



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE**

PPG Ecologia & Conservação

Universidade Estadual de Santa Cruz

ROBERTA DE JESUS SANTOS

**EFEITOS DE ALTERAÇÕES ANTRÓPICAS
SOBRE A DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS**

**ILHÉUS - BAHIA
2021**

ROBERTA DE JESUS SANTOS

**EFEITOS DE ALTERAÇÕES ANTRÓPICAS
SOBRE A DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS**

Tese apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz para obtenção do título de doutora em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Área de concentração: Ecologia e Conservação de comunidades

Orientador: Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie

Coorientador: Prof. Dr. Pavel Dodonov

**ILHÉUS - BAHIA
2021**

S237

Santos, Roberta de Jesus.

Efeitos de alterações antrópicas sobre a diversidade taxonômica e funcional de formigas / Roberta de Jesus Santos. – Ilhéus, BA: UESC, 2021.

118 f. : il.

Orientador: Jacques Hubert Charles Delabie.

Coorientador: Pavel Dodonov.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Inclui referências e apêndice.

1. Formigas. 2. Diversidade biológica. 3. Biodiversidade. 4. Mata Atlântica. I. Título.

CDD 595.796

No amor não há temor, antes o perfeito amor lança fora o temor; porque o temor tem consigo a pena, e o que teme não é perfeito em amor.

1 João 4:18

Dedico essa tese aos meus pais, José Teles e Maria, em
agradecimento por todo apoio e amor incondicional que
me possibilitaram seguir em frente.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus que me inspira, ilumina e regozija meu ser em todo tempo, e a Jesus Cristo por ser meu modelo de amor e de ser humano, que me guia a ser melhor a cada dia.

À minha mãe Maria, ao meu pai José e ao meu irmão Alberto pelo apoio, carinho e amor incondicional. Em especial à minha cunhada Alba e à minha sobrinha Helena, que trouxeram mais colorido e alegria à caminhada.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado que possibilitou a realização desse trabalho e minha formação profissional.

Ao meu orientador Prof. Dr. Jacques Delabie pela paciência, apoio, afeto e ensinamentos ao longo da jornada acadêmica desde a graduação. Agradeço também a sua esposa Prof^a Dra. Cléa Mariano (minha eterna orientadora e segunda mãe) pelo suporte e carinho de sempre. Ao meu coorientador Prof. Dr. Pavel Dodonov, amigo querido por ser uma pessoa especial que me apoiou, auxiliou, além de estimular e despertar meu melhor.

Aos componentes da banca por aceitarem meu convite e contribuírem para a melhoria deste trabalho.

Aos docentes do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da UESC e aos professores convidados pela contribuição em minha formação profissional e pessoal.

Aos colegas pela companhia nas disciplinas, discussões, atividades e pelos momentos de descontração.

Às secretárias do PPGECB Iky Fonseca e Amábile Kruschewsky por todo carinho, atenção e assistência durante o período do curso.

Aos meus queridos profissionais, Monique Ribeiro, Felipe Chaves, e em especial, a Rose Ramos (excelente profissional e ser humano, sempre solícita e disposta a ajudar e contribuir para minha cura e crescimento através do processo de terapia) que foram muito importantes para finalizar esse ciclo tão desafiador e especial em minha vida.

Aos amigos Marcela, Raquel, Winnie, Anna Evelin, Evelyn, Zany, Mul, Thalles pelo

amor de sempre. À Kátia pelos momentos de “farrinhas”. Em especial, ao meu amado Alberto Nunes Filho que sempre acreditou em mim, me apoiou e me motivou a seguir em frente.

Aos meus queridos companheiros do Laboratório de Mirmecologia, meu segundo ninho. Obrigada Zé Raimundo, Saudoso Crispim, Elmo, Laís Bonfim, Bia, Maria, Viviane, Lurdinha, Espiridião e Muriel pelos momentos de risadas.

Enfim, obrigada a todos que direta ou indiretamente contribuíram de alguma forma para que eu conseguisse realizar esse trabalho. Obrigada!!!

EFEITOS DE ALTERAÇÕES ANTRÓPICAS SOBRE A DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE FORMIGAS

RESUMO

A biodiversidade distribui-se ao longo de gradientes ambientes naturais como de latitude, altitude e salinidade, podendo responder a outros fatores, como à perda de habitat que decorre de perturbações de origem antrópica. Além disso, fatores bióticos e abióticos que afetam um ambiente, alterações climáticas e uso da terra, por exemplo, contribuem para selecionar espécies de um reservatório regional com atributos funcionais que lhes conferem a capacidade de suportar determinados estresses e persistir em condições locais peculiares. Apesar da importância de estudos baseados em atributos e grupos funcionais, ainda tem-se a necessidade de compreender como mudanças no uso da terra e ao longo de gradientes ambientais afetam a diversidade funcional. Para entender melhor a relação atributo-ambiente, pesquisas sobre diversidade funcional têm sido realizadas. No entanto quando desenvolvidas em biomas biodiversos, como a Mata Atlântica e com organismos hiperdiversos como as formigas, existe a dificuldade relacionada aos custos, tempo e necessidade de especialistas para identificação da biodiversidade amostrada. A aplicação de resoluções substitutas mais elevadas, como subfamília e gênero, que a identificação específica pode ser uma estratégia eficaz em condições de insuficiência taxonômica. Assim, o objetivo principal dessa tese foi de investigar como a diversidade funcional pode ser afetada pelas mudanças no uso da terra e ao longo de um gradiente de perda de cobertura florestal e avaliar o uso de resoluções substitutas para prever a diversidade taxonômica e funcional de comunidade de formigas de Mata Atlântica. No primeiro capítulo foi realizada uma revisão dos efeitos da conversão de habitats naturais em usos antrópicos sobre grupos funcionais de formigas, com utilização da abordagem Monte Carlo para avaliar a significância da resposta dos diferentes grupos funcionais à conversão. A conversão em monocultura e policultura e dos habitats naturais de Savanas e de Floresta Tropicais e Subtropicais foram os mais impactantes para os grupos de formigas estudados. Nas zonas temperadas e tropicais, vários grupos funcionais, especialmente, os grupos com nicho ecológico mais amplo, não responderam à conversão, sendo os grupos especializados os mais prejudicados. Com mais grupos funcionais sendo prejudicados na zona temperada que na tropical, é possível sugerir que nos ecossistemas temperados os grupos funcionais de formigas sejam mais sensíveis às mudanças decorrentes da conversão de habitat. No segundo capítulo avaliou-se os efeitos da perda de cobertura florestal sobre a diversidade funcional e os valores de atributos funcionais de comunidades de formigas do gênero *Neoponera* em remanescentes de Mata Atlântica da Bahia, Brasil. O gênero de formigas *Neoponera*, com 17 espécies, que tem preferência por habitat complexos e florestais, foi selecionado para obtenção de medidas de atributos funcionais. Para examinar os efeitos da perda de cobertura sobre as comunidades de formigas *Neoponera* foram usados índices de diversidade funcionais baseados em atributos individuais e múltiplos. Não foi encontrada relação entre diversidade funcional de *Neoponera* e cobertura florestal, sendo sempre o nulo o melhor modelo. É possível a tolerância e sobrevivência das formigas *Neoponera* nas distintas coberturas florestais tenha sido em virtude das características do gênero, como a diversidade de comportamento e morfologia, assim como os hábitos generalistas e predadores relacionados a baixos requerimentos de nidificação e

alimentação mais generalista. No terceiro capítulo testou-se diferentes resoluções, subfamília, gênero, taxa indicador e resolução intermediária, como potenciais substitutos para diversidades taxonômica e funcional (com exceção de subfamília) em escala de paisagem em fragmentos de Mata Atlântica da Bahia. Para isso foi usado um banco de dados reunindo 350 espécies/morfoespécies de formigas distribuídas em 67 gêneros e nove subfamílias que foram identificadas e classificadas em 27 grupos funcionais, que foram coletadas em 11 paisagens de Mata Atlântica. A resolução subfamília foi tida como um substituto inaceitável para métrica taxonômica e funcional, sendo a taxa indicador apenas para métrica funcional. Taxa indicador e resolução intermediária foram classificados como substitutos taxonômicos excelentes. Para a composição das espécies, o gênero foi considerado um substituto aceitável; resolução intermediária foi classificada como substituto bom. Para a riqueza e composição dos grupos funcionais, resolução intermediária e gênero foram classificados como substitutos excelentes. Nossos resultados demonstram que o uso de substitutos para a diversidade de formigas, tais como gênero, taxa indicador ou resolução intermediária, podem ser úteis na caracterização da mirmecofauna em escala de paisagem em um contexto de limitações humanas e financeiras.

Palavras-chave: Formicidae; Diversidade funcional; Floresta Atlântica; Atributos funcionais; Gradiente ambiental; Substitutos.

EFFECTS OF ANTHROPIC ALTERATIONS ON THE TAXONOMICAL AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF ANTS

ABSTRACT

Biodiversity is distributed along natural environmental gradients, such as latitude, altitude and salinity, and may respond to other factors, such as the loss of habitat resulting from disturbances of anthropic origin. In addition, biotic and abiotic factors that affect any environment, such as climate change and land use, for example, contribute to selecting species from a regional pool with functional traits that give them the ability to withstand certain stresses and persist under peculiar local conditions. Despite the importance of studies based on traits and functional groups, there is still need to understand how changes in land use and along environmental gradients affect functional diversity. Studies on functional diversity have been performed to better understand these trait-environment relationships. However such studies are difficult in biodiverse biomes, such as the Atlantic Forest, and with hyperdiverse organisms, such as ants, due to costs, time and the need for specialists to identify the sampled organisms. The application of surrogate resolutions better than specific identification can be then an effective strategy in such conditions of taxonomic insufficiency. Thus, the main aim of this research was to investigate how functional diversity can be affected by changes in land use and along a gradient of loss of forest cover and to assess the use of surrogate resolutions to predict the taxonomic and functional diversity of Atlantic Forest ant communities. The first chapter is a review of the effects of the conversion of natural habitats to anthropic uses on functional groups of ants, with Monte Carlo assessment of the significance of the response of different functional groups to conversion. The conversion to monoculture and polyculture and of the natural habitats of Savannas and Tropical and Subtropical Forest were the most impactful for the groups of ants studied. In temperate and tropical zones, several functional groups, especially groups with a broader ecological niche, did not respond to conversion, with specialized groups being the most affected. With more functional groups being harmed in the temperate zone than in the tropical one, it is possible to suggest that in temperate ecosystems ant functional groups are more sensitive to changes resulting from habitat conversion. In the second chapter, the effects of forest cover loss on the functional diversity and values of functional traits of *Neoponera* ant communities in Atlantic Forest remnants of Bahia, Brazil were evaluated. The *Neoponera* ant genus, with 17 species, which has a preference for complex and forest habitats, was selected to obtain measurements of functional traits. To examine the effects of cover loss on *Neoponera* ant communities, functional diversity indices based on individual and multiple traits were used. No relationship was found between functional diversity of *Neoponera* and forest cover, with null being the best model. It is possible that the tolerance and survival of *Neoponera* ants in the different forest covers was due to the characteristics of the genus, such as the diversity of behavior and morphology, as well as the generalist and predatory habits related to low nesting requirements and more generalist feeding. In the third chapter, different resolutions, namely subfamily, genus, indicator taxa and intermediate resolution were tested as potential surrogates for taxonomic and functional diversities (except for subfamily) at landscape scale in fragments of Atlantic Forest of Bahia. For this, a database was used with 350 species/morphospecies of ants distributed in 67 genera and nine subfamilies that were identified

and classified into 27 functional groups, which were collected in 11 Atlantic Forest landscapes. Subfamily resolution was seen as an unacceptable surrogate for taxonomic and functional metrics, with the indicator taxa being only for functional metrics. Indicator taxa and intermediate resolution were classified as excellent taxonomic substitutes. For species composition, the genus was considered an acceptable surrogate; intermediate resolution was classified as a good surrogate. For richness and composition of functional groups, intermediate resolution and genus were classified as excellent surrogates. Our results demonstrate that the use of surrogates for ant diversity, such as genus, indicator taxa or intermediate resolution, can be useful in characterizing myrmecofauna at a landscape scale in a context of human and financial limitations.

Keywords: Formicidae; Functional diversity; Atlantic Forest; Functional traits; Environmental gradient; Surrogates.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	14
REFERÊNCIAS.....	17
CAPÍTULO 1	20
Abstract.....	21
Introduction.....	22
Methods.....	27
Literature search.....	27
Selection criteria.....	27
Study characteristics.....	29
Statistical analysis.....	31
Results.....	36
Discussion.....	39
Acknowledgments.....	43
Authors' Contributions.....	44
References.....	44
CAPÍTULO 2.....	54
Resumo.....	55
Introdução.....	56
Material e métodos.....	58
Área de estudo.....	58
Coleta de formigas.....	59
Dados morfológicos.....	60
Análises estatísticas.....	62
Resultados.....	64
Discussão.....	66
Agradecimentos.....	68
Conflito de interesses.....	68
Referências.....	69

Material Suplementar.....	77
Informação suplementar.....	79
CAPÍTULO 3	87
Resumo.....	88
1. Introdução.....	90
2. Materiais e métodos.....	92
2.1. Região de estudo e desenho amostral.....	92
2.2. Coleta das formigas.....	92
2.3. Métricas substitutas taxonômicas.....	93
2.4. Métricas substitutas funcionais: resoluções de grupos funcionais de formigas.....	94
2.5. Análises estatísticas.....	95
2.5.1. Substitutos para riqueza de espécies e riqueza de grupos funcionais.....	95
2.5.2. Substitutos para a composição das assembleias e composição dos grupos funcionais de formigas.....	96
3. Resultados.....	97
3.1 Comunidade de formigas.....	97
3.2 Substitutos para a riqueza taxonômica de formigas.....	97
3.3 Substitutos para a composição taxonômica da assembleia de formigas.....	98
3.4 Substitutos para a riqueza funcional (de grupos funcionais) de formigas.....	100
3.5 Substitutos para a composição funcional da assembleia de formigas	100
4. Discussão.....	102
4.1 Substitutos taxonômicos.....	102
4.2 Substitutos funcionais.....	104
5. Conclusão.....	105
Conflito de interesses.....	105
Agradecimentos.....	106
Referências.....	106
Apêndice A. Material suplementar.....	111
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	123

INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade distribui-se ao longo de gradientes ambientais, tais como latitude, altitude, salinidade e fatores climáticos, sendo o gradiente latitudinal um dos mais estudados, no qual a diversidade de espécies da maior parte dos grupos biológicos diminui enquanto a latitude aumenta (Jeffries, 1997; Lomolino et al., 2006). A biodiversidade também responde aos gradientes provocados por distúrbios antrópicos, como o de redução de cobertura de habitat (Pardini et al., 2010; Rigueira et al., 2013; Morante et al., 2015). Os gradientes estão relacionados a fatores abióticos, como temperatura, luz, umidade e aridez, além de bióticos, tais como competição, predação e disponibilidade de recursos (Huston, 1994; Jeffries 1997; Cox & Moore, 2005).

No ambiente, os fatores supracitados, assim como as alterações no clima e no regime de distúrbios/ usos da terra, podem afetar a capacidade de sobrevivência ou de reprodução das espécies, atuando como filtros (Keddy, 1992; Cox & Moore, 2005). Estes filtros ambientais selecionam, a partir de um reservatório regional, as espécies com atributos relativos à habilidade de suportar e persistir em determinadas condições locais (Keddy, 1992; McGill et al., 2006). Tais atributos funcionais consistem em características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, comportamentais ou fenológicas, observáveis em nível do indivíduo, que influenciam sua resposta ao ambiente, e/ou seu papel no funcionamento ecossistêmico (Díaz & Cabido, 2001; McGill et al., 2006; Violle et al., 2007; Díaz et al., 2013; Mouillot et al., 2013).

