de nicho clara em relação aos serviços de limpeza e remoção dos diásporos prestados pelas formigas. Entretanto, não encontramos evidências para a confirmação dessa divergência, já que a média de diásporos limpos e removidos por parcela não diferiram entre as duas espécies de plantas. Acreditamos, que os resultados da média da limpeza dos diásporos das duas espécies de plantas podem ter sido influenciados pelo comportamento semelhante das espécies de formigas dispersoras que interagiram com os frutos das espécies de *Erythroxylum*, como também, em decorrência da falta de mudança na composição de espécies de formigas dispersoras (não existindo assim, mudanças no comportamento com os diásporos de cada espécie de planta). Geralmente, espécies de formigas menores atuam com maior intensidade nos serviços de limpeza dos frutos, em vez de transportá-los diretamente para os ninhos (Oliveira et al., 1995; Christianini & Oliveira, 2010). Enquanto que espécies maiores, como é o caso de *Dinoponera Quadriceps* (considerada como dispersora de alta qualidade) (Oliveira et al., 2019), atuam com maior facilidade na remoção dos frutos, fornecendo maiores distâncias de dispersão (Ness et al., 2004).

Além disso, durante as observações do experimento, formigas pertencentes à espécie *Dinoponera Quadriceps* mostraram-se como as únicas dispersoras dos diásporos das duas espécies de *Erythroxylum*, mas sem diferenças nos serviços de remoção. Acreditamos que, possivelmente, esse comportamento influenciou na falta da diferença de remoção entre os diásporos dessas duas espécies de plantas. A possível semelhança da composição química dos frutos de *E. simonis* e *E. paufferrense* pode ter influenciado na falta da diferença de formigas dispersoras e da intensidade de interação com os diásporos das duas espécies.

Diante disso, através dos resultados obtidos, o nosso estudo demonstra que as espécies, *E. paufferrense* e *E. simonis*, aparentemente, não competem e não são limitadas na dispersão dos seus diásporos pela comunidade de formiga. Entretanto, os serviços de dispersão (limpeza e remoção) prestados à essas duas espécies de plantas continuam sendo importantes. Porém os

serviços prestados à essas espécies de plantas não diferenciam, estando provavelmente, do ponto de vista da dispersão secundária por formigas, equivalentes ecologicamente. Adicionalmente, uma partição de nicho mais clara entre essas espécies de plantas, deve acontecer por meio dos diferentes conjuntos de condições abióticas disponíveis no ambiente (como por exemplo, os relatados no primeiro capítulo dessa dissertação).

Tabelas

Tabela 1. Intensidade média da porcentagem de interação das espécies de formigas com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

SUBFAMÍLIA <i>Espécies</i>	% interação por espécie de diásporos	
	<i>E. paufferrense</i>	<i>E. simonis</i>
DOLICHODERINAE		
<i>Tapinoma</i> M1	0.000	0.002
ECTATOMMINAE		
<i>Ectatomma</i> M1	0.015	0.010
FORMICINAE		
<i>Brachymyrmex</i> M1	0.000	0.003
<i>Brachymyrmex</i> M2	0.002	0.000
<i>Camponotus</i> M1	0.002	0.005
<i>Camponotus</i> M2	0.003	0.000
<i>Nomamyrmex</i> M1	0.002	0.000
<i>Nylanderia</i> M1	0.003	0.003
<i>Paratrechina</i> M1	0.000	0.003
<i>Pseudomyrmex</i> M1	0.000	0.002
MYRMICINAE		
<i>Crematogaster</i> M1	0.017	0.003
<i>Crematogaster</i> M2	0.000	0.003
<i>Pheidole</i> M1	0.267	0.204
<i>Pheidole</i> M2	0.000	0.003
<i>Pheidole</i> M3	0.003	0.002
<i>Pheidole</i> M4	0.002	0.000
<i>Pheidole</i> M5	0.065	0.038
<i>Pheidole</i> M6	0.003	0.000
<i>Sericomyrmex</i> M1	0.003	0.002
<i>Solenopsis</i> M1	0.010	0.025
<i>Solenopsis</i> M2	0.002	0.025
<i>Solenopsis</i> M3	0.000	0.005
PONERINAE		
<i>Dinoponera quadriceps</i>	0.037	0.037

Legenda de figuras

Figura 1. Mapa com a localização do Parque Estadual Mata do Pau Ferro no Município de Areia – PB, destacando as unidades amostrais (círculos escuros).

Figura 2. Gráfico da riqueza de espécies de formigas que interagiram com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

Figura 3. Análise de Componentes Principais da porcentagem da intensidade de interação de cada espécie de formiga com os diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro. Abreviações: Bra1 - *Brachymyrmex M1*; Bra2 - *Brachymyrmex M2*; Cam1 - *Camponotus M1*; Cam2 - *Camponotus M2*; Cre1 - *Crematogaster M1*; Cre2 - *Crematogaster M2*; Din1 - *Dinoponera quadriceps*; Ect1 - *Ectatomma M1*; Nom1 - *Nomamyrmex M1*; Nyl1 - *Nylanderia M1*; Par1 - *Paratrechina M1*; Phe1 - *Pheidole M1*; Phe2 - *Pheidole M2*; Phe3 - *Pheidole M3*; Phe4 - *Pheidole M4*; Phe5 - *Pheidole M5*; Phe6 - *Pheidole M6*; Pse1 - *Pseudomyrmex M1*; Ser1 - *Sericomyrmex M1*; Sol1 - *Solenopsis M1*; Sol2 - *Solenopsis M2*; Sol3 - *Solenopsis M1*; Tap1 - *Tapinoma M1*.

Figura 4. Média de diásporos limpos de *E. paufferrense* e *E. simonis* em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

Figura 5. Média de diásporos de *E. paufferrense* e *E. simonis* removidos em dez parcelas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro.

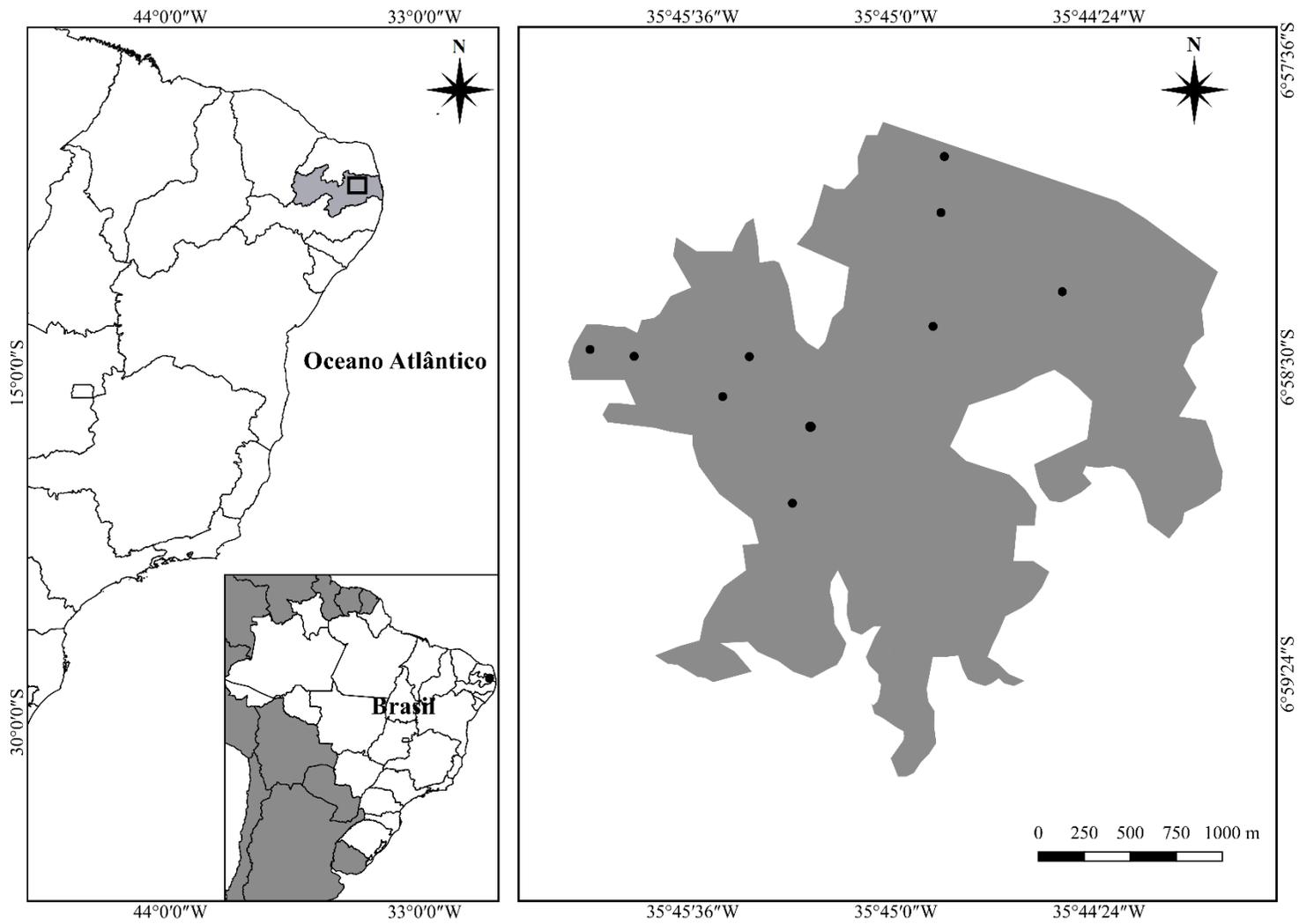


Figura 1.