O valor e a variedade de atributos funcionais dos organismos de uma comunidade são descritos pela diversidade funcional, que é um componente da biodiversidade empregado em numerosos estudos como preditor do funcionamento ecossistêmico (Tilman, 2001; Mason et al., 2005; Cadotte et al., 2011; Gagic et al., 2015). Apesar da importância da abordagem funcional baseada em atributos, esta é recente na ecologia animal e é carente de estudos abrangentes, principalmente para os invertebrados (Gibb et al., 2015). Entre estes, as formigas (Hymenoptera: Formicidae) destacam-se por sua elevada biomassa nos ecossistemas terrestres, capacidade de resposta às modificações na estrutura dos sistemas naturais e desempenho de importantes funções ecológicas (Longino & Colwell, 1997; Delabie et al., 2000).

As comunidades de formigas têm sido categorizadas em guildas ou grupos funcionais baseados num agregado de informações da taxonomia, do habitat utilizado, das interações

comportamentais com demais espécies e dos atributos morfológicos (Greenslade, 1978; Andersen, 1995; Delabie et al., 2000; Silvestre et al., 2003; Silva & Brandão 2010). Porém, observa-se certa heterogeneidade e discrepância entre as classificações e na noção do que é guilda ou grupo funcional (Koch et al., 2019) e alguma arbitrariedade na inclusão de espécies em grupos funcionais pois, na maioria das vezes, informações de natureza ecológica são inferidas a partir da similitude morfológica ou proximidade taxonômica (Petchey & Gaston, 2006; Brandão et al., 2012).

Estudos com abordagem baseada em grupos funcionais de formigas têm sido aplicados no monitoramento e na investigação de perturbações antropogênicas, tais como as mudanças de uso da terra, que podem promover a perda de cobertura de habitat, que gera alterações estruturais que afetam requerimentos importantes (como a oferta de locais para nidificação e de presas), que interferem na permanência de espécies ou grupos funcionais de formigas (Hoffmann & Andersen, 2003; Andersen & Majer, 2004; Underwood & Fisher, 2006). Isso pode levar ao favorecimento de espécies ou grupos funcionais de formigas oportunistas e generalistas em detrimento às espécies ou grupos funcionais especialistas em determinadas condições ambientais ou alimentares (Andersen, 1995; Crist, 2008; Leal et al., 2012).

Outros estudos, por sua vez, apontam que atributos funcionais de formigas podem ter relação com as respostas das espécies ao ambiente (Arnan et al., 2014), sendo os atributos morfológicos relacionados ao sucesso de sobrevivência em determinados ambientes, indicando preferências ao micro e macrohabitat e à alimentação (Weiser & Kaspari, 2006; Yates et al., 2014; Gibb et al., 2015; Salas-Lopez et al., 2017). Embora tenha ampliado o interesse e o número de estudos com abordagem baseada em atributos funcionais, ainda é indispensável entender os impactos decorrentes das atividades humanas sobre a diversidade funcional ao longo de gradientes e mudanças ambientais (Chown & Gaston, 2010; Vandewalle et al., 2010; van der Sande et al., 2017; Frank et al., 2017)

Assim, este estudo foi estruturado em três capítulos. No primeiro capítulo, intitulado “Efeitos da conversão de habitat sobre grupos funcionais de formigas: uma revisão global” buscamos avaliar a resposta de grupos funcionais de formigas à conversão do habitat natural pelo uso antropogênico da terra nas regiões tropicais e temperadas do globo. Para isso realizamos uma

revisão de estudos científicos publicados entre 1993 e 2018, que abordam a questão de mudanças de uso da terra.

No segundo capítulo, intitulado “Efeitos do gradiente de cobertura florestal sobre a diversidade funcional de formigas (Hymenoptera: Formicidae) do gênero *Neoponera* em fragmentos de floresta tropical”, investigamos os efeitos da perda de cobertura florestal sobre a diversidade funcional e os valores de atributos funcionais de comunidades de formigas do gênero *Neoponera* (Ponerinae) em remanescentes de Mata Atlântica da Bahia, Brasil.

No terceiro capítulo, intitulado “Uso de diferentes resoluções taxonômicas e funcionais como substitutos da diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em remanescentes de Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil”, testamos diferentes resoluções como substitutas eficientes para as diversidades taxonômica e funcional de formigas de serapilheira e epigeias em 11 remanescentes florestais de Mata Atlântica, Bahia, Brasil.

Essa tese traz informações importantes sobre impactos do uso da terra sobre a diversidade funcional de formigas ao longo do globo, bem como avalia a forma com que a diversidade funcional do gênero *Neoponera* é afetada pela perda de cobertura florestal em fragmentos remanescentes de Mata Atlântica. Adicionalmente, são sugeridos possíveis substitutos da diversidade taxonômica e funcional, que possibilitam a redução de custos e tempo com trabalhos de identificação de organismos necessários em pesquisas biológicas.

REFERÊNCIAS

- Andersen, A. N. 1995. A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22(1), 15-29. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- Andersen, A. N. & Majer, J. D. 2004. Ants show the way down under: Invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 291-298. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0292:ASTWDU]2.0.CO;2
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. 2014. Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1398-1408. doi:10.1111/1365-2656.12227
- Brandão, C. R. F., Silva, R. R. & Delabie, J. H. C. 2012. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: Panizzi, A. R. & Parra, J. R. P. (Ed.). *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management (IPM)*. CRC Press & EMBRAPA, Boca Raton. ISBN 978-1-4398-3708-5. p. 213-236.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48: 1079–1087. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Cox, B. C. & Moore, P. D. 2005. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. 7th ed., Blackwell Scientific, Oxford. 326 p.
- Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85: 139–169. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00097.x
- Crist, T. O. 2008. Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Mymecological News*, 12: 3-13.
- Delabie, J. H. C., Agosti, D. & Nascimento, I. C. 2000. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: D. Agosti, J. D. Majer, L. T. Alonso, e T. R. Schultz (Ed). *Sampling Ground-Dwelling Ants: Case Studies from the World's Rain Forests*. Perth, Australia: Curtin University, School of Environmental Biology Bulletin No. 18. p. 1–17.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem functioning (review). *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S. M., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P. & Pearse, W. D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9): 2958–2975. doi: 10.1002/ece3.601
- Frank, H.K., Frishkoff, L.O., Mendenhall, C.D., Daily, G.C. & Hadly, E.A. (2017). Phylogeny, traits, and biodiversity of a Neotropical bat assemblage: close relatives show similar responses to local deforestation. *The American Naturalist*, 190(2), 200-212. <https://doi.org/10.1086/692534>
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Fischer, C., Slade, E. M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M. & Potts, S. G. 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620. doi: 10.1098/rspb.2014.2620
- Gibb, H., Stoklosa, J., Warton, D. I., Brown, A. M., Andrew, N. R. & Cunningham, S. A. 2015.

Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? *Oecologia*, 177(2), 519-531. doi: 10.1007/s00442-014-3101-9

Greenslade, P. J. M. 1978. Ants. In: Low, W. A. (Ed.). The physical and biological features of Kunoth paddock in Central Australia. CSIRO Division of Land Resources Technical Paper No. 4, Canberra, Australia. p. 109-113.

Hoffmann, B. D. & Andersen, A. N. (2003). Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28: 444-464. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01301.x

Huston, M. A. 1994. Biological diversity, the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, 681p.

Jeffries, M. J. 1997. Biodiversity and Conservation: Routledge Introductions to Environment. London and New York: Routledge. 208p.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157–164. doi:10.2307/3235676

Koch, E. B. A., Castaño-Meneses, G., Delabie, J. H. C. 2019. El concepto de gremio: del feudalismo a la ecología de comunidades. *Acta Biológica Colombiana*, 24(2):224-231. DOI: 10.15446/abc.v24n2.74726

Leal, I. R., Filgueiras, B. K. C., Gomes, J. P., Iannuzzi, L. & Andersen, A. N. (2012). Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21: 1687-1701. doi: 10.1007/s10531-012-0271-9

Lomolino, M., Riddle, B.R. & Brown, J. H. 2006. Biogeography. 3th. Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Longino, J. T. & Colwell, R. K. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological applications*, 7(4), 1263-1277.

Mason, N. W. H, Mouillot, D., Lee, W. G. & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118. <https://www.jstor.org/stable/3548774>

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

Morante-Filho, J. C., Faria, D. Mariano-Neto, E. M. & Rhodes, J. 2015. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE*, 10 (6), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923>

Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H. & Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167–77. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>

Pardini, R., Bueno, A. D. A., Gardner, T., Prado, P. I. & Metzger J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLOS ONE*. 5: e13666. doi: 10.1371/journal.pone.0013666

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward.

Ecology Letters, 9, 741– 758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

Rigueira, D. M. G., Rocha, P. L. B. & Mariano-Neto, E. 2013. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 22:3141–3163. DOI: 10.1007/s10531-013-0575-4

Salas-Lopez, A., Violle, C., Mallia, L. & Orivel, J. 2017. Land-use change effects on the taxonomic and morphological trait composition of ant communities in French Guiana. *Insect Conservation and Diversity*, 11(2), 162-173. doi:10.1111/icad.12248

Silva, R. R. & Brandão C. R. F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80(1), 107-124.

<https://www.jstor.org/stable/2780687>

Silvestre, R., Brandão, C. R. F. e Silva, R. R. 2003. Gremios funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. In: Fernández, F. (Ed). *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical*, Bogotá, Colombia: Fundación Humboldt. p. 113–48.

Tilman, D. 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3, 109-120.

<https://doi.org/10.1006/rwbd.1999.0154>

Underwood, E. C. & Fisher, B. L. (2006). The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, 132: 166-182. doi: 10.1016/j.biocon.2006.03.022

Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Doledéc, S., Dubs, F., ... & Woodcock, B.A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2921–2947.

<https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>

van der Sande, M.T., Poorter, L., Kooistra, L., Balvanera, P., Thonicke, K., Thompson, J., Arets, E. J.M.M., Alaniz, N.G., Jones, L., Mora, F., Mwampamba, T.H., Parr, T. & Peña-Claros, M. (2017). Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica*, 49(5), 593-603. <https://doi.org/10.1111/btp.12453>

Violle, C. Navas, M-L, Vile, D., Kazakou, E. Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, Copenhagen, 116(5), 882-892.

Weiser, M. D. & Kaspari, M. 2006. Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology*, 31:131–142. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x

Yates, M. L., Andrew, N. R., Binns, M. & Gibb, H. 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, 2, e271.

<https://doi.org/10.7717/peerj.271>

CAPÍTULO 1

O *paper* intitulado: “Effects of Habitat Conversion on Ant Functional Groups: A Global Review”, foi publicado no periódico *Sociobiology*.

Effects of Habitat Conversion on Ant Functional Groups: A Global Review

ROBERTA J SANTOS^{1,4}, PAVEL DODONOV², JACQUES HUBERT C DELABIE^{3,4}

1 - Universidade Estadual de Santa Cruz, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Campus Soane Nazaré de Andrade, Ilhéus-BA, Brazil

2 - Universidade Federal da Bahia, Laboratório de Ecologia Espacial, Instituto de Biologia, Campus de Ondina, Salvador-BA, Brazil

3 - Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Campus Soane Nazaré de Andrade, Ilhéus-BA, Brazil

4 - Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC/CEPLAC), Ilhéus-BA, Brazil

Abstract

Conversion of natural to anthropogenic environments affects biodiversity, and the understanding of these impacts may be improved by assessing how different functional groups respond to such land conversion. We studied land conversion impacts on ant functional groups, as ants are ecologically important and respond well to various environmental changes. We hypothesized that conversion of natural to anthropogenic environments modifies the composition of functional groups, fostering generalist and opportunistic groups over specialist ones, with more responses of this type in tropical than in temperate regions. We recovered 412 papers from ISI Web of Science, of which we selected 17 studies, published between 1993 and 2018, that addressed our study's question. We assessed whether each functional group responded positively or negatively to conversion of natural habitat into anthropogenic land uses and used Monte Carlo tests to assess significance. Ants were affected by natural habitat conversion into monoculture and polyculture and by the conversion of savannas and of tropical and subtropical forests. Land conversion affected six of the 13 functional groups assessed here. In the temperate zone, cryptic species, predators, subordinate Camponotini, cold-climate specialists and tropical-climate specialists were impaired, whereas hot-climate specialists were favored. In the tropics, land conversion negatively impacted fungus-growers and predators. In both climatic zones, several functional groups, mainly those with broad ecological niches, did not respond to land conversion. Our results corroborate that land conversion effects vary among ant functional groups and indicate that the ant fauna of temperate ecosystems may be more susceptible than that of tropical regions.

Keywords: Insects; Land use; Land cover; Disturbance; Habitat simplification.

Introduction

Human dependence on natural resources is continuously increasing and aims to meet our immediate needs for food, fiber, water, and shelter. Since the Industrial Revolution, there has been an intensification in land use change and habitat conversion (which we define here as the conversion of natural habitats into anthropogenic land uses, mainly agricultural ones), which has resulted in the global degradation of environmental conditions (Foley et al., 2005; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Ellis et al., 2013). The effects of such land use change range from altering the structure and functioning of ecosystems to modifying the dynamics of interactions between ecosystems and atmosphere, water bodies and the surrounding lands (Vitousek et al., 1997; Foley et al., 2005). In addition, land use changes, especially the conversion of natural and complex landscapes into anthropized environments, have led to the simplification, loss, and fragmentation of native habitats, contributing to the disappearance of biodiversity and consequently its functions and ecosystem services (Pimm & Raven, 2000; Hansen et al., 2004; Haines-Young, 2009; Almeida et al., 2016).

Negative impacts caused by habitat conversion and intensification have already been documented for several taxonomic groups, such as birds (Donald et al., 2001, Rittenhouse et al., 2012), mammals (Sauvajot et al., 1998; Sotherton, 1998; Riffell et al., 2011; Seki et al., 2017), insects (Vasconcelos, 1999; Philpott et al., 2008; Winfree et al., 2011), and plants (Philpott et al., 2008; Meers et al., 2010). Thus, assessing the effects of habitat conversion on biological communities helps to understand how environmental changes affect biodiversity, ecosystem functions and ecosystem services (Haines-Young, 2009; Luck et al., 2009; Geijzendorffer & Roche, 2013).

For several taxa, a commonly used functional approach is the classification of species in a community into functional groups (FGs), with functionally similar species being included in the same group (Cummins, 1974; Cianciaruso et al., 2009; Laureto et al., 2015). Species classification into FGs can be either *a priori*, according to a classification based on species characteristics or similarities, or *a posteriori*, with multivariate analysis techniques (Petchey, 2004; Calaca & Grelle, 2016). The classification into FGs has been widely used in recent studies of biotic communities, including ants (Hymenoptera: Formicidae) (Andersen, 1995; King et al., 1998; Delabie et al., 2000; Ottonetti et al., 2006; Underwood & Fisher 2006; Crist, 2009, Leal et al., 2012; Lawes et al., 2017; Assis et al., 2018). Such groupings are based on taxonomic affinities, morphological patterns, and niche dimensions such as diet, nest location, foraging behavior, and habitat preference or environmental tolerance (Andersen,

1990, 1995, 1997; Hoffmann & Andersen, 2003; Silvestre et al., 2003; Andersen & Majer, 2004; Weiser & Kaspari, 2006; Silva & Brandão, 2010; Brandão et al., 2012; Koch et al., 2019).