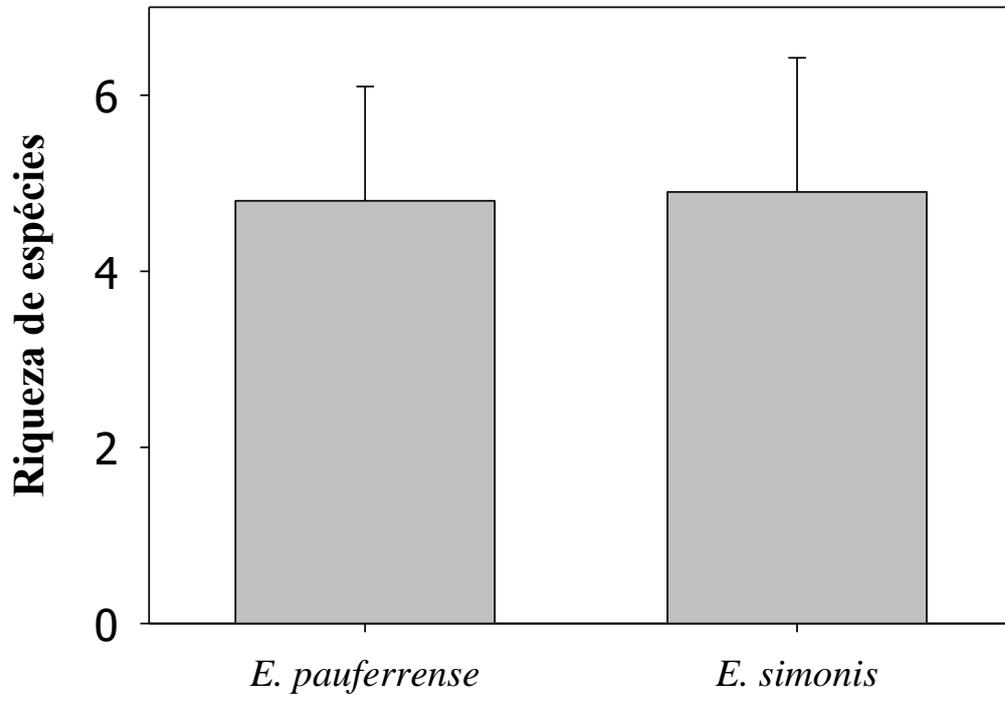


Figura 2.

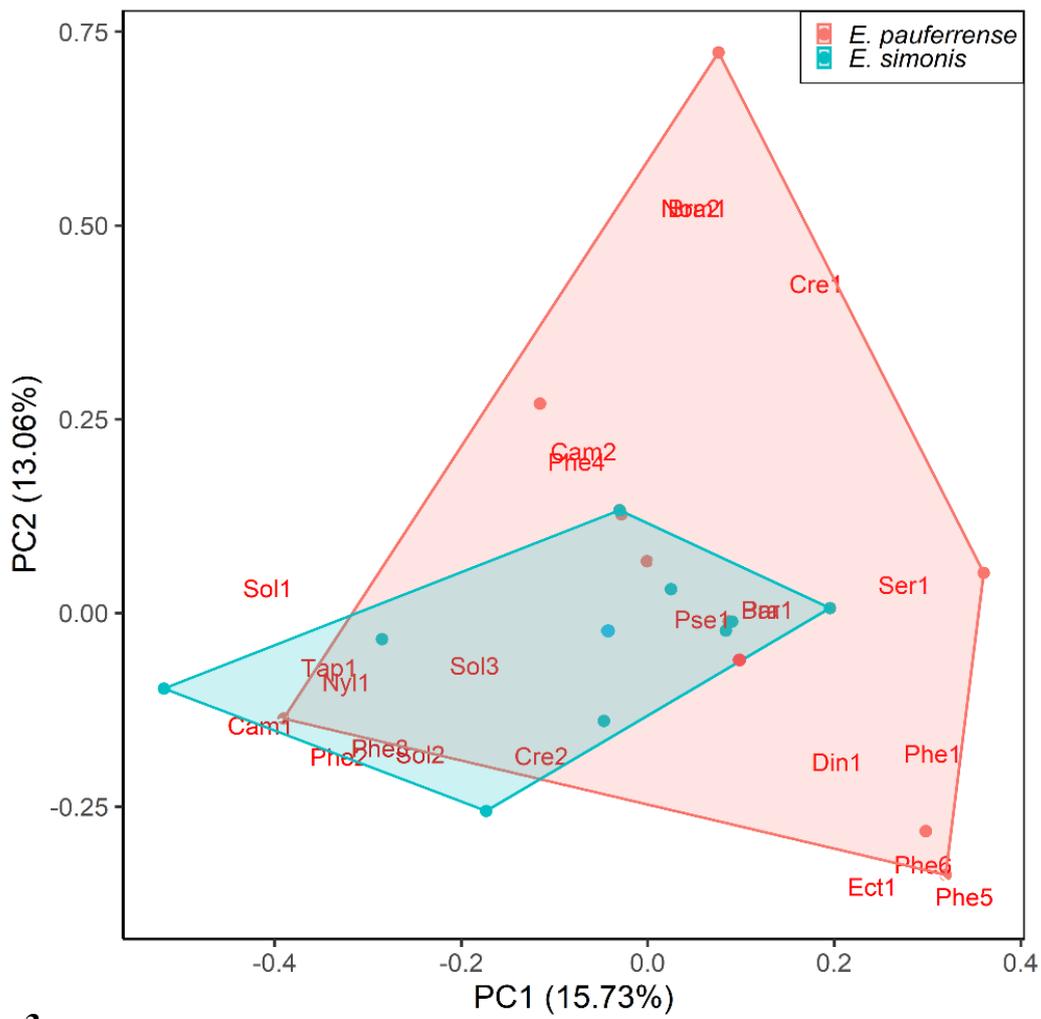


Figura 3.

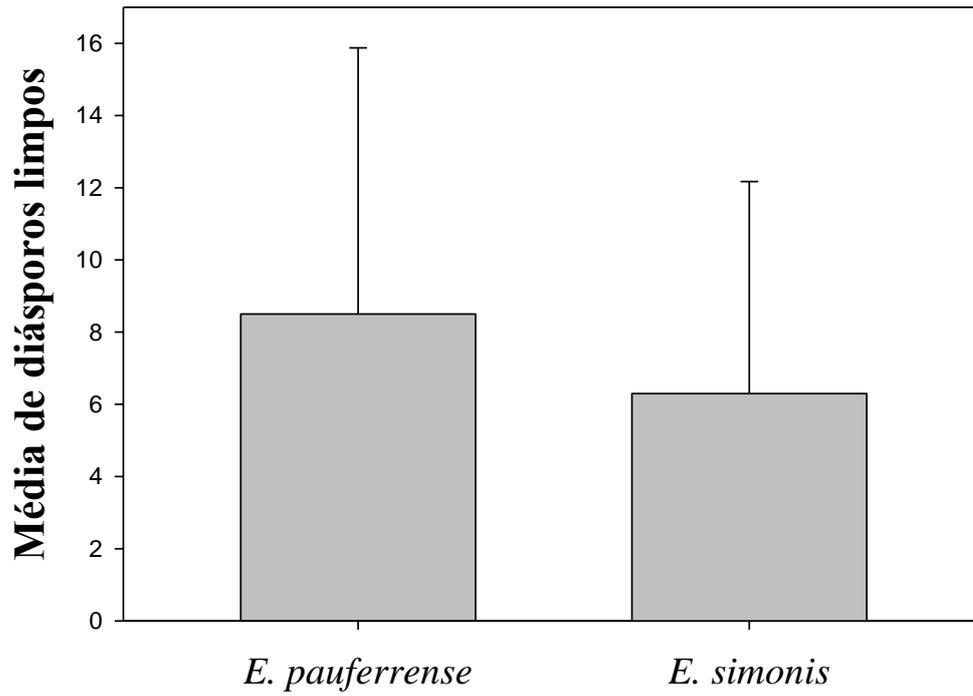


Figura 4.

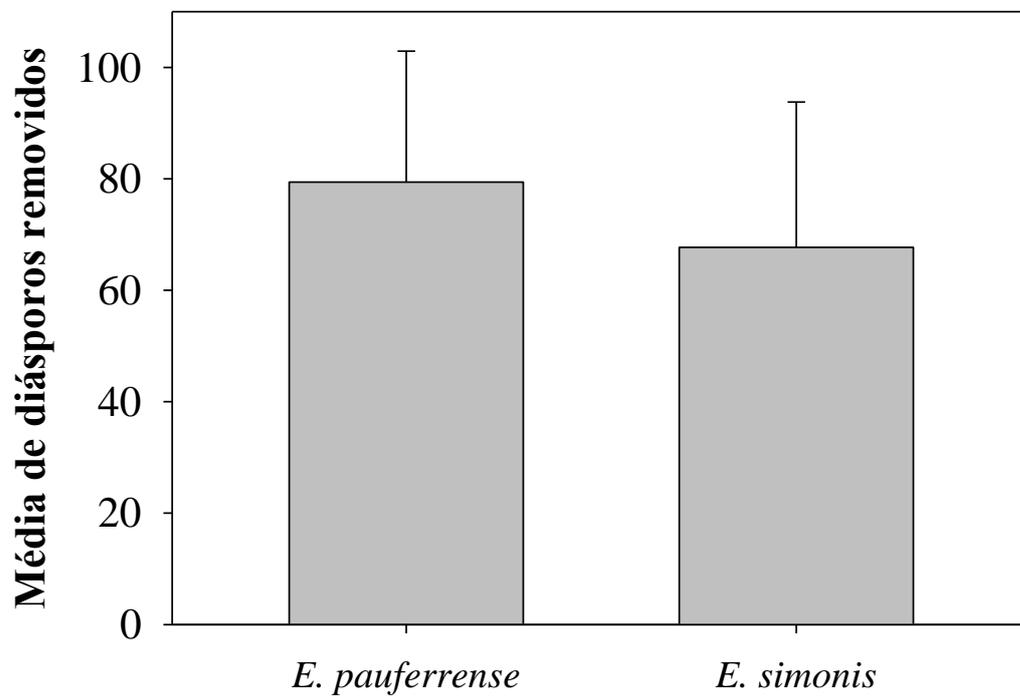


Figura 5.

Agradecimentos

Agradecemos a J. Santos, AL Dantas, IGV Gomes e JMMS Rocha pela assistência no trabalho de campo, e JPO Santos por sua ajuda na preparação da Figura 1. A autora TAV Dantas também agradece a *Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado da Paraíba (FAPESQ)* e a *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES)* pela concessão da bolsa de mestrado.