The classification of ants into FGs is useful in studies of habitat conversion, as such classifications permits to infer how community structure and function are affected by disturbances and environmental changes (Andersen & Majer, 2004; Underwood & Fisher, 2006). Considering the importance of the ant fauna for the provision of important ecosystem supporting and regulating services, such as nutrient cycling, seed dispersal, population control of other arthropods, and formation and structuring of soil superficial layers (Hölldobler & Wilson, 1990; Folgarait, 1998; Del Toro et al., 2012), the understanding of habitat conversion effects on different ant FGs is essential to better understand the impacts of environmental changes on biodiversity.

Since the first sketches of ant classification into FGs, with the Greenslade's (1978) pioneer study in Australia, the FGs scheme has been modified and adapted to classify ant communities from other biogeographic regions (Majer et al., 2004). One of the best known functional schemes developed from ant communities of Australian savannas classifies the groups according to the ants' relationship with climate, soil, vegetation, and disturbances, and the main FGs are: (i) Dominant Dolichoderinae; (ii) Subordinate Camponotini; (iii) Generalized Myrmicinae; (iv) Opportunists; (v) Climate Specialists; (vi) Cryptic species and (vii) Specialist Predators (see Table 1) (Andersen, 1995, 1997, 2000; King et al., 1998; Hoffmann & Andersen, 2003; Andersen & Majer, 2004; Andersen et al., 2007).

Another important functional classification, based on the nutrition and bioecological aspects of the ants, was developed for the Neotropical region, and resulted from information in previous studies (Delabie et al., 2000; Silvestre et al., 2003; Brandão et al., 2009, 2012; Silva & Brandão, 2010). This classification includes ant guilds or groups organized around ant nutritional requirements and/or feeding habits: (i) Generalist predators; (ii) Specialists; (iii) Arboreal predator ants; (iv) Generalists; (v) Fungus growers; (vi) Legionary ants; (vii) Dominant arboreal ants associated with carbohydrate-rich resources or domatia; (viii) Pollen-feeding arboreal ants, and; (ix) Subterranean ants (see Table 1 and Brandão et al., 2009, 2012).

In general, habitat disturbance and conversion affect ant communities directly, by reducing the availability of resources and removing colonies, and indirectly, through changes in habitat structure, nesting site availability, temperature, and humidity (Andersen, 2000;

Philpott et al., 2010). In addition, habitat changes promoted by agriculture, logging, grazing, mining, etc., may lead to the exclusion of sensitive groups and the advent of groups tolerant to disturbances, which can replace or compete with those present before the disturbance (Andersen, 1995, 2000; Hoffmann & Andersen, 2003; Andersen & Majer, 2004; Ottonetti et al., 2006; Crist, 2009; Leal et al., 2012; Parui et al., 2015; Assis et al., 2018; Amaral et al., 2019). Highly specialized FGs, such as cryptic species, tend to be sensitive to changes in habitat due to their preference for forested environments and nesting and foraging in soil and litter (Hoffmann & Andersen, 2003). On the other hand, other groups of ants, often called opportunists, are ruderal with low competitiveness and wider environmental tolerance and may be predominant in disturbed environments (Andersen, 1997; King et al., 1998; Andersen & Majer, 2004).

In addition, the effects of habitat conversion may affect ant FGs in different ways throughout the globe, as aspects associated with species richness, such as habitat heterogeneity and physical environment, differ between tropical and temperate zones. Habitat heterogeneity is related to the variety of resources in the environment, with a greater availability of resources permitting a better partitioning of niche space and greater specialization (MacArthur & MacArthur, 1961, Pianka, 1966; Brown & Lomolino, 1998). Therefore, it is possible that conversion of native habitats to anthropogenic land use promotes greater loss of the original habitat heterogeneity in more structurally diverse and complex areas, impacting specialized FGs associated with native habitats, and may therefore be more significant in the tropics than in temperate regions.

In order to assess the effects of habitat conversion on different ant FGs in tropical and temperate zones of the globe, we conducted a literature review to: i) identify how habitat conversion (conversion of native habitats to anthropogenic land uses, especially agricultural areas) affects ant FGs; ii) assess whether these effects can be observed in different types of native habitats and anthropogenic land uses; and iii) verify how the different ant FGs respond to habitat conversion in the tropical and temperate zones. We hypothesized that: a) FGs in general are negatively affected by the conversion of natural to anthropogenic environments; b) opportunistic and generalist ants and ants with a preference for disturbed sites respond positively to habitat conversion; c) specialist ants respond negatively to such changes; and d) in tropical zones, more FGs of ants would have negative responses as compared to groups in temperate climatic zones.

Table 1. Details of functional groups scheme of Australian ants based on their relationships to the climate, soil, vegetation, and disturbance*, and functional classification for ants of Neotropical region based on their nutritional and bioecological aspects**.

Functional groups of Australian ants		
Group	Subdivision	Characteristics
Dominant Dolichoderinae		Species of the Dolichoderinae subfamily, with dominant behavior and preference for hot and open habitats.
Subordinate Camponotini		Ants tend to be behaviourally submissive to dominant dolichoderines, and have large body size, nocturnal foraging, and/or arboreal habits.
Generalized Myrmicinae		Group with subdominant behavior to Dominant Dolichoderinae from a global perspective, and with high tolerance to disturbance.
Opportunists		Group that is dominant in disturbed environments in which other groups lose their relative importance.
Climate specialists	Hot-Climate Specialists	Climate specialists that have specific habitat tolerance, with preferences related to temperature and humidity.
	Cold-Climate Specialists	
	Tropical-Climate Specialists	
Cryptic species		Species that can hide in their habitat and occur preferentially in forests and forage within soil and litter.
Specialist Predators		Ants specialized in diet and sensitive to disturbance.
Functional groups of Neotropical region		
Group	Subdivision	Characteristics
Generalist predators	Epigeaic generalists predators	Ants with large and medium-sized predators that forage on the soil surface or above the litter.
	Hypogaecic generalist predators	Medium and small-sized ants that forage within the leaf litter
Specialists (with specialized morphology and biology)	Predation in mass and/or nomadism	Ants with hunting strategy in groups of workers in columns/ mass in predation or nomadic behavior in predation of certain preys.
	Dacetini predators	Possess specialized jaws with morphology and mechanism different from other Myrmicinae.

Arboreal predator ants		Species which forage in vegetation and prey on a range of arthropods.
Generalists	Generalized Myrmicines	
	Generalized Formicines, Dolichoderines and some Myrmicines	Ants with a wide ecological niche.
	Small-sized hypogaeic generalist foragers	
Fungus growers	Leaf cutters	Use live or dead plant substrate for rearing their symbiotic fungus.
	Litter-nesting fungus growers	Cryptobiotic <i>Attina</i> ants living in the leaf litter and using a variety of substrates (e.g. leaves, flowers, fruits, seeds, feces, lichen, and carcasses of arthropods) to rear the symbiotic fungus or yeast.
Legionary ants (army ants)		Ants with behavioral and reproductive syndrome, with nomadism, dictyodiiform reproductive females (wingless queens) and mandatory collective foraging.
Dominant arboreal ants associated with carbohydrate-rich resources or domatia		Ants picking up liquid food resources (as nectar produced by floral or extrafloral nectaries, carbohydrate-rich exudates sucking hemipterans, and exudates of some Lepidoptera larvae) or species living in association with myrmecophytes that present specialized structures aiming ant nesting (such as domatia) and provide food (nectaries and Mullerian or food bodies).
Pollen-feeding arboreal ants		Components of the Neotropical Cephalotini tribe that remove anemophilous pollen deposited on the vegetation surface, an important item in the diet of these ants.
Subterranean ants		Ants that live in the deeper layers of soil.

*Andersen, 1995, 1997, 2000; King et al., 1998; Hoffmann & Andersen, 2003; Andersen & Majer, 2004; Andersen et al., 2007; **Brandão et al., 2009, 2012.

Methods

Literature search

This study addresses the effects of converting natural to anthropic environments on ant FGs based on a literature review and statistical significance tests (Fig 1). The studies were identified through a comprehensive search (last updated in July 2018) in the ISI Web of Science database, using the following terms: “(ants OR ant OR Formicidae) AND (land cover OR land use) AND (functional)’ in TOPIC, ‘DocType=All document types, Language=All languages’, from all databases”. The research resulted in 412 published studies.

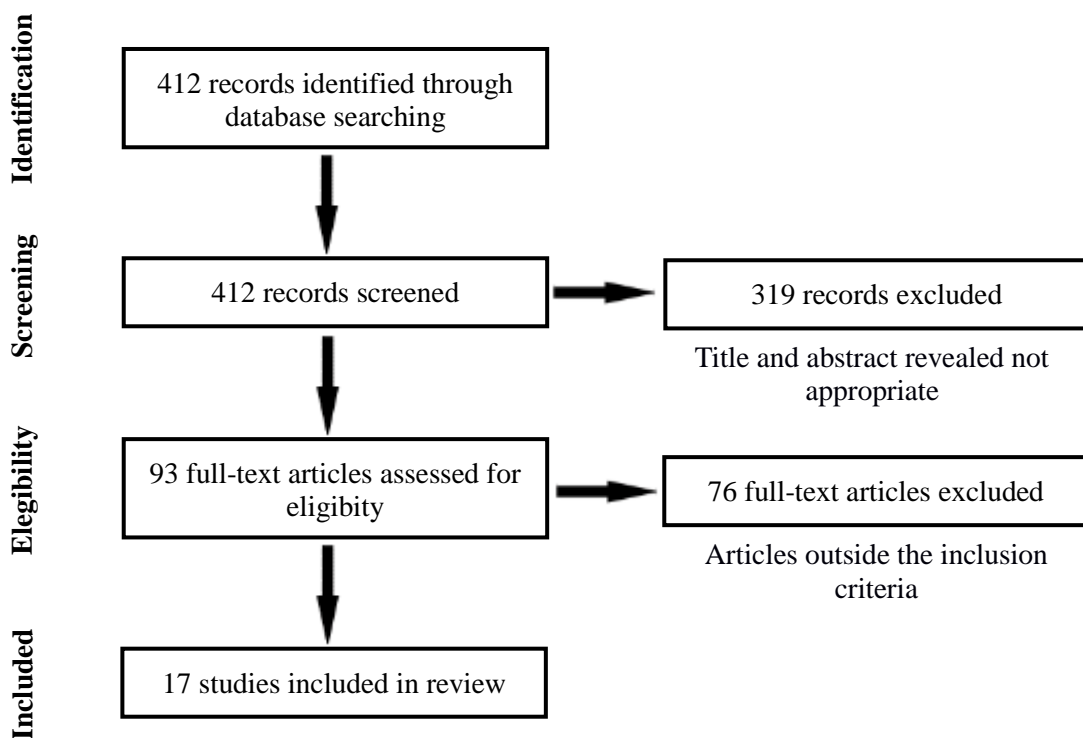


Figure 1. The flow diagram showing an overview of the study selection process according to the PRISMA (Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses) guidelines. Adapted from Moher et al. (2009).

Selection criteria

After the first period dedicated to literature search, we selected studies that evaluated directly or indirectly, explicitly or implicitly, the effects of habitat conversion (natural to anthropogenic) on ant FGs and that sampled ant fauna in areas with native vegetation (control) and in converted areas. We understand conversion as the integral transformation of a natural environment into an anthropogenic environment (Coppin et al., 2004), excluding uses

such as selective logging, which only partially alter the natural environment, but including agroforestry. Titles and abstracts were carefully examined to determine whether the paper met the criteria for inclusion in the review. Then, the following criteria were used to select the studies for full reading: a) we included only studies on native vegetation that was completely converted to human activities for economic purposes and maintained for such purposes throughout the study; b) we excluded studies on fire ecology (burned vs. unburned areas), studies comparing non- grazed vs. grazed areas or studies comparing different logging managements in native areas; c) we excluded converted areas that were in natural regeneration, rehabilitation or succession; and d) we only included studies that included functional classification of species and figures or tables that permitted to compare the response of ant FGs between native vegetation (control) and converted areas. A study carried out in a deactivated mining region was excluded because it was the only study with this type of land use among the selected studies. Thus, in our final dataset we had comparisons of natural areas with areas converted to monoculture, polyculture, pasture, and agroforestry.

We did not perform a meta-analysis because many published studies did not provide information such as mean and standard deviation or correlation or regression coefficients, which are necessary to calculate effect sizes (Borenstein et al., 2009). Thus, we devised a new simulation- based approach, based on the general recommendations for Monte Carlo statistical tests (Manly, 2007). As most of the studies reported responses in the absence of formal statistical significance tests, we first defined the type of response through visual analysis of figures and tables. Our assessments of the responses of different FGs in any particular study are therefore necessarily qualitative. For each study, we assessed whether the response of FGs to habitat conversion was positive, negative or neutral by comparing the occurrence of different FG in native vegetation (control) and in converted areas. When the mean values reported for each FG in the two environments did not differ or differed slightly (e.g. difference in relative presence was less than 4%; difference in mean less than 0.25; or overlapping points in the scatter plot for FGs in native and anthropogenic habitat), we considered the effect as neutral. Otherwise, we considered habitat conversion to have positive effects when the values were greater in the converted environment and negative effects when they were greater in the natural habitat. This approach is similar to that used by Hoffmann & Andersen (2003).

Due to the small number of studies that we included in the analysis according to the inclusion criteria above, it was not possible to characterize richness, frequency and abundance

separately; we therefore combined these measures into a single response variable (Table 3). Thus, a positive effect may indicate a positive outcome on abundance, frequency and/or richness of a functional group, without differentiating between these measures.

Study characteristics

Our final selection included 17 papers published between 1993 and 2018, corresponding to studies carried out in several continental regions present in the tropical climatic zone [Africa (2), Asia (2), Oceania (2), and South America (3)] and temperate zone [Europe (1), North America (1), and Oceania (6)]. The selected studies employed 11 methods of ant sampling: Pitfall traps (15), Winkler for leaf litter samples (3), baits (2), hand collection (2), baited arboreal pitfall traps (1), baited pitfall traps (1), baited subterranean traps (baited Eppendorf's tubes) (1), soil monolith method (1), quadrat sampling (insect vacuum and mouth aspirator) (1), sweep netting and foliage shaking (1), and Tullgren funnels with leaf litter and surface soil samples (1) (Table 3) (for a general review of sampling ants methods, see Delabie et al., 2021). These methods were used for ant sampling in different strata (arboreal, leaf litter, soil, and subterranean). The anthropic land uses included in the studies were agroforestry (e.g. cocoa plantations with native woody plant or mixture of different crop plants), monoculture (e.g. coffee, sugarcane, Eucalyptus plantation), pasture (e.g. alien grasses, grazing or managed areas), and polyculture [including crop rotation, mixed-crop fields, cultivated fields (cereals), and farmland].

The classification of ants into FGs of these papers was according to functional schemes such as those of Andersen (1990, 1995, 1997), Delabie et al. (2000), Silvestre et al. (2003), and Weiser & Kaspari (2006) (Table 3 and see appendix 1). The classifications used in the selected articles are based on a particular functional grouping as previously mentioned and, in some cases, the authors of these articles made modifications and/or used literature with relevant information to group ants into ecological groups. We recognize the variety and specificity of the functional classifications of the set of studies selected in this review and, therefore, we made a broader and more general classification allowing us to analyze the extracted data. Most papers (17) classified ants into FGs and only two classified ants into functional guilds based on feeding and foraging guilds (Appendix 1). 13 FGs were used for the whole study while some FGs with differences in nomenclature were combined into a single group to facilitate data interpretation (Table 2).