Referências

- Andrade-Lima, D. D. (1982). Present-day forest refuges in northeastern Brazil. *Biological diversification in the tropics*, 245- 251.
- Baccaro, F. B. (2006). Chave para as principais subfamílias e gêneros de formigas (Hymenoptera: Formicidae). *Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia–INPA, Programa de pesquisa em Biodiversidade–PPBIO, Faculdades Cathedral. Manaus.*
- Beattie, A. J. (1985). *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Beattie, A., & Hughes, L. (2002). Ant–plant interactions. *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*, 211-36.
- Belyea, L. R., & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 402-416.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, **18**(3), 119-125.
- Camargo, P. H., Martins, M. M., Feitosa, R. M., & Christianini, A. V. (2016). Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. *Oecologia*, **181**(2), 507-518.

- Christianini, A. V., Mayhé-Nunes, A. J., & Oliveira, P. S. (2007). The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **23**(03), 343– 351.
- Christianini, A. V., and P. S. Oliveira. (2010). Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *J. Ecol.* **98**: 573– 582.
- Christianini, A. V., Mayhé-Nunes, A. J., & Oliveira, P. S. (2012). Exploitation of fallen diaspores by ants: are there ant–plant partner choices?. *Biotropica*, **44**(3), 360-367.
- Del Toro, I., Ribbons, R. R., & Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **17**, 133-146.
- Elton, C. (1946). Competition and the structure of ecological communities. *The Journal of Animal Ecology*, 54-68.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra’s mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, **79**(2036), 16-17.
- Giladi, I. (2006). Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* **112**: 481– 492.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.
- Hughes, L., M. Westoby, and E. Jurado. 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Funct. Ecol.* **8**: 358– 365.
- Kobe, R. K., & Vriesendorp, C. F. (2011). Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology letters*, **14**(5), 503-510.
- Lazarus, E. D., & McGill, B. J. (2014). Pushing the pace of tree species migration. *PloS one*, **9**(8).

- Leal, L. C., Andersen, A. N., & Leal, I. R. (2014). Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*, **174**(1), 173-181.
- Loiola, M. I. B., Agra, M. D. F., Baracho, G. S., & Queiroz, R. T. D. (2007). Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. *Acta Botanica Brasilica*, **21**(2), 473-487.
- Mayo, S. J., & Fevereiro, V. P. (1982). *Mata de Pau Ferro: a pilot study of the brejo forest of Paraíba, Brazil*. Royal Botanic Gardens.
- Ness, J. H., J. L. Bronstein, A. N. Andersen, and J. N. Holland. (2004). Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small ant invasions. *Ecology* **85**: 1244– 1250.
- Oksanen, J; F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlenn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs and Helene Wagner (2019). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-5.
- Oliveira, P. S., M. Galetti, F. Pedroni, and L. P. C. Morellato. (1995). Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* **27**: 518– 522.
- Oliveira, F. M., Andersen, A. N., Arnan, X., Ribeiro-Neto, J. D., Arcoverde, G. B., & 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**(6), 870-880.
- Peterson, M. L., Rice, K. J., & Sexton, J. P. (2013). Niche partitioning between close relatives suggests trade-offs between adaptation to local environments and competition. *Ecology and evolution*, **3**(3), 512-522.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2018). R Core Team. 2018. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-137. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, **19**(11), 605-611.

Warren, R. J., Giladi, I., & Bradford, M. A. (2010). Ant-mediated seed dispersal does not facilitate niche expansion. *Journal of Ecology*, **98**(5), 1178-1185.

Considerações finais

Através desse estudo, foi possível compreender como a disponibilidade de condições abióticas e bióticas direcionaram a abundância das espécies *E. simonis*, *E. pauferrense* e *E. citrifolium* dentro de um fragmento de Mata Atlântica Nordestina. Estudos como esses ajudam no entendimento dos processos de compartilhamento de nicho e coexistência entre espécies filogeneticamente próximas, além do fornecimento de modelos importantes para a compreensão dos fatores que direcionam e estruturam as comunidades de plantas.

No nosso primeiro capítulo concluímos que as três espécies do gênero *Erythroxyllum* demonstram sobreposições de nichos ao longo dos gradientes de condições ambientais, não existindo partes ao longo dos gradientes em que as espécies estejam flagrantemente ausentes. Entretanto, a espécie *E. simonis* destaca-se como melhor competidora, estando livre da competição com as outras duas espécies de plantas, apresentando assim, elevado desempenho ao longo de todos os gradientes. A competição pela disponibilidade das condições ambientais é maior entre as espécies *E. pauferrense* e *E. citrifolium*. Essa concorrência impulsionou as duas espécies a apresentarem respostas diferentes (mudanças no número de indivíduos) a muitos dos gradientes ambientais, o que permitiu a diminuição da competição e aumento da coexistência.

O segundo capítulo demonstrou não existir partição de nicho entre as espécies *E. pauferrense* e *E. simonis* por meio do eixo de dispersão dos seus diásporos pela comunidade de formigas dispersoras. Estando provavelmente essas duas espécies de plantas, do ponto de vista da dispersão secundária por formigas, equivalentes ecologicamente.

FORMATO DO MANUSCRITO

Use o tamanho da página de 8,5 "x 11" (tamanho da letra) com uma margem de 1 "em todos os lados. Alinhe à esquerda e não justifique a margem direita. Numere todas as páginas que começam com a página de título e inclua números de linha contínuos.

Espaço duplo em todo o manuscrito, incluindo tabelas, figuras e legendas, resumo e literatura citados. Use a fonte Times New Roman de 12 pontos, exceto nas figuras, para as quais Arial é preferido.

Use as abreviações fornecidas na Seção D (abaixo) ao longo do texto.

MONTAGEM DO MANUSCRITO

- Folha de rosto
- Resumo (s)
- Palavras-chave
- Texto
- Tabelas
- Legendas das figuras
- Figuras
- Agradecimentos
- Declarações de Divulgação
- Referências
- Informações Complementares (a serem fornecidas em arquivos separados)

PÁGINA DO TÍTULO:

Cabeçalho: O nome da família dos autores deve ser incluído como cabeças de corrida esquerda e direita. É definido em letras maiúsculas. O formato é o seguinte:

LRH e RRH: YAZ e PEIGH

(não pode exceder 50 caracteres, dois ou mais autores usam YAZ et al.)

Título: no máximo 12 palavras (normalmente), niveladas à esquerda, próximo ao meio da página. Use negrito.

Onde os nomes das espécies são indicados no título, deve ficar claro para os leitores em geral que tipo (s) de organismo (s) está (m) sendo referido (s) usando a denominação de Família ou nome comum:

«Invasão de florestas de savana africana pela medusa *Medusagyne oppositifolia* », **OU** «Invasão de florestas de savana africana pela *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)»

Os títulos que incluem uma **localidade geográfica** devem garantir que isso fique claro para o leitor em geral:

'Efeito da fragmentação de habitat nas redes de polinização em Flores, Indonésia', **NÃO**

'Efeito da fragmentação de habitats e redes de polinização em Flores'.

Autores: abaixo do título, inclua o (s) nome (s) completo (s) do (s) autor (es), afiliação (ões) e endereço (s) completo (s) não abreviado. Use número (s) sobrescrito (s) após o (s) nome (s) do (s) autor (es) para indicar local (is) atual (is), se diferente do anterior. Em trabalhos com várias autoras, sobrescritos de nota de rodapé adicionais podem ser usados para indicar o autor e o endereço de email correspondentes. Embora os nomes de lugares geográficos devam usar a ortografia em inglês no texto (por exemplo, Zurique, Florença, Brasil), os autores podem usar a ortografia preferida ao listar sua afiliação (por exemplo, Zurique, Firenze, Brasil).

Apresentação e aceitação com datas:

Na parte inferior da página de título cada artigo deve incluir: Recebido: _____; Revisado: ____ (opcional); Aceito: _____. (A *Biotropica* preencherá as datas.)

PÁGINA DO RESUMO

Os resumos têm no máximo 250 palavras para artigos e resenhas e 50 palavras para Insights. Não há resumo para artigos de comentários.

O Resumo deve incluir breves declarações sobre a intenção ou propósito, materiais e métodos, resultados e significado das descobertas. O resumo pode ser fornecido como vários parágrafos (com subtítulos como Objetivo, Métodos, Resultados e Conclusão) ou como um único parágrafo. Não use abreviações no resumo.

A publicação deve estar em inglês, mas um segundo resumo em outros idiomas (como espanhol, francês, português, hindi, árabe, chinês etc.) pode ser publicado como informações de suporte on-line.

PALAVRAS-CHAVES

Forneça até oito palavras-chave após o resumo, separadas por vírgula (.). As palavras-chave devem estar em inglês (com exceção das informações taxonômicas) e listadas em ordem alfabética.

Inclua a localização do estudo como uma palavra-chave, se ainda não estiver mencionada no título (veja o exemplo abaixo). As palavras-chave *não* devem repetir as palavras usadas no título. Evite palavras muito amplas ou muito específicas. (por exemplo, palavras-chave: Melastomataceae, *Miconia argentea*, Panamá, dispersão de sementes, floresta úmida tropical).

TEXTO

Cabeçalhos

Os títulos principais são 1. INTRODUÇÃO, 2. MÉTODOS, 3. RESULTADOS e 4. DISCUSSÃO em negrito, maiúsculas, numeradas e niveladas à esquerda.

- Recue todos, exceto o primeiro parágrafo de cada seção.

- Deixe um espaço em branco entre o cabeçalho principal e o texto.

- Os títulos de segundo nível devem estar em maiúsculas iniciais, em negrito, numerados e nivelados à esquerda. (por exemplo, **2. Técnica de inventário.**)

Os três primeiros títulos são numerados e os de quarta e quinta ordem não são numerados.

Os envios de insights não usam títulos de assunto.

Ao usar dados publicados anteriormente em análises, cite o (s) arquivo (s) de dados e o (s) manuscrito (s) original (s) para o qual foram coletados no texto: “Utilizamos dados arquivados anteriormente (Bruna et al., 2011a, b) em nossos simulations.”, onde a é o arquivo de dados e b é a publicação. Certifique-se de que ambas as citações estejam incluídas na literatura citada.

Não use notas de rodapé no texto principal.

Consulte as figuras como 'Figura 1' e as tabelas como 'Tabela 1'. A referência às Informações de Suporte on-line é conhecida como 'Figura S1' ou 'Tabela S1'.