Table 2. Functional groups and variations in nomenclature of some functional groups present in the studies which met the selection criteria of this review.

Group	Variations in nomenclature of some functional groups present in the studies
Arboreal	Arboreal ants, arboreal nesting dominant, territorially dominant arboreal species, non-dominant arboreal species
Army ants	
Cryptic species	
Dominant Dolichoderinae	
Fungus-growers	Attina, fungus-growing, fungivore/surface
Generalists	Omnivore, omnivore/surface
Generalized Myrmicinae	
Opportunists	
Predators	Other predators, predator/surface, predator/litter, specialized predators, specialist predators, generalist predators, large, solitary predators
Subordinate Camponotini	
Cold-climate specialists	
Hot-climate specialists	
Tropical-climate specialists	

Most studies had more than a single land use or sampled in contrasting landscapes (i.e., different locations) or different years or sampled in different strata and/or with different traps, as well as having more than a single type of native vegetation. Thus, when a study showed more than a single combination of native vegetation type versus converted environment, each combination was considered as a separate data set, i.e., independent case studies (hereafter observations), so that some papers corresponded to more than a single case study. Studies with paired comparisons in different climatic zones were excluded. Therefore, our review summed a total of 56 observations (Table 3) for the analyses.

Statistical analysis

Due to the nature of our data, assuming values of -1, 0, and 1 (for negative, neutral, and positive responses, respectively – see below), we chose to use a Monte Carlo approach to calculate significance by comparing our observed results to simulations of the null hypothesis. Monte Carlo method works by comparing a test statistic with a large number of random samples generated under a given model, which often represents the null hypothesis (Manly, 2007). One advantage of this test is its flexibility in defining the statistics and the model used for the simulation, permitting it to be adapted for specific study questions (Manly, 2007). Thus, we developed Monte Carlo test specifically to address our study questions and to test our null hypotheses.

As we classified each response as negative, neutral, or positive, our statistical null hypothesis was that these values (-1, 0, +1) were randomly assigned to each response. We thus developed a simulation (Monte Carlo) model specifically to test this null hypothesis. We used this new Monte Carlo test to test whether the responses of ant FGs are significantly positive or negative (i.e. deviate significantly from what would be expected under our null hypothesis) and how these responses vary among the types of native vegetation, types of conversion, FGs, and climatic zone. Due to sampling size limitation, we considered observations from the same study as independent.

We coded each response (observation) as -1 (negative response, i.e., decreased FG richness or abundance in converted environment), 0 (neutral, i.e., no difference between natural and converted environments), or +1 (positive, i.e., increased FG richness or abundance in the converted environment). We then performed analyses separately for each 1) type of converted environment, 2) type of native vegetation, 3) climatic zone, 4) FG, and 5) FG separated by climatic zone (temperate and tropical); for analyses 1 to 3 we grouped all FGs due to insufficient sampling size for separate analyses.

In each analysis, we calculated the average response for each level of the explanatory variable by summing the responses (coded as -1, 0, and 1) and dividing this sum by the number of responses assessed. Thus, this index varies from -1 to 1. A value near -1 means that group most responses were negative, whereas a value close to 0 can mean that most response were neutral or that positive and negative responses were equally common and a value close to 1 means that most responses were positive.

We then simulated the distribution of this index under the null model to assess whether the average responses differ significantly from zero. We are unaware of previous studies using exactly this type of simulation but, considering the flexibility of Monte Carlo test to adapt to specific research questions and nonstandard situations (Manly, 2007), we believe that this approach is valid. The null model used for these simulations was that positive, negative, and neutral responses were all equally probable, i.e., that a study could have observed a negative (-1), neutral (0), or positive (1) response for a give FG with the same probability. Thus, in each simulation, we randomly assigned a value of -1, 0, or 1 to each response (observation), simulating the null hypothesis that the responses were random, and calculated the average response with the randomized data. We repeated this procedure 9,999 times, thus obtaining a distribution of average responses under the null model, and calculated significance (p-value) as the proportion of times that the simulated absolute value was greater than or equal to the real absolute value; the real data were included as one of the possible results of the simulation (Manly, 2007). Following a traditional line of null hypothesis significance testing, we rejected the null hypothesis for $p \leq 0.05$. All analyses were performed in R (R Core Team, 2018) and the scripts used are available as Supplementary Material 2 and at <https://github.com/pdodonov/publications>.

Table 3. Details of the articles selected for this review.

Reference	Number of independent case studies (i.e., observation)	Continent	Habitat type and land use	Sampling method	Sampled stratum	Metrics used	References used for functional classification
Assis et al., 2008	3	South America	Tropical and subtropical rainforest vs. Monoculture Tropical and subtropical rainforest vs. Pasture	Pitfall traps	Soil	Relative presence (%)	Delabie et al., 2000
Lawes et al., 2017	1	Oceania	Tropical and subtropical rainforest vs. Pasture	Pitfall traps/ Baited subterranean traps (Baited Eppendorf tubes)/ Baited Arboreal pitfall traps/ Leaf litter samples - Winkler	Soil, arboreal, subterranean and leaf litter	Frequency of occurrence	Andersen, 1995
Pacheco et al., 2017	2	South America	Savanna vs. Polyculture	Baited pitfall traps and Baited subterranean traps (Conventional pitfall traps)	Soil and subterranean	log-transformed mean numbers of ants per trap	Silvestre et al., 2003
Saad et al., 2017	2	South America	Tropical and subtropical rainforest vs. Monoculture	Pitfall traps, Berlese (Soil samples) and Tullgren funnels (Soil samples)	Soil and subterranean	Total species richness	Weiser & Kaspari, 2006
Lu et al., 2016	1	Asia	Tropical and subtropical rainforest vs. Agroforestry	Pitfall traps/ Sweep netting and foliage shaking	Soil and arboreal	Mean functional group - relative	Andersen, 1990, 1995

						contribution (%)	
Parui et al., 2015	2	Asia	Tropical dry forest vs. Monoculture	Pitfall traps	Soil	Relative abundance (%)	Andersen, 1995
Kuate et al., 2015	1	Africa	Tropical and subtropical rainforest vs. Polyculture	Pitfall traps/ Quadrat sampling (Insect Vacuum and mouth aspirator)/ Bait	Soil and leaf litter	Relative occurrence (%)	Delabie et al., 2000; Andersen, 2010
Kone et al., 2012	4	Africa	Tropical and subtropical rainforest vs. Agroforestry	Leaf litter samples - Winkler/ Pitfall traps/ Monolith method/ Hand collection	Leaf litter, soil and subterranean	Relative abundance	Lévieux, 1983; Majer, 1983; Andersen, 1995, 1997; King et al., 1998; Hoffmann et al., 2000; Read & Andersen, 2000; Andersen & Majer, 2004; Dejean et al., 2007; Bolton & Fisher, 2008
Franklin, 2012	12	North America	Scrub, heath and shrublands vs. Pasture	Pitfall traps	Soil	Relative abundance	Andersen, 1995, 1997
House et al., 2012	12	Oceania	Grassland vs. Pasture Grassland vs. Polyculture Woodland vs. Pasture Woodland vs. Polyculture	Pitfall traps	Soil	Percentage occurrence (%)	Greenslade, 1978; Andersen, 1997; Brown, 2000
Gollan et al., 2011	2	Oceania	Woodland vs. Pasture	Pitfall traps	Soil	Relative abundance	Andersen, 2001
Yates & Andrew, 2011	2	Oceania	Grassland vs. Monoculture Woodland vs.	Pitfall traps	Soil	Number of ant species	Andersen, 1995

			Monoculture				
Nakamura et al., 2007	2	Oceania	Tropical and subtropical rainforest vs. Pasture	Pitfall traps, Tullgren funnels (Leaf litter and surface soil samples)	Soil and leaf litter	Mean frequency	Andersen, 2000
Schnell et al., 2003	2	Oceania	Woodland vs. Monoculture Woodland vs. Pasture	Pitfall traps	Soil	Relative abundance (%)	Andersen, 1990
Gómez et al., 2003	4	Europe	Scrub, heath and shrublands vs. Pasture Scrub, heath and shrublands vs. Polyculture Woodland vs. Pasture Woodland vs. Polyculture	Pitfall traps	Soil	Mean abundance	Andersen, 1995, 1997a (Bestelmeyer & Wiens, 1996; Andersen, 1997b, 2000; Read & Andersen, 2000; Brown, 2000)
King et al., 1998	2	Oceania	Tropical and subtropical rainforest vs. Pasture	Pitfall traps/ Leaf litter samples - Winkler/ Baits	Soil, leaf litter and arboreal	Abundance	Andersen, 1995
Lobry De Bruyn, 1993	2	Oceania	Scrub, heath and shrublands vs. Polyculture Woodland vs. Polyculture	Pitfall traps/ Hand collection	Soil	Percentage abundance (%)	Greenslade & Greenslade, 1984; Andersen, 1986, 1987

Results

When the FGs were combined, the responses were either positive or neutral. Thus, monoculture and polyculture had negative effects ($p < 0.007$), whereas agroforestry and pasture did not have statistically significant effects ($p \geq 0.07$) (Table 4). The only habitats in which habitat conversion effects were consistently negative ($p < 0.007$) were savanna and tropical and subtropical rainforests, and habitat conversion did not have statistically significant effects for other types of native habitats ($p \geq 0.09$). When combining the vegetation types, negative effects were observed both in the temperate and tropical zones ($p < 0.01$).

Concerning the FGs, when combining the climate zones, six groups (cryptic species, fungus-growers, predators, subordinate Camponotini, cold- and tropical-climate specialists), responded negatively ($p < 0.02$) to habitat conversion, whereas the other groups did not respond ($p \geq 0.08$) (Table 5). The cold- and tropical-climate specialists, as well as predators, cryptic species, and subordinate Camponotini, responded negatively ($p < 0.02$) in the temperate zone too. In the tropical zone, however, only the fungus-growers and predators were negatively affected ($p < 0.008$) by habitat conversion, with the other groups having neutral responses ($p \geq 0.07$). The only significant positive effect ($p = 0.04$) of habitat conversion was observed for hot-climate specialists in the temperate zone. Finally, arboreal ants, army ants, dominant Dolichoderinae, generalists, generalized Myrmicinae, and opportunists were not affected ($p \geq 0.07$) by habitat conversion.

Table 4. Average response values of ant functional groups and significance for disturbed habitat and native habitat. Significant results ($P < 0.05$) are in bold.

Disturbed Habitat	Number of observation	Number of studies	Number of observations considering the FGs	Response	Significance
Agroforestry	5	2	30	-0.2	0.4324
Monoculture	9	5	49	-0.3111	0.0057
Pasture	29	9	149	-0.119	0.0702
Polyculture	13	5	75	-0.2667	0.006
Native Habitat	Number of observation	Number of studies	Number of observations considering the FGs	Response	Significance
Grassland	7	2	35	-0.2	0.1809
Savanna	2	1	12	-0.6667	0.007
Scrub, heath and shrublands	15	3	68	-0.0441	0.7154
Tropical and subtropical rainforest	16	8	89	-0.2969	0.0025
Tropical dry forest	2	1	16	-0.2857	0.1653
Woodland	14	6	83	-0.1471	0.0925

Table 5. Average response values of ant functional groups for climatic zone, functional group and functional group by climatic zone. Significant results ($P < 0.05$) are in bold.

Climatic Zone	Number of observations	Number of studies	Number of observations considering FGs	Response	Significance
Temperate	38	8	198	-0.1386	0.0177
Tropical	18	9	105	-0.3125	0.0002
Functional Groups	Number of observations	Number of studies	Response	Significance	
Arboreal	14	4	-0.3	0.3359	
Army ants	6	3	-0.5	0.215	
Cryptic species	17	9	-0.5625	0.0072	
Dominant Dolichoderinae	44	12	-0.1053	0.3879	
Fungus-growers	7	3	-0.8333	0.0064	
Generalists	11	4	-0.1429	0.8198	
Generalized Myrmicinae	45	13	0.0588	0.6491	
Opportunists	49	14	0.2174	0.0871	
Predators	28	11	-0.6818	0.0001	
Subordinate Camponotini	29	10	-0.6316	0.0001	
Cold-climate specialists	9	4	-0.6667	0.0202	
Hot-climate specialists	37	8	0.1923	0.1288	
Tropical-climate specialists	7	4	-1	0.0013	

Functional Group in Temperate zone	Number of observations	Number of studies	Response	Significance
Cryptic species	8	3	-0.875	0.0032
Dominant Dolichoderinae	38	8	-0.1351	0.2829
Generalized Myrmecinae	38	8	0.0714	0.6256
Opportunists	38	8	0.1579	0.2817
Predators	6	3	-0.8	0.019
Subordinate Camponotini	24	6	-0.8571	0.0001
Cold-climate specialists	8	3	-0.75	0.0147
Hot-climate specialists	34	6	0.2917	0.0451
Tropical-climate specialists	4	2	-1	0.0257

Functional Group in Tropical zone	Number of observations	Number of studies	Response	Significance
Arboreal	14	4	-0.3	0.3411
Army ants	6	3	-0.5	0.2147
Cryptic species	9	6	-0.25	0.518
Dominant Dolichoderinae	6	4	1	0.0739
Fungus-growers	7	3	-0.8333	0.0089
Generalists	11	4	-0.1429	0.8193
Generalized Myrmecinae	7	5	0	1
Opportunists	11	6	0.5	0.1286
Predators	22	8	-0.6471	0.0008
Subordinate Camponotini	5	4	0	1
Cold-climate specialists	1	1	0	1
Hot-climate specialists	3	2	-1	0.0753
Tropical-climate specialists	3	2	-1	0.0748

Discussion

Negative effects habitat conversion to monocultures and polycultures were observed, as well as a lack of effect of conversion to agroforestry and pastures. These changes were observed in both the temperate and the tropical zones, with more FGs affected in temperate ecosystems. In general, the more specialized FGs (e.g. predators and cryptic species) responded negatively whereas more generalist groups did not respond to the habitat conversion. These results are partially consistent with our hypotheses and highlight the sensitivity of more specialized FGs to land use changes, especially in the temperate zone.

Conversion to monoculture and polyculture can thus affect both the taxonomic and functional ant diversity (Philpott et al., 2008; Fayle et al., 2010; Liu et al., 2016; Groc et al., 2017; Saad et al., 2017; Rivera-Pedroza et al., 2019). This may be due to the intensive management of some of these land uses, in which, in addition to removing vegetation cover and soil preparation, the use of fertilizers and pesticides impacts the ant fauna (Lobry de Bruyn, 1999; Matlock & de La Cruz, 2003; Steinbauer & Peveling, 2011; Queiroz et al., 2012; Nickele et al., 2013). Additionally, the loss of diversity and simplification of vegetation structure that results of these processes modifies important habitat characteristics for ants, such as microhabitat structure, supply of nesting sites, temperature, availability/access to resources, as well as competitive interactions (Andersen, 1995, 2000; Hoffmann & Andersen, 2003; Philpott & Foster, 2005; Armbrrecht et al., 2006; Pacheco et al., 2009; Amaral et al., 2019). In turn, agroforestry had a neutral effect, possibly due to land uses such as shade cocoa and coffee plantations that maintain a fraction of the native vegetation and have microclimates similar or close to those of natural vegetation, increasing the availability of food, nesting sites, and hiding places to the ants and other arthropods (Perfecto et al., 1997; Philpott & Armbrrecht, 2006; Delabie et al., 2007; Groc et al., 2017; Amaral et al., 2019). Although pastures did not have significant effects, this result should be treated with caution, as pastures are open areas with sun exposure and cattle trampling, with limited food resources and nesting sites that directly impact on the ant fauna (Neves et al., 2012; Cantarelli et al., 2015). Still, it is possible that the lower intensity of management practices (e.g. the low rate of application of agricultural inputs) compared to monocultures, as well as the growth of shrubs and the occurrence of scattered trees, may result in smaller differences in ant FGs between pastures and native habitats (Dias et al., 2008; Neves et al., 2012; Frizzo & Vasconcelos, 2013; Queiroz et al., 2017).