Unidades, abreviações e estilo

Abreviações: ano (s), mês (s), semana (s), dia (s), hora, min, s, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g / m²

Unidades: use o estilo solidus para unidades simples (por exemplo, m / s) e siga o estilo de índices negativos para unidades compostas (por exemplo, nmol · hr⁻¹ · mg⁻¹)

Escreva outras abreviações na primeira vez em que forem usadas no texto e abrevie a seguir: "Oscilação do Sul El Niño (ENSO)..."

Números: Escreva um a 9, a menos que seja uma medida ou em combinação com outros números: quatro árvores, 6 mm, 35 locais, 7 anos, 10 × 5 m, 7 m, ± SE, 5 abelhas e 12 vespas).

Use uma vírgula como separador em números com quatro ou mais dígitos: 1.000 vs. 10.000

Decimais: 0,13 (zero e pontos à esquerda, nunca vírgulas)

Temperatura: 21 ° C (sem espaço após o símbolo do grau)

Use traços para indicar um local definido de um determinado tamanho (*por exemplo*, plotagem de 1 ha).

Soletre 'porcentagem' quando usado no início de uma frase e use símbolos quando usado em combinações de números (por exemplo, "houve um aumento de 5% ...", "as plantas foram cultivadas em níveis altos de luz (20%) ...", 95 % IC.)

Abreviações estatísticas:

- Use itálico para *P, N, t, F, R2, r, G, U, N, χ^2* (itálico, sobrescrito não itálico)
- Use itálico para: *df, SD, SE, SEM*
- Use roman para CI, ANOVA bidirecional, ns

Datas: 10 de dezembro de 1997

Horários: 0930 h, 2130 h

Latitude e Longitude: 10 ° 34'21 " N, 14 ° 26'12 " W

Acima do nível do mar: asl

Regiões: Sudeste Asiático, Reino Unido, EUA (sem períodos)

Os nomes de lugares geográficos devem usar a ortografia em inglês no texto (Zurique, Florença, Brasil), mas os autores podem usar a ortografia preferida ao listar sua afiliação (Zurique, Firenze, Brasil).

Listas: Siga o estilo ... (a)...; b) e (c)...: "Os objetivos do estudo foram: (a) avaliar o sucesso da polinização em *Medusagyne oppositifolia*; (b) quantificar o fluxo gênico entre populações; e (c) marcar o conjunto de sementes".

QUADROS

Embora a Biotropica tenha limites de palavras que diferem por categoria de manuscrito, não há limites estritos no número de tabelas e / ou figuras. No entanto, os manuscritos impressos raramente excedem 32 páginas e recomendamos que os autores enviem apenas tabelas e figuras necessárias. Informações, figuras e tabelas adicionais devem aparecer nas Informações de suporte".

Cada tabela deve iniciar em uma página separada

Tabelas de números com algarismos arábicos seguidos por um ponto final. Coloque em maiúscula a 'Tabela' (por exemplo, Tabela 1, Tabela 2, etc.).

Indique notas de rodapé com letras sobrescritas em minúsculas

Não use linhas verticais nas tabelas.

LEGENDAS DE FIGURAS

Digite legendas das figuras no formato de parágrafo, começando com 'Figura' e número. Não inclua símbolos (linhas, pontos, triângulos etc.) nas legendas das figuras; rotule-os na figura ou faça referência a eles pelo nome na legenda.

Rotule várias plotagens / imagens dentro de uma figura como a, b, c etc., e verifique se os painéis de cada plotagem incluem essas etiquetas e são mencionadas na legenda (por

exemplo, Figura 1 Aptidão do *Medusagyne oppositifolia*, conforme indicado por (a) conjunto de sementes e (b) viabilidade das sementes', certificando-se de incluir os rótulos na parcela relevante.)

FIGURAS

Os membros da ATBC podem publicar gráficos e outras figuras de resultados em cores sem custo adicional. Verifique se esses números estão acessíveis seguindo nossas **Diretrizes de figuras**.

Consulte o **guia de figuras e ilustrações** (Wiley Author Services) (PDF) para obter informações mais detalhadas sobre o envio de obras de arte eletrônicas. Os autores são incentivados a utilizar as informações de suporte on-line para tabelas e figuras que não têm importância central no manuscrito. Todas as figuras e fotografias são referidas como 'Figuras' no texto.

Se não for possível enviar figuras incorporadas ao arquivo de texto, é permitido o envio como arquivos *.pdf, *.tif ou *.eps.

Formatos de arquivo nativos (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) não podem ser usados na produção. Quando seu manuscrito for aceito para publicação, para fins de produção, os autores serão solicitados, após a aceitação de seus trabalhos, a enviar:

- Arte final da linha (gráficos vetoriais) como *.eps, com uma resolução de > 300 dpi no tamanho de impressão final
- Arquivos de bitmap (meios-tons ou fotografias) como *.tif ou *.eps, com uma resolução de > 300 dpi no tamanho final

Os valores finais serão reduzidos. Para garantir que todo o texto fique legível quando reduzido ao tamanho apropriado, use legendas grandes e tamanhos de fonte. Recomendamos o uso de Arial para etiquetas dentro de figuras sem texto em negrito.

Não use expoentes negativos nas figuras, incluindo rótulos dos eixos.