The negative effects were prominent in the conversion of tropical and subtropical rainforest and savanna. These environments are structurally and compositionally complex, and the reduction of this complexity likely affects the availability of resources and conditions necessary for ants, impacting the abundance and composition of several FGs in these habitats (Andersen, 1995, 2000; Hoffmann & Andersen, 2003). On the contrary, the conversion of tropical dry forest, scrub, heath and shrublands, grassland, and woodland to anthropogenic land uses, show non-significant effects on ant FGs. Although this may be due to idiosyncrasies of the evaluated studies, it is possible that environments such as scrublands, heathlands, and grasslands select predominantly generalist species adapted to more stressful environmental conditions (such as the species of ants of Dominant Dolichoderinae, Generalized Myrmicinae, Opportunists in relation to the habitat and/or diet generalists), thus being less affected by habitat conversion. On the other hand, a lack of effect could also have been observed if some groups (probably more specialized) were harmed while others (generalists) were favored, generating a substitution of FGs (Andersen, 1997, 2000; Hoffmann & Andersen, 2003; Underwood & Fisher, 2006).

As expected, the conversion of habitat as a whole (without separating between natural and anthropogenic land uses) negatively impacted several FGs of ants, with this effect being more pronounced in temperate habitats. Although disturbance impacts tend to be greater in habitats that are structurally complex (Arcoverde et al., 2018), it is possible that ant FGs of temperate native habitats are more vulnerable to conversion, as more groups have been affected in this zone (cryptic species, predators, subordinate Camponotini, cold- and tropical-climate specialists) than in the tropics (fungus-growers and predators). This suggests that the loss of structural heterogeneity and complexity, as well as the typical habitat conditions and resources in anthropogenic land uses, has more significant consequences for ant FGs in temperate native (Andersen, 1995, 1997; Gómez et al., 2003; Underwood & Fisher, 2006; Gollan et al., 2011; Castillo- Guevara et al., 2019). Finally, it is possible that, as tropical areas are generally more species-rich, this high species richness results in greater resistance or resilience to habitat conversion (Tilman et al., 2014).

The most affected FGs were cryptic species, fungus- growers, predators, subordinate Camponotini, cold- and tropical-climate specialists. Such effects were also observed when evaluating temperate ecosystems separately, with the exception of hot-climate specialists, which

were favored, and fungus-growers, which had significant losses recorded only in the tropics, similarly to the predators. In general, these groups are more specialized than those that were not affected. The response of predators and cryptic species to conversion may be due to their specificities to their own habitat conditions and high specialization of requirements, being especially sensitive to disturbances (Andersen & Majer, 2004; Underwood & Fisher, 2006; Kone et al., 2012). This could also be the case of subordinate Camponotini, which also tend to occur in complex, heterogeneous and shaded habitats with abundant leaf litter for nesting and foraging (Andersen, 1997; Hoffmann & Andersen, 2003; Hill et al., 2008; Parui et al., 2015; Assis et al., 2018).

The FGs cold- and tropical-climate specialists are composed of ants that have important restrictions in habitat tolerance, such as variation in temperature and humidity (Andersen, 1995, 1997; Castillo-Guevara et al., 2019). In temperate regions, the occurrence of cold-climate specialists in native habitats, such as oak forests, is favored by the microclimate conditions of low temperature and sun exposure (Cuautle et al., 2016; Castillo-Guevara et al., 2019); in addition, ant species richness and overall abundance of this FG may decrease as land use intensifies (Gómez et al., 2003). It is possible that the same explanation applied to tropical-climate specialists. The FGs hot-climate specialists, in turn, were favored by habitat conversion in temperate regions. This may be due to increased temperatures in converted areas (see Gómez et al., 2003; Schnell et al., 2003; Gollan et al., 2011). Still, some studies observed this group only or mostly in native vegetation (see Gómez et al., 2003; Yates & Andrew, 2011; House et al., 2012).

Although studies suggest that some fungus-growers (e.g. leaf-cutting ants) are favored by agricultural land uses, deforested areas, edges and disturbed environments (Jonkman, 1979; Vasconcelos & Cherrett, 1995; Wirth et al., 2007; Siqueira et al., 2017), we found a negative effect on this group in the tropics. Fungus-growers ants form a peculiar FG, with habits associated with fungal gardening, for which they use residues from arthropods and carcasses and/or live or dead plant material to grow their symbiotic fungus or yeast (Delabie et al., 2000; Mehdiabadi & Schultz, 2010). Forest habitat loss has been related to decreased abundance of this group in Argentina (González et al., 2018). The impacts of habitat conversion in fungus-growers FGs probably occurred because some land uses, with intensive management, in addition to homogenizing the habitat, affect strongly the ant fauna through the use of pesticides and soil

preparation with effects on the structure of the nests, as well as the availability of the organic substrate for cultivation of the fungus (Lobry de Bruyn, 1999; Queiroz et al., 2012; Nickele et al., 2013). Our results show that, although some species may be favored by habitat conversion, fungus-growers ants in general are negatively impacted by it.

Some FGs were not affected by the conversion of native habitats, including dominant Dolichoderinae in temperate and tropical ecosystems, which can be explained by their environmental tolerance, being favored mainly by warmer conditions and open habitats (Andersen, 1995, 1997; Hoffmann & Andersen, 2003). Similarly, the lack of response of generalized Myrmicinae is probably due to their broad environmental tolerance allowing them to predominate in environments with moderate levels of disturbance and shaded habitats (King et al., 1998; Hoffmann & Andersen, 2003; Andersen & Majer, 2004). Opportunists also had a neutral effect on conversion, as it is a group with broad habitat tolerance that can occur in a range of environments, generally favored in disturbed sites and with low productivity (Andersen, 1990, 1995, 1997).

Arboreal ants, army ants, and cryptic species also had neutral responses (in general or in one of the climatic zones), probably due to the existence of negative and positive responses of these FGs in different observations. The neutral response of arboreal ants is possible because some land uses still maintain trees that provide nesting sites, a limiting factor for this FG (Majer & Delabie, 1999; Schonberg et al., 2004; Kone et al., 2012). Army ants, in turn, are harmed in highly disturbed habitats (Matsumoto et al., 2009) by the lack of adequate bivouac sites, unfavorable microclimate and few organisms living in leaf litter and fallen logs (Roberts et al., 2000; Peters et al., 2011). However, the active search for preys associated with the nomadic behavior (Gotwald, 1995), the environmental tolerance and broader diet of some army ant species, may allow the occurrence of this FG in anthropic environments (Perfecto, 1992; Roberts et al., 2000; Delabie et al., 2007; O'Donnell et al., 2007; Matsumoto et al., 2009; Schleuning et al., 2011; Assis et al., 2018). Cryptic species are more diverse and abundant in forest habitats, associated with tree cover (Majer et al., 2004; Dalle Laste et al., 2019), and in our study they were negatively affected by the conversion of habitat except in the tropical zone. It is then possible that in tropical environments some components of this group have plasticity that allows their occurrence in land uses beyond the forest.

The neutral response of cold-climate specialists to conversion in the tropical region may not be reliable as there were only two observations from a single study, for this group. Generalist ants did not respond to habitat conversion, probably because of this group's ability to use different sites for nesting and food sources (i.e., broad ecological niche), permitting their occurrence in native habitats (Kone et al., 2012; Pacheco et al., 2017; Saad et al., 2017) as well as in anthropogenic land uses (Kone et al., 2012; Assis et al., 2018), with survival and even dominance in homogeneous and simplified environments (García-Martínez et al., 2015; Assis et al., 2018). In the tropical region, habitat conversion did not affect subordinate Camponotini even though this group is usually associated with complex and shaded habitats (Parui et al., 2015), suggesting a broader flexibility to their occurrence in this region.

Our results highlight that habitat conversion plays an important role in the loss of biodiversity. Although we have not detected the effect of habitat conversion for all FGs of ants considered in the review, we have evidenced, in general, a negative impact on part of the groups, where polyculture and monoculture have stronger impacts than pastures and especially agroforestry. These effects are especially evident on the more specialized groups. In addition, although some groups were not affected by habitat conversion, positive effects were seldom observed. In addition, we found more observations in the temperate than in the tropical regions, indicating that further studies in tropical regions are needed to better understand these impacts. In general, our study points out the importance of remnants of native habitats for the shelter and protection of specialized organisms, while also ensuring the ecosystem services mediated by them – especially compared to more managed systems, like monocultures and polycultures.

Acknowledgments

We thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Finance code 001) for the scholarship granted to RJS and the post-doctoral PNPd scholarship granted to PD; JHCD acknowledges his research grant from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.

Authors' Contributions

All authors conceived this study. RJS collected and organized the data. PD developed the R scripts and RJS and PD performed the statistical analyses. All authors contributed to the writing, discussed the results and commented on the manuscript. This manuscript is part of RJS's PhD research, supervised by JHCD and cosupervised by PD.

References

- Almeida, D.S. (2016). *Recuperação Ambiental da Mata Atlântica*. 3. ed. rev. e ampl. Ilhéus: Editus, 200 p.
- Amaral, G.C.D., Vargas, A.B. & Almeida, F.S. (2019). Efeitos de atributos ambientais na biodiversidade de formigas sob diferentes usos do solo. *Ciência Florestal*, 29: 660-672. doi: 10.5902/1980509833811
- Andersen, A.N. (1990). The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 16: 347-357.
- Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22: 15-29. <https://www.jstor.org/stable/2846070>
- Andersen, A.N. (1997). Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24: 433-460. doi: 10.1111/j.1365-2699.1997.00137.x
- Andersen, A.N. (2000). A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. In D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz (Eds.), *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (pp. 25-34). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Andersen, A.N. & Majer, J.D. (2004). Ants show the way down under: Invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 291-298. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0292:ASTWDU]2.0.CO;2
- Andersen, A.N., van Ingen, L.T. & Campos, R.I. (2007). Contrasting rainforest and savanna ant faunas in monsoonal northern Australia: a rainforest patch in a tropical savanna landscape. *Australian Journal of Zoology*, 55: 363-369. doi: 10.1071/ZO07066
- Arcoverde, G.B., Andersen, A.N., Leal, I.R. & Setterfield, S.A. (2018). Habitat-contingent responses to disturbance: impacts of cattle grazing on ant communities vary with habitat complexity. *Ecological Applications*, 28: 1808-1817. doi: 10.1002/eap.1770

Armbrecht, I., Perfecto, I. & Silverman, E. (2006). Limitation of nesting resources for ants in Colombian forests and coffee plantations. *Ecological Entomology*, 31: 403-410. doi: 10.1111/j.1365-2311.2006.00802.x

Assis, D.S., Dos Santos, I.A., Ramos, F.N., Barrios-Rojas, K.E., Majer, J.D. & Vilela, E.F. (2018). Agricultural matrices affect ground ant assemblage composition inside forest fragments. *PloS One*, 13: e0197697. doi: 10.1371/journal.pone.0197697

Borenstein, M., Hedges, L.V., Higgins, J.P.T. & Rothstein, H.R. (2009). *Introduction to Meta-Analysis*: John Wiley & Sons. 1st Edition, 452 p. ISBN: 978-0-470-05724-7.

Brandão, C.R.F., Silva, R.R. & Delabie, J.H.C. (2009). Formigas (Hymenoptera). In A.R. Panizzi & J.R.P. Parra (Eds.), *Bioecologia e Nutrição de Insetos: Base para o Manejo Integrado de Pragas* (pp. 1-164). Brasília: Embrapa Tecnológica.

Brandão, C.R.F., Silva, R.R. & Delabie, J.H.C. (2012). Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In A.R. Panizzi & J.R.P. Parra (Eds.), *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management (IPM)* (pp. 213-236). CRC Press & EMBRAPA, Boca Raton. ISBN 978-1-4398-3708-5

Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998). *Biogeography*. 2nd ed. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 691 p.

Calça, A.M. & Grelle, C.E.V. (2016). Diversidade funcional de comunidades: discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. *Oecologia Australis*, 20: 401-416. doi: 10.4257/oeco.2016.2004

Cantarelli, E.B., Fleck, M.D., Granzotto, F., Corassa, J.D.N. & d'Avila, M. (2015). Diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serrapilheira em diferentes sistemas de uso do solo. *Ciência Florestal*, 25: 607-616. doi: 10.5902/1980509819612

Castillo-Guevara, C., Cuautle, M., Lara, C. & Juárez-Juárez, B. (2019). Effect of agricultural land-use change on ant dominance hierarchy and food preferences in a temperate oak forest. *Peer J.*, 7: e6255. doi: 10.7717/peerj.6255

Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009). Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community ecology. *Biota Neotropica*, 9. doi: 10.1590/S1676-06032009000300008.

Coppin, P., Jonckheere, I., Nackaerts, K., Muys, B. & Lambin, E. (2004). Digital change detection methods in ecosystem monitoring, a review. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 1565-1596. doi: 10.1080/0143116031000101675

Crist, T.O. (2009). Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Mymecological News*, 12: 3-13.

Cuautle, M., Vergara, C.H. & Badano, E.I. (2016). Comparison of ant community diversity and functional group composition associated to land use change in a seasonally dry oak forest. *Neotropical Entomology*, 45: 170-179. doi: 10.1007/s13744-015-0353-y

Cummins, K.W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24(11): 631-641. doi: 10.2307/1296676

Dalle Laste, K.C., Durigan, G. & Andersen, A.N. (2019). Biodiversity responses to land-use and restoration in a global biodiversity hotspot: Ant communities in Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 44: 313-326. doi: 10.1111/aec.12676

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

Delabie, J.H.C., Agosti, D. & Nascimento, I.C. (2000). Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In D. Agosti, J.D. Majer, L.T. Alonso & Schultz T.R. (Eds.), *Sampling Ground-Dwelling Ants: Case Studies from the World's Rain Forests* (pp. 1-17). Perth, Australia: Curtin University, School of Environmental Biology, Bulletin No. 18.

Delabie, J.H.C., Jahyny, B., Nascimento, I.C., Mariano, C.S.F., Lacau, S., Campiolo, S., Philpott, S.M. & Leponce, M. (2007). Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16: 2359-2384. doi: 10.1007/s10531-007-9190-6

Delabie, J., Koch, E., Dodonov, P., Caitano, B., DaRocha, W., Leponce, M., Majer, J. & Mariano, C. (2021). Sampling and analysis methods for ant diversity assessment. In J.C. Santos & G.W. Fernandes (Eds.), *Measuring Arthropod Biodiversity*, Springer, Cham. doi: 10.1007/978-3-030-53226-0_2

Dias, N.S., Zanetti, R., Santos, M.S., Louzada, J. & Delabie, J.H.C. (2008). Interação de fragmentos florestais com agroecossistemas adjacentes de café e pastagem: respostas das comunidades de formigas (Hymenoptera, Formicidae). *Iheringia, Sér. Zool.*, 98: 136-142. doi: 10.1590/S0073-47212 008000100017

Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 25-29. doi: 10.1098/rspb.2000.1325

Ellis, E.C., Kaplan, J.O., Fuller, D.Q., Vavrus, S., Goldewijk, K.K. & Verburg, P.H. (2013). Used planet: A global history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 7978- 7985. doi: 10.1073/pnas.1217241110

Fayle, T.M., Turner, E.C., Snaddon, J.L., Chey, V.K., Chung, A.Y.C., Eggleton, P. & Foster, W.A. (2010). Oil palm expansion into rain forest greatly reduces ant biodiversity in canopy, epiphytes and leaf-litter. *Basic and Applied Ecology*, 11: 337- 345. doi: 10.1016/j.baae.2009.12.009

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309: 570-574. doi: 10.1126/science.1111772

Folgarait, P.J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1221-1244. doi: 10.1023/A:1008891901953

Franklin, K. (2012). The remarkable resilience of ant assemblages following major vegetation change in an arid ecosystem. *Biological Conservation*, 148: 96-105. doi: 10.1016/j.biocon.2012.01.045

Frizzo, T.L. & Vasconcelos, H.L. (2013). The potential role of scattered trees for ant conservation in an agriculturally dominated Neotropical landscape. *Biotropica*, 45: 644-651. doi: 10.1111/btp.12045

García-Martínez, M.Á., Martínez-Tlapa, D.L., Pérez-Toledo, G.R., Quiroz-Robledo, L.N., Castaño-Meneses, G., Laborde, J. & Valenzuela-González, J.E. (2015). Taxonomic, species and functional group diversity of ants in a tropical anthropogenic landscape. *Tropical Conservation Science*, 8: 1017-1032. doi: 10.1177/194008291500800412

Geijzendorffer, I.R. & Roche, P.K. (2013). Can biodiversity monitoring schemes provide indicators for ecosystem services? *Ecological Indicators*, 33: 148-157. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.03.010

Greenslade, P.J.M. (1978). Ants. In W.A. Low (Eds.), *The Physical and Biological Features of Kunoth Paddock in Central Australia* (pp. 109-113). Canberra, Australia, CSIRO Division of Land Resources: Technical paper no. 4.

Groc, S., Delabie, J.H.C., Fernandez, F., Petitclerc, F., Corbara, B., Leponce, M., Céréghino, R. & Dejean, A. (2017). Litter-dwelling ants as bioindicators to gauge the sustainability of small arboreal monocultures embedded in the Amazonian rainforest. *Ecological Indicators*, 82: 43-49. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.06.026

Gollan, J.R., De Bruyn, L.L., Reid, N., Smith, D. & Wilkie, L. (2011). Can ants be used as ecological indicators of restoration progress in dynamic environments? A case study in a revegetated riparian zone. *Ecological Indicators*, 11: 1517-1525. doi: 10.1016/j.ecolind.2009.09.007

Gómez, C., Casellas, D., Oliveras, J. & Bas, J.M. (2003). Structure of ground-foraging ant assemblages in relation to land-use change in the northwestern Mediterranean region. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2135-2146. doi: 10.1023/A:1024142415454

González, E., Buffa, L., Defagó, M.T., Molina, S.I., Salvo, A. & Valladares, G. (2018). Something is lost and something is gained: loss and replacement of species and functional groups in ant communities at fragmented forests. *Landscape Ecology*, 33: 2089-2102. doi: 10.1007/s10980-018-0724-y

Gotwald, W.H. (1995). *Army Ants: The Biology of Social Predation*. Ithaca: Cornell University Press.

Haines-Young, R. (2009). Land use and biodiversity relationships. *Land Use Policy*, 26: S178-S186. doi: 10.1016/j.landusepol.2009.08.009

Hansen, A.J., DeFries, R. & Turner, W. (2004). Land use change and biodiversity: a synthesis of rates and consequences during the period of satellite imagery. In G. Gutman & C. Justice (Eds.), *Land Change Science: Observing, Monitoring, and Understanding Trajectories of Change on the Earth's Surface* (pp. 277-299). New York: Springer Verlag.

- Hill, J.G., Summerville, K.S. & Brown, R.L. (2008). Habitat associations of ant species (Hymenoptera: Formicidae) in a heterogeneous Mississippi landscape. *Environmental Entomology*, 2: 453-463. doi: 10.1093/ee/37.2.453
- Hoffmann, B.D. & Andersen, A.N. (2003). Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28: 444-464. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01301.x
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The Ants*. Cambridge: Harvard University Press, 732 p.
- House, A.P., Burwell, C.J., Brown, S.D. & Walters, B.J. (2012). Agricultural matrix provides modest habitat value for ants on mixed farms in eastern Australia. *Journal of Insect Conservation*, 16: 1-12. doi: 10.1007/s10841-011-9389-4
- Jonkman, J.C.M. (1979). Population dynamics of leaf-cutting ant nests in a Paraguayan pasture. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 87: 281-293. doi: 10.1111/j.1439-0418.1978.tb02454.x
- King, J.R., Andersen, A.N. & Cutter, A.D. (1998). Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1627-1638. doi: 10.1023/A:1008857214743
- Koch, E.B.A., Santos, J.R.M., Nascimento, I.C. & Delabie, J.H.C. (2019). Comparative evaluation of taxonomic and functional diversities of leaf-litter ants of the Brazilian Atlantic Forest. *Turkish Journal of Zoology*, 43: 437-546. doi: 10.3906/zoo-1811-7
- Kone, M., Konate, S., Yeo, K., Kouassi, P.K. & Linsenmair, K.E. (2012). Changes in ant communities along an age gradient of cocoa cultivation in the Oumé region, central Côte d'Ivoire. *Entomological Science*, 15: 324-339. doi: 10.1111/j.1479-8298.2012.00520.x
- Kuate, A.F., Hanna, R., Tindo, M., Nanga, S. & Nagel, P. (2015). Ant diversity in dominant vegetation types of southern Cameroon. *Biotropica*, 47: 94-100. doi: 10.1111/btp.12182
- Laureto, L.M.O., Cianciaruso, M.V. & Samia, D.S.M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza e Conservação*, 13: 112-116. doi: 10.1016/j.ncon.2015.11.001
- Lawes, M.J., Moore, A.M., Andersen, A.N., Preece, N.D. & Franklin, D.C. (2017). Ants as ecological indicators of rainforest restoration: Community convergence and the development of an Ant Forest Indicator Index in the Australian wet tropics. *Ecology and Evolution*, 7: 8442-8455. doi: 10.1002/ece3.2992
- Leal, I.R., Filgueiras, B.K.C., Gomes, J.P., Iannuzzi, L. & Andersen, A.N. (2012). Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21: 1687-1701. doi: 10.1007/s10531-012-0271-9
- Liu, C., Guénard, B., Blanchard, B., Peng, Y-Q. & Economo, E.P. (2016). Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecological Monographs*, 86: 215-227. doi: 10.1890/15-1464.1

Lu, Z., Hoffmann, B.D. & Chen, Y. (2016). Can reforested and plantation habitats effectively conserve SW China's ant biodiversity? *Biodiversity and Conservation*, 25: 753-770. doi: 10.1007/s10531-016-1090-1

Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., De Bello, F., Díaz,

S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., Van Den Hove, S., Vandewalle, M. & Zobel, M. (2009). Quantifying the contribution of organisms to the provision of Ecosystem Services. *BioScience*, 59: 223- 235. doi: 10.1525/bio.2009.59.3.7

Lobry de Bruyn, L.A. (1993). Ant composition and activity in naturally-vegetated and farmland environments on contrasting soils at Kellerberrin, Western Australia. *Soil Biology and Biochemistry*, 25: 1043-1056. doi: 10.1016/0038-0717(93) 90153-3

Lobry de Bruyn, L.A. (1999). Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74: 425-441. doi: 10.1016/B978-0-444-50019-9.50024-8

MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598

Majer, J.D. & Delabie, J.H.C. (1999). Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux*, 46: 281-290. doi: 10.1007/s000400050147

Majer, J.D., Shattuck, S.O., Andersen, A.N. & Beattie, A.J. (2004). Australian ant research: fabulous fauna, functional groups, pharmaceuticals, and the Fatherhood. *Australian Journal of Entomology*, 43: 235-247. doi: 10.1111/j.1326- 6756.2004.00435.x

Manly, B.F.J. (2007). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*, 3rd edn. Chapman & Hall, London.

Matlock Jr, R.B. & de La Cruz, R. (2003). Ants as indicators of pesticide impacts in banana. *Environmental Entomology*, 32: 816-829. doi: 10.1603/0046-225X-32.4.816

Matsumoto, T., Itioka, T., Yamane, S. & Momose, K. (2009). Traditional land use associated with swidden agriculture changes encounter rates of the top predator, the army ant, in Southeast Asian tropical rain forests. *Biodiversity and Conservation*, 18: 3139-3151. doi: 10.1007/s10531-009-9632-4

Meers, T.L., Kasel, S., Bella, T.L. & Enright, N.J. (2010). Conversion of native forest to exotic *Pinus radiata* plantation: Response of understorey plant composition using a plant functional trait approach. *Forest Ecology and Management*, 259: 399-409. doi: 10.1016/j.foreco.2009.10.035

Mehdiabadi, N.J. & Schultz, T.R. (2010). Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Myrmecological News*, 13: 37-55.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington: Island Press.

Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J. & Altman, D.G. (2009). The PRISMA Group. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *PLoS Medicine*, 6: e1000097. doi: 10.1371/journal.pmed.1000097

Nakamura, A., Catterall, C.P., House, A.P., Kitching, R.L. & Burwell, C.J. (2007). The use of ants and other soil and litter arthropods as bio-indicators of the impacts of rainforest clearing and subsequent land use. *Journal of Insect Conservation*, 11: 177-186. doi: 10.1007/s10841-006-9034-9

Nickele, M.A., Pie, M.R., Reis Filho, W. & Penteado, S.D.R.C. (2013). Formigas cultivadoras de fungos: estado da arte e direcionamento para pesquisas futuras. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 33: 53-72. doi: 10.4336/2013.pfb.33.73.403

O'Donnell, S., Lattke, J., Powell, S. & Kaspari, M. (2007). Army ants in four forests: geographic variation in raid rates and species composition. *Journal of Animal Ecology*, 76: 580-589. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01221.x

Otonetti, L., Tucci, L. & Santini, G. (2006). Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in Central Italy: Potential for the use of Mediterranean ants as indicators of restoration processes. *Restoration Ecology*, 14: 60-66. doi: 10.1111/j.1526-100X.2006.00105.x

Pacheco, R., Camacho, G.P., Frizzo, T.L. & Vasconcelos, H.L. (2017). Effects of land-use changes on ecosystem services: decrease in ant predation in human-dominated landscapes in central Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162: 302-308. doi: 10.1111/eea.12542

Pacheco, R., Silva, R.R., Morini, M.S.C. & Brandão, C.R.F. (2009). A comparison of the leaf-litter ant fauna in a secondary Atlantic forest with an adjacent pine plantation in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 38: 55-65. doi: 10.1590/S1519-566X2009000100005

Parui, A.K., Chatterjee, S. & Basu, P. (2015). Habitat characteristics shaping ant species assemblages in a mixed deciduous forest in Eastern India. *Journal of Tropical Ecology*, 31: 267-280. doi: 10.1017/S0266467415000036

Perfecto, I. (1992). Observations of a *Labidus coecus* (Latreille) underground raid in the Central Highlands of Costa Rica. *Psyche: A Journal of Entomology*, 99: 214-220. doi: 10.1155/1992/47525

Perfecto, I., Vandermeer, J., Hanson, P. & Cartín, V. (1997). Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 6: 935-945. doi: 10.1023/A:1018359429106

Petchey, O.L. (2004). On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology*, 18: 297-303. doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00852.x

Peters, M.K., Lung, T., Schaab, G. & Wägele, J.-W. (2011). Deforestation and the population decline of the army ant *Dorylus wilverthi* in western Kenya over the last century. *Journal of Applied Ecology*, 48: 697-705. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.01959.x

Philpott, S.M., Arendt, W.J., Armbrecht, I., Bichier, P., Diestch, T.V., Gordon, C., Greenberg, R., Perfecto, I., Reynoso-Santos, R., Soto-Pinto, L., Tejeda-Cruz, C., Williams-Linera, G., Valenzuela, J. & Zolotoff, J.M. (2008). Biodiversity loss in Latin American coffee

landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology*, 22: 1093-1105. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01029.x

Philpott, S.M. & Armbrecht, I. (2006). Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31: 369-377. doi: 10.1111/j.1365-2311.2006.00793.x

Philpott, S.M. & Foster, P.F. (2005). Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests maintain diversity of arboreal ants. *Ecological Applications*, 15: 1478-1485. doi: 10.1890/04-1496

Philpott, S.M., Perfecto, I., Armbrecht, I. & Parr, C.L. (2010). Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. In L. Lach, C.L. Parr & K.L. Abbott (Eds.), *Ant Ecology* (pp. 137-156). Oxford: Oxford University Press.

Pianka, E.R. (1966). Latitudinal Gradients in species diversity: A review of concepts. *The American Naturalist*, 100: 33-46. <https://www.jstor.org/stable/2459377>

Pimm, S.L. & Raven, P. (2000). Biodiversity: extinction by numbers. *Nature*, 403: 843-845. doi: 10.1038/35002708

Queiroz, J.M., Almeida, F.S. & Pereira, M.P.D.S. (2012). Conservação da biodiversidade e o papel das formigas (Hymenoptera: Formicidae) em agroecossistemas. *Floresta e Ambiente*, 13: 37-45

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Riffell, S., Verschuyt, J., Miller, D. & Wigley, T.B. (2011). A meta-analysis of bird and mammal response to short-rotation woody crops. *Global Change Biology Bioenergy Banner*, 3: 313-321. doi: 10.1111/j.1757-1707.2010.01089.x

Rittenhouse, C.D., Pidgeon, A.M., Albright, T.P., Culbert, P.D., Clayton, M.K., Flather, C.H., Masek, J.G. & Radeloff,

V.C. (2012). Conservation Biology. Land-Cover Change and Avian Diversity in the Conterminous United States. *Conservation Biology*, 26: 821-829. doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01867.x

Rivera-Pedroza, L.F., Escobar, F., Philpott, S.M. & Armbrecht, I. (2019). The role of natural vegetation strips in sugarcane monocultures: Ant and bird functional diversity responses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 284: 106603. doi: 10.1016/j.agee.2019.106603

Roberts, D.L., Cooper, R.J. & Petit, L.J. (2000). Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. *Conservation Biology*, 14: 192-199. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.98522.x

Saad, L.P., Souza-Campana, D.R., Bueno, O.C. & Morini, M.S.C. (2017). Vinasse and its influence on ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in sugarcane crops. *Journal of Insect Science*, 17. doi: 10.1093/jisesa/iew103

Sauvajot, R.M., Buechner, M., Kamradt, D.A. & Schonewald, C.M. (1998). Patterns of human disturbance and response by small mammals and birds in chaparral near urban development. *Urban Ecosystems*, 2: 279-297. doi: 10.1023/A:1009588723665

Schleuning, M., Farwig, N., Peters, M.K., Bergsdorf, T., Bleher, B., Brandl, R., Dalitz, H., Fischer, G., Freund, W., Gikungu, M.W., Hagen, M., Garcia, F.H., Kagezi, G.H., Kaib, M., Kraemer, M., Lung, T., Naumann, C.M., Schaab, G., Templin, M., Uster, D., Wägele, J.W. & Böhning-Gaese, K. (2011). Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PloS One*, 6. doi: 10.1371/journal.pone.0027785

Schnell, M.R., Pik, A.J. & Dangerfield, J.M. (2003). Ant community succession within eucalypt plantations on used pasture and implications for taxonomic sufficiency in biomonitoring. *Austral Ecology*, 28: 553-565. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01312.x

Schonberg, L.A., Longino, J.T., Nadkarni, N.M., Yanoviak, S.P. & Gering, J.C. (2004). Arboreal ant species richness in primary forest, secondary forest, and pasture habitats of a tropical montane landscape. *Biotropica*, 36: 402-409. doi: 10.1111/j.1744-7429.2004.tb00333.x

Seki, H.A., Shirima, D.D., Mustaphi, C.J.C., Marchant, R. & Munishi, P.K.T. (2017). The impact of land use and land cover change on biodiversity within and adjacent to Kibasira Swamp in Kilombero Valley, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 56: 518-527. doi: 10.1111/aje.12488

Silva, R.R. & Brandão, C.R.F. (2010). Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80: 107-124. doi: 10.1890/08-1298.1

Silvestre, R., Brandão, C.R.F. & Silva, R.R. (2003). Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. In F. Fernandez (Eds.), *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical* (pp. 113-148). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota, Colombia.