Cada gráfico / imagem agrupada em uma figura ou placa requer um rótulo (*por exemplo* , a, b). Use letras minúsculas em figuras agrupadas e em referências de texto.

AGRADECIMENTOS

Os autores são incentivados a reconhecer financiamento, supervisão geral do grupo de pesquisa ou suporte geral, além de qualquer assistência de redação, edição técnica, edição de idiomas e revisão de textos fornecida fora do processo de produção típico.

DECLARAÇÕES DE DIVULGAÇÃO

Os autores devem fornecer as seguintes divulgações, quando relevantes, no corpo de seus manuscritos (após agradecimentos, antes de referências). Se algum dos itens a seguir não for

relevante para a pesquisa, é necessária uma declaração nula. Se nenhuma declaração for dada, poderemos publicar o artigo com declarações indicando como tal.

Conflito de interesses

Os autores devem divulgar interesses que possam afetar ou parecer afetar sua capacidade de apresentar ou revisar o trabalho de forma objetiva. Isso pode incluir interesses financeiros relevantes (por exemplo, propriedade de patentes, propriedade de ações, consultorias ou honorários de palestrante) ou interesses pessoais, políticos ou religiosos.

Durante o envio, o autor correspondente será responsável por identificar possíveis conflitos de interesse.

REFERÊNCIAS

É altamente recomendável o uso de software de gerenciamento de referência, como o Zotero ou o Endnote, para simplificar a construção da literatura citada e minimizar os erros.

- Citações de manuscritos como 'em' ou 'submetidas' ou 'em andamento' são aceitáveis - semelhantes aos artigos publicados, 'na imprensa' ou que foram depositados em arquivos pré-impresos. Artigos ou capítulos de livros citados como 'No prelo' devem ser aceitos para publicação; inclua o diário ou editor.

Verifique todas as entradas em relação às fontes originais, especialmente títulos de periódicos, acentos, sinais diacríticos e ortografia em outros idiomas que não o inglês.

Ao usar arquivos de dados no artigo, cite o arquivo de dados e o manuscrito original usando o seguinte formato:

Bruna, EM, Izzo, TJ, Inouye, BD, Uriarte, M., & Vasconcelos, HL (2011a). Dados de: Dispersão assimétrica e sucesso da colonização de rainhas-formigas da Amazônia.

Bruna, EM, Izzo, TJ, Inouye, BD, Uriarte, M., & Vasconcelos, HL (2011b). Dispersão assimétrica e sucesso de colonização de rainhas-formigas da Amazônia.

Cite as referências em ordem alfabética pelo sobrenome do primeiro autor. As referências de um único autor precedem as obras com vários autores do mesmo autor sênior, independentemente da data.

Listar obras do mesmo autor cronologicamente, começando com a data mais antiga de publicação.

Inserir ponto e espaço após cada inicial do nome do autor; exemplo: Yaz, AB, & Azy, B. (1980). Os nomes dos autores devem estar em maiúsculas e minúsculas e todas as referências devem conter os nomes dos autores.

Use o nome do diário em formato expandido. Para encontrar um diário, pesquise na [lista](#) do NIH .

Coloque um espaço duplo em todas as citações com um recuo de 0,5 polegada.

Deixe um espaço entre o número do volume e os números de página e inclua os números de emissão (se disponíveis). 27, 3-12

Cadernos de artigos: Azy, AB (1982). Título do capítulo do livro. In: G. Yaz (Ed.). *Título do livro* (pp. 24–36). Boca Raton, FL: CRC Press.

Para teses e dissertações: 'PhD Dissertation' e 'MSc Dissertation'. Autor, AA (2003). *Título da dissertação de doutorado ou dissertação de mestrado* (dissertação de doutorado ou dissertação de mestrado). Recuperado do Nome do banco de dados. (Nº de pedido ou de adesão)

INFORMAÇÃO SULEMENTAR

Informações de suporte (SI) acompanham a versão on-line de um manuscrito e estarão totalmente acessíveis a todos com acesso eletrônico ao *Biotropica*. Pedimos aos autores que façam uso da seção SI para adicionar contexto ou informações adicionais que não tenham relevância central para o manuscrito. **Todos esses materiais devem ser citados no texto do impresso manuscrito.**

Pedimos aos autores para colocar mapas de sites de campo, figuras e tabelas como Informações de Suporte on-line, a menos que também apresentem os resultados das análises. O SI também pode ser usado para listas de espécies, métodos técnicos detalhados, fotografias, equações e modelos matemáticos ou referências adicionais das quais os dados para figuras ou tabelas foram derivados (*por exemplo*, em um artigo de revisão).

O editor se reserva o direito de mover figuras, tabelas e apêndices para o SI a partir do texto impresso, mas discutirá isso com o autor correspondente em cada caso. Se os autores não concordarem com a decisão do editor, poderão solicitar que tais tabelas e figuras sejam incluídas no artigo impresso com a condição de que os autores cubram as taxas de processamento do artigo resultantes do tamanho adicionado (atualmente US \$ 100 por artigo).

Se a redação decidir mudar tabelas ou figuras para o SI, necessariamente haverá um atraso na publicação do artigo. **Nós, portanto, requerem autores para identificar material para SI na submissão do manuscrito.**