Siqueira, F.F.S., Ribeiro-Neto, J.D., Taberelli, M., Andersen, A.N., Wirth, R. & Leal, I.R. (2017). Leaf-cutting ant populations profit from human disturbances in tropical dry forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 33: 337-344.

Sotherton, N.W. (1998). Land use changes and the decline of farmland wildlife: an appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation*, 83: 259-268. doi: 10.1016/S0006-3207(97)00082-7

Steinbauer, M.J. & Peveling, R. (2011). The impact of the locust control insecticide fipronil on termites and ants in two contrasting habitats in northern Australia. *Crop Protection*, 30: 814-825. doi: 10.1016/j.cropro.2011.02.001

Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J.M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45: 471-493. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917

Underwood, E.C. & Fisher, B.L. (2006). The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, 132: 166-182. doi: 10.1016/j.biocon.2006.03.022

Vasconcelos, H.L. (1999). Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biological Conservation*, 8: 409-420. doi: 10.1023/A:1008891710230

Vasconcelos, H.L. & Cherrett, J.M. (1995). Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30: 107-113. doi: 10.1080/01650529509360947

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499. doi: 10.1126/science.277.5325.494

Weiser, M.D., Kaspari, M. (2006) Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology*, 31: 131-142. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x

Winfree, R., Bartomeus, I. & Cariveau, D.P. (2011). Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 42: 1-22. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042

Wirth, R., Meyer, S.T., Almeida, W.R., Araújo, M.V., Barbosa, V.S. & Leal, I.R. (2007). Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 501-505. doi: 10.1017/S0266467407004221

Yates, M. & Andrew, N.R. (2011). Comparison of ant community composition across different land-use types: assessing morphological traits with more common methods. *Australian Journal of Entomology*, 50: 118-124. doi: 10.1111/j.1440-6055.2010.00795.x

Manuscrito para apreciação

O manuscrito intitulado: “Efeitos do gradiente de cobertura florestal sobre a diversidade funcional de formigas (Hymenoptera: Formicidae) do gênero *Neoponera* em fragmentos de floresta tropical”, se destina à submissão no periódico *Journal of Insect Conservation*.

Efeitos do gradiente de cobertura florestal sobre a diversidade funcional de formigas (Hymenoptera: Formicidae) do gênero *Neoponera* em fragmentos de floresta tropical

Roberta de Jesus Santos^{1,5}, Rony Peterson Santos Almeida², Pavel Dodonov³ & Jacques Hubert Charles Delabie^{4,5}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado, km 16, 45662-900, Ilhéus-BA, Brazil, e-mail: beta.biologia@gmail.com; ²Laboratório de Morfologia e Ecologia Funcional de Formigas (AntMor), Coordenação de Ciências da Terra e Ecologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral, 1901, 66077-830, Belém-PA, Brazil; ³Universidade Federal da Bahia, Laboratório de Ecologia Espacial, Instituto de Biologia, Campus de Ondina, Salvador-BA, Brazil; ⁴Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus-BA, Brazil; ⁵Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau, CEPLAC, Ilhéus-BA, Brazil.

Resumo

A destruição de habitat é uma das principais ameaças a biodiversidade, podendo levar ao favorecimento de espécies generalistas e oportunistas em detrimento às espécies especialistas de habitat. A perda de habitat pode atuar como filtro ambiental, que elimina as espécies sem atributos funcionais necessários à sua sobrevivência naquelas condições específicas do ambiente. Assim, objetivamos examinar os efeitos da perda de cobertura florestal sobre a diversidade funcional e os valores de atributos funcionais de comunidades de formigas do gênero *Neoponera* em remanescentes de Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Para isso, indivíduos do gênero *Neoponera* foram selecionados para obtenção de medidas de atributos morfológicos. As formigas foram coletadas com armadilhas de quedas e amostras de serapilheira associadas a extratores de Winkler. Foram selecionados 12 atributos funcionais com importância no desempenho de serviços e processos ecossistêmicos. Para entender os efeitos da perda de cobertura florestal usamos índices de diversidade funcional baseados em atributos múltiplos e únicos. Não detectamos relação entre a perda de cobertura florestal e a diversidade funcional, com modelo nulo sendo o melhor modelo. Presumivelmente, as formigas do gênero *Neoponera* apresentam atributos funcionais compatíveis com as condições ambientais ao longo das diferentes coberturas florestais. Adicionalmente, a variedade de comportamentos e morfologia, bem como hábitos generalistas e predadores, associados a baixos requerimentos de nidificação e alimentação generalistas, podem contribuir para a tolerância e a sobrevivência em diferentes coberturas florestais.

Palavras-chave: Insetos; Ponerinae; Perturbação; Simplificação de habitat.

Introdução

A destruição de habitats é uma das principais causas da perda da biodiversidade, com consequentes efeitos sobre processos ecológicos e funcionamento dos ecossistemas, bem como sobre os serviços ecossistêmicos mediados pela biodiversidade, necessários ao bem-estar humano (Chapin III et al., 2000; Cardinale et al., 2012). Tal tipo de perturbação pode levar, principalmente, ao prejuízo de espécies especializadas em favorecimento das generalistas e mais tolerantes a alterações ambientais (Clavel et al., 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2020). A perda de habitat pode ser assim considerada um filtro ambiental, que atua como barreira às espécies que não possuem os atributos adequados, necessários à sua persistência na comunidade, mediante condições ambientais específicas (Keddy, 1992; Cornwell et al., 2006; Violle et al., 2007). Tais atributos são propriedades bem definidas e mensuráveis dos organismos (como características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas), observáveis em nível individual e que permitem comparação entre espécies. São denominados atributos funcionais ao afetar significativamente o desempenho do organismo, que influenciam sua resposta ao ambiente, e/ou seu papel no funcionamento ecossistêmico (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007).

Em um cenário de impactos antrópicos sobre a biodiversidade e seus serviços ecossistêmicos, o entendimento da relação entre atributos funcionais e o ambiente contribuiu para o desenvolvimento de estudos de comunidades com uso de métricas de diversidade funcional baseadas em atributos (Petchey & Gaston 2002, 2006; Cianciaruso et al., 2009; Riemann et al., 2017). A diversidade funcional é um dos componentes da biodiversidade relacionado ao funcionamento do ecossistema, e pode ser avaliada pelos valores e amplitude de variação de atributos funcionais de organismos presentes em um dado ecossistema (Díaz & Cabido 2001; Tilman, 2001). Pode ser entendida ainda como a distribuição de espécies e suas respectivas abundâncias no espaço funcional de uma dada comunidade (ver Mouillit et al., 2013).

Embora o interesse e os estudos com abordagem funcional baseada em atributos funcionais tenham aumentado (Vandewalle et al., 2010; van der Sande et al., 2017; Frank et al., 2017), ainda é necessário compreender os efeitos das atividades humanas sobre a diversidade funcional ao longo de gradientes ambientais. Isto é particularmente importante em um contexto de fragmentação e perda de habitat numa escala de paisagem, visando tomadas de decisões sobre conservação e restauração mais acertadas (McGill et al., 2006; Cadotte et al., 2011; Zambrano et al., 2019; Teixido et al., 2020). Nesse sentido, as formigas (Hymenoptera: Formicidae)

constituem um modelo biológico adequado que responde às alterações antrópicas e mudanças ao longo de gradientes ambientais naturais e antrópicos (Andersen & Majer, 2004; Underwood & Fisher, 2006; Bihn et al., 2010; Yates et al., 2011; Arnan et al., 2014; Groc et al., 2014; Silva & Brandão, 2014; Smith et al., 2014; Bishop et al., 2015; Andersen, 2018; Fontanilla et al., 2019; Fichaux et al., 2021). Adicionalmente, além das formigas apresentarem associações importantes com plantas e outros grupos faunísticos, elas podem mediar processos (tais como dispersão de sementes, regulação da comunidade de invertebrados e plantas, ciclagem de nutrientes, aeração do solo e engenharia de ecossistemas) e serviços ecossistêmicos (como de regulação e suporte) essenciais ao bem-estar humano e ao equilíbrio da biosfera em geral (Hölldobler & Wilson, 1990; Folgarait, 1998; Del Toro et al., 2012). À medida que ocorre a simplificação de ambientes e perda de habitats, observam-se alterações em requisitos ambientais essenciais às formigas, como condições microclimáticas, disponibilidade de substratos de nidificação e de recursos alimentares específicos. Isso leva à eliminação de espécies com atributos funcionais relacionados à especialização dos habitats florestais, enquanto são favorecidas espécies com atributos funcionais generalistas ou oportunistas que tendem a tornarem-se dominantes nas comunidades de formigas (Andersen, 1995; Crist, 2008; Brandão et al., 2012; Leal et al., 2012).

Na família Formicidae, o gênero *Neoponera* destaca-se na subfamília Ponerinae pela sua diversidade morfológica e de hábitos comportamentais (Schmidt & Shattuck, 2014; Silva et al., 2020). *Neoponera* é um gênero de formiga predominantemente neotropical, com 57 espécies descritas, das quais 35 espécies ocorrem no Brasil (AntWeb, 2021; Antwiki, 2021; Schmidt & Shattuck, 2014). Além disso, apresenta distribuição que se estende por todo o território brasileiro e possui preferência por habitats de florestas (AntWeb, 2021; Mackay & Mackay, 2010; Campiolo et al., 2015; Lattke, 2015; Silva et al., 2020). De modo geral, os ninhos de *Neoponera* são pequenos, com aproximadamente 200 operárias, existindo também espécies com milhares (*N. laevigata*) ou centenas de milhares (*N. luteola*) de operárias, encontrados em uma variedade de habitats (Baccaro et al., 2015; Antwiki, 2021). Evidências filogenéticas apontam que *Neoponera* originou-se de um ancestral predador epigeico generalista e necrófago forrageando no solo, a partir do qual derivaram, por exemplo, espécies com estratégias de predação especializadas de ataque em massa de cupins (e.g. *N. laevigata*) e migração para o estrato arbóreo (e.g. *N. villosa*) (Schmidt & Shattuck, 2014). As espécies não especialistas deste gênero são geralmente

predadoras generalistas e também exploram carcaças, néctar e frutos (Schmidt & Shattuck, 2014; Baccaro et al., 2015).

Com base nas características supracitadas, *Neoponera* pode ser considerado um modelo biológico representativo em estudos sobre a influência da perda florestal sobre a diversidade funcional de formigas em ambientes tropicais, tais como a Mata Atlântica. A Mata Atlântica é um hotspot global de biodiversidade, impactada pela expansão agrícola desde a chegada dos colonos portugueses no Brasil no Século XVI (Myers et al. 2000; Landau et al. 2008). A caça, a extração de madeira e a conversão de áreas nativas para pecuária e produção agrícola consistem nas principais ameaças à conservação da biodiversidade desse bioma (Tabarelli et al. 2005). Atualmente, este apresenta apenas 12,4% de sua cobertura original (Fundação SOS Mata Atlântica, 2019). Em consequência da conversão e mudança no uso da terra, a Mata Atlântica tem sido impactada pelos processos de perda e fragmentação dos habitats florestais. Estes, antes de grandes proporções e de formação contínua, foram fragmentados em remanescentes de floresta em distintos estágios de desenvolvimento, e com formatos e conectividade variadas, envoltos principalmente por matrizes de pastos e cultivos diversos (Saatchi et al. 2001; Ribeiro et al. 2011; Fundação SOS Mata Atlântica, 2019). Assim, objetivamos examinar os efeitos da perda de cobertura florestal sobre a diversidade funcional e os valores de atributos funcionais de comunidades de formigas do gênero *Neoponera* em remanescentes de Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Especificamente, perguntamos como a redução de cobertura florestal na paisagem em fragmentos de Mata Atlântica influencia (i) a diversidade funcional; e (ii) os valores de atributos funcionais de formigas do gênero *Neoponera*. Hipotetizamos que a diversidade funcional diminui com a redução da quantidade de cobertura florestal decorrente da fragmentação e perda de habitat na Mata Atlântica.

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado a partir de formigas previamente coletadas (>5.000 registros) conforme descrito abaixo (mais detalhes ver Santos et al., 2017), das quais foram selecionados indivíduos para obtenção de medidas de atributos morfológicos do gênero *Neoponera*. As formigas foram

obtidas por meio de coletas realizadas no período de 2011 e 2012, em 11 paisagens da Mata Atlântica, entre 13°07'-16°59'S e 39°01'-40°09'W (Figura 1), no Estado da Bahia, Brasil (ver Rigueira et al., 2013 e Santos et al., 2017). As paisagens foram sorteadas, escalonadamente, em um gradiente de cobertura florestal em diferentes municípios da Bahia: Ilhéus (5%), Presidente Tancredo Neves (15%), Itapetinga (20%), Valença (25%), Ubaíra (30%), Nilo Peçanha (35%), Wenceslau Guimarães (40%), Camamu (45%), Iguai (50%), Jaguaripe (55%) e Itamaraju (60%). Em cada uma das paisagens, 16 parcelas foram amostradas (oito em floresta e oito na matriz do entorno, que consistiram em fitofisionomias de baixo porte, tais como de pastagens, campos ou plantios herbáceo/arbustivo – ou seja, áreas não florestas e não-urbanas).

Coleta de formigas

Armadilhas de queda (“pitfall traps”) e amostras de 1m² de serapilheira associadas à utilização do extrator de Winkler foram usadas para a coleta da fauna de formigas (Delabie et al., 2021). 10 sítios de amostragem foram estabelecidos em intervalos de 10 metros ao longo de um transecto, em cada parcela de floresta e matriz. As armadilhas do tipo *pitfall* consistiam em potes plásticos de 500 ml e 15 cm de altura, que foram preenchidas com 150 ml de álcool a 90%, com a finalidade de fixar o material biológico. Em cada sítio amostral, quatro armadilhas do tipo *pitfall* foram dispostas em forma de Y, conectados por uma faixa de lona rente ao solo, totalizando 40 armadilhas por parcela, que permaneceram no campo por cinco dias. A cada dois dias, os transectos eram vistoriados para acompanhamento e complementação da quantidade de álcool nos pitfalls. As amostras de serapilheira foram coletadas em quatro pontos do transecto, equidistantes de 20 metros, e foram posteriormente colocadas no extrator de Winkler, por 48 horas. O material biológico foi triado, montado e identificado em nível específico ou morfoespecífico no Laboratório de Mirmecologia CEPEC-CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau (CPDC), com base na coleção de referência do laboratório citado anteriormente e na literatura especializada. Posteriormente, espécimens representativos deste material foram depositados na referida coleção [séries #5772 a #5782 (Santos et al., 2017)].

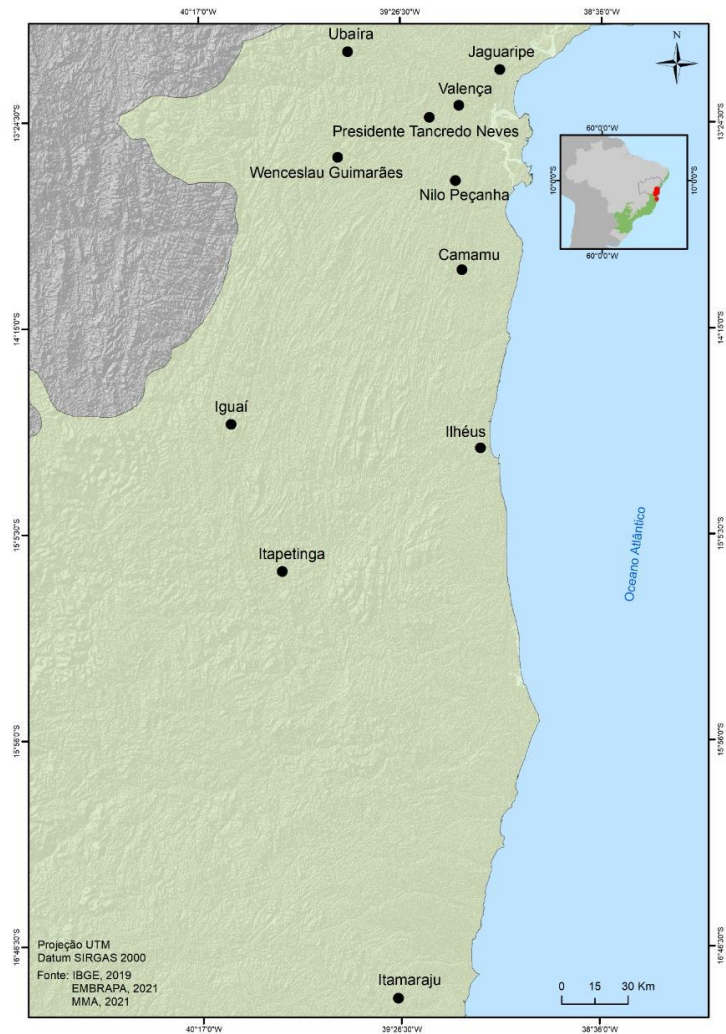


Figura 1. Áreas de estudo nos remanescentes florestais de Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil, mostrando as 11 paisagens amostradas.

Dados morfológicos

Para medir a diversidade funcional das espécies, foram utilizadas medidas padronizadas de 12 atributos com base em caracteres de tamanho, comportamento de forrageio, preferência de habitat e uso de recursos pelas espécies; os atributos, definidos com base na sua importância no desempenho de serviços e processos ecossistêmicos, foram: (1) largura da cabeça, (2) comprimento da cabeça, (3) comprimento do cípeo, (4) comprimento da mandíbula, (5) comprimento do fêmur, (6) comprimento do escapo, (7) comprimento de Weber, (8) largura de pronoto, (9) distância interocular, (10) comprimento e (11) largura máxima do olho, e (12) esculpturação (Tabela 1) (Silva & Brandão, 2014; Yates et al., 2014; Del Toro et al., 2015; Gibb et

al., 2015; Parr et al., 2017). Foram tomadas 1.884 medidas de 157 indivíduos de 17 espécies do gênero *Neoponera* (Tabela 2 e tabela S1), selecionados aleatoriamente, de acordo com a disponibilidade do material biológico e conforme a recomendação de Parr et al. (2017), de pelo menos: i) seis indivíduos para espécies monomórficas: três em floresta e três em matriz; ii) 8 indivíduos para espécies dimórficas: quatro menores [operárias (duas em florestas e duas em matriz)] e quatro maiores [soldados (duas em floresta e duas em matriz)]; e iii) 10 indivíduos para espécies polimórficas: cinco em floresta e cinco em matriz. Todas as medidas foram feitas com uso de um estereomicroscópio *Leica M165C* e software de imagem LAS com módulos *Montage Multifocus* e *Interactive Measurement*, equipado com um micrômetro ocular e registradas com precisão de 0,01 mm. Utilizamos a máxima ampliação possível que mantivesse a estrutura dentro da faixa do micrômetro ocular.

Tabela 1. Descrição dos atributos morfológicos usados para calcular a diversidade funcional e seu significado funcional de comunidades de formigas amostradas em 11 paisagens em fragmentos de Mata Atlântica, Bahia, Brasil.

Atributo	Significado funcional hipotético
Largura de cabeça	Tamanho dos espaços por onde as formigas podem passar (Sarty et al., 2006); cabeças mais largas podem acomodar músculos mandibulares maiores que permitem a captura de presas maiores ou mais ferozes (Kaspari, 1993).
Comprimento de cabeça	Indicativo de dieta alimentar; cabeças mais longas podem acomodar músculos mandibulares maiores que permitem a captura de presas maiores ou mais ferozes (Fowler et al. 1991).
Comprimento de clipeo	O comprimento do clipeo pode estar relacionado à capacidade de sucção e ao comportamento de formigas em sugar líquidos açucarados (Eisner, 1957; Davidson et al., 2004).
Comprimento de mandíbula	Mandíbulas mais longas podem permitir a predação de presas maiores; mandíbulas estreitas, sublinear a lineares e longas ocorrem em espécies com mandíbulas <i>trap-jaw</i> utilizadas para caça (Weiser & Kaspari 2006; Fowler et al., 1991)
Comprimento de fêmur	Pernas mais longas permitem que as espécies descubram recursos alimentares mais rapidamente (Gibb & Parr 2013); parece haver alguma vantagem para espécies de pernas mais curtas em habitats mais complexos (Farji-Brener et al., 2004).
Comprimento de escapo	Morfologia sensorial, relacionada à capacidade de uma formiga de navegar, sentir e se mover pelos arredores (Yates et al., 2014).
Comprimento de Weber	Representante indicativo do tamanho do corpo (Weber 1938); fortemente correlacionado com muitos traços fisiológicos, ecológicos e de história de vida, incluindo o uso de recursos (Arnan et al., 2014).
Largura de pronoto	Tamanho mínimo dos espaços pelo qual a formiga pode passar (Sarty et al., 2006); pronoto estreito pode permitir acesso a recursos em pequenas cavidades; também é um representante de tamanho em formigas.
Distância interocular	Posição dos olhos; olhos mais distantes podem ser importantes em habitats

Comprimento e largura máxima dos olhos	mais complexos (Gibb & Parr 2013). O tamanho dos olhos é indicativo do comportamento de busca de alimentos e de tempos de atividade (Weiser & Kaspari, 2006). As formigas predadoras hipogeicas têm olhos menores, enquanto as formigas predadoras epigeicas têm olhos maiores.
Esculturação	Cutículas espessas e estruturadas podem aumentar a tolerância à desidratação.

Adaptado a partir de Silva & Brandão, 2010, 2014; Yates et al., 2014; Schofiel et al., 2016; Silva et al., 2016; Parr et al., 2017.

Tabela 2. Espécies do gênero *Neoponera* usadas no estudo e sua ocorrência nos ambientes de floresta e matriz.

Espécie	Código	Floresta	Matriz
<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)	Neop_api	38	3
<i>Neoponera bucki</i> (Borgmeier, 1927)	Neop_buc	14	
<i>Neoponera cavinodis</i> Mann, 1916	Neop_cav	2	
<i>Neoponera concava</i> (Mackay, W.P. & Mackay, E.E., 2010)	Neop_con	40	2
<i>Neoponera crenata</i> (Roger, 1861)	Neop_cre	1	
<i>Neoponera curvinodis</i> (Forel, 1899)	Neop_curv	6	2
<i>Neoponera globularia</i> (Mackay, W.P. & Mackay, E.E., 2010)	Neop_glo	1	
<i>Neoponera inversa</i> (Smith, F., 1858)	Neop_inv	2	
<i>Neoponera laevigata</i> (Smith, F., 1858)	Neop_lae	2	
<i>Neoponera latinoda</i> (Mackay, W.P. & Mackay, E.E., 2010)	Neop_lat	4	1
<i>Neoponera magnifica</i> (Borgmeier, 1929)	Neop_mag	7	
<i>Neoponera schultzi</i> (Mackay, W.P. & Mackay, E.E., 2010)	Neop_sch	3	1
<i>Neoponera striatinodis</i> Emery, 1890	Neop_str	3	
<i>Neoponera unidentata</i> Mayr, 1862	Neop_uni	2	
<i>Neoponera venusta</i> Forel, 1912	Neop_ven	6	
<i>Neoponera verenae</i> (Forel, 1922)	Neop_ver	13	
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	Neop_vil	4	

Análises estatísticas

Utilizamos como valor de atributo por espécie a média de cada atributo funcional, calculada a partir de medidas individuais. Para calcular os índices de diversidade funcional, selecionamos 12 atributos morfológicos relacionados a funções e processos ecológicos (tabela 1). A análise para

avaliar se existe relação entre a perda de cobertura florestal e a diversidade funcional de formigas do gênero *Neoponera* foi baseado em Martello et al., 2018. Para reduzir a correlação com o tamanho do corpo, todos os valores de atributos foram divididos pelo comprimento de Weber, utilizado como representante de tamanho do corpo de formigas (Silva & Brandão, 2010, 2014). Além disso, os atributos foram padronizados para reduzir os efeitos dos maiores sobre os menores valores.

Usamos índices de diversidade funcional baseadas em atributos múltiplos (riqueza funcional, equitabilidade funcional e dispersão funcional) e únicos (média ponderada da comunidade) para avaliar os efeitos da perda de cobertura florestal sobre as comunidades de formigas *Neoponera*. Para cada comunidade de formiga e utilizando os 12 atributos funcionais como entrada, nós estimamos a riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve), dispersão funcional (FDis), que são índices de diversidade funcional multidimensional, e cada um explora um aspecto diferente da diversidade funcional. Além disso calculamos, para cada atributo, a média ponderada da comunidade (CWM). A FRic representa a quantidade de espaço funcional ocupada pela comunidade (Villéger et al., 2008). A FEve calcula a equitabilidade do espaçamento entre as espécies no espaço de atributos e a equitabilidade na distribuição de abundâncias de espécies (Villéger et al., 2008; Mason et al., 2005). A FDis mede a distribuição de abundância no espaço de atributos em relação ao centroide ponderado da abundância e volume de espaço ocupado (Laliberté & Legendre 2010). A CWM usa o valor médio do atributo de cada espécie, ponderada pela frequência de ocorrência e se concentra nas espécies mais dominantes em uma comunidade e menos sensível a dados de atributos ausentes (Májeková et al., 2016). Para calcular os índices de diversidade funcional (FRic, FEve e FDis), realizamos inicialmente uma análise de componentes principais (PCA) onde os dois primeiros eixos responderam por 69,9% da variância total dos dados.

Após o cálculo de FRic, FEve, FDis e CWM, utilizamos os valores separadamente em modelos analíticos individuais afim de avaliar modificações da diversidade funcional (Martello et al., 2018). Inicialmente, construímos um modelo nulo, um linear e um quadrático usando cada índice de diversidade funcional e CWM como variável resposta e a cobertura florestal como variável preditora (N = 11). Tais funções foram usadas para testar diferentes relações entre a variável resposta e a variável explicativa (Almeida et al. 2021). Usamos modelos lineares

generalizados (GLMs). Avaliamos as diferenças entre esses modelos (nulo, linear e quadrático) selecionando o melhor modelo com base no valor de AICc. Este método é uma forma objetiva de selecionar modelos entre os possíveis candidatos (Ahuatzin et al. 2019; Almeida et al. 2021).

As análises foram realizadas no software R (R Core Team 2021), utilizando os pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2020), *ggplot2* (Wickham, 2016), *ggrepel* (Slowikowski, 2021), *FD* (Laliberté & Legendre, 2010; Laliberté et al., 2014), *reshape2* (Wickham, 2007), *AICcmodavg* (Mazerolle, 2020) e *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2016).

Resultados

Não detectamos relação entre os índices de diversidade funcional e a porcentagem de cobertura florestal e nem entre os valores médios dos atributos funcionais e a porcentagem de cobertura florestal, com o modelo nulo sempre sendo o melhor modelo, com $\Delta AICc = 0$ (Figura 2, 3 e Tabela 3 no material suplementar).

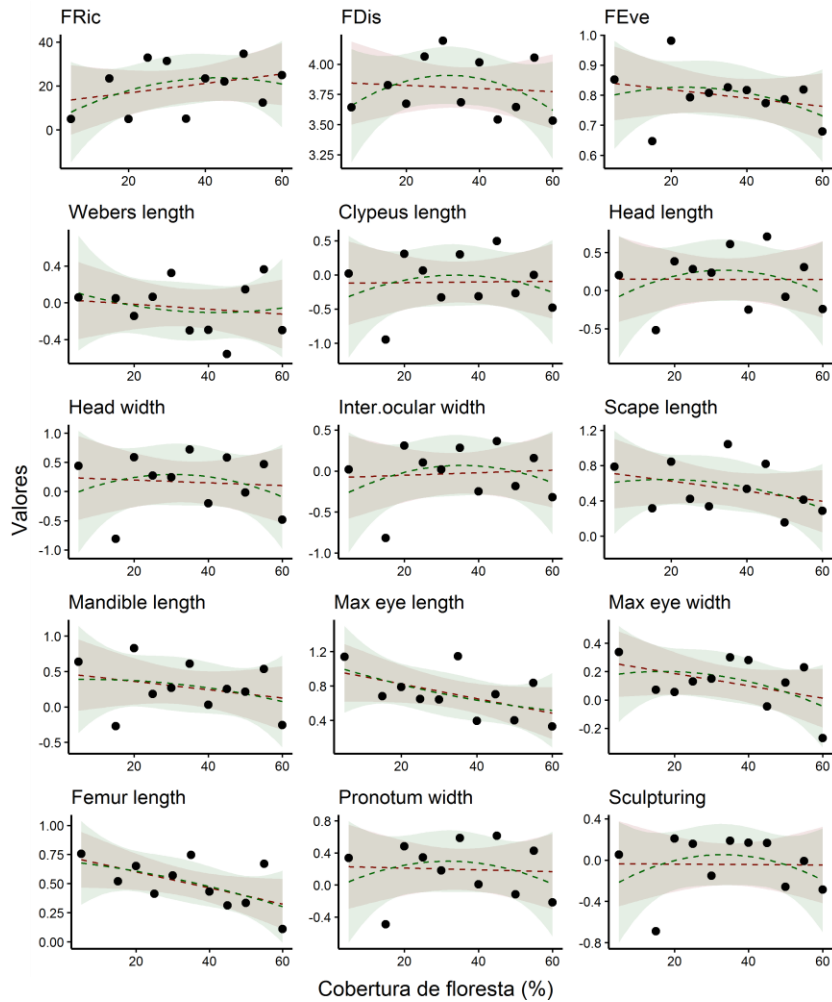


Figura 2. Ajuste dos modelos nulo, linear (em vermelho) e quadrático (em verde) da relação entre a diversidade funcional de espécies de formigas de serapilheira e epigeicas do gênero *Neoponera* e a cobertura florestal em fragmentos remanescentes de Mata Atlântica, Bahia, Brasil. Faixa colorida representa o intervalo de confiança de 95% para modelos de regressão. Índices de diversidade funcional de atributos funcionais múltiplos: FRic= riqueza funcional, FDis= dispersão funcional, FEve= equitabilidade funcional; e índices de diversidade funcional de atributos funcionais únicos [média ponderada da comunidade (CWM)]: Webers_length= comprimento de Weber clypeus_length= comprimento do clipeo, head_length= comprimento da cabeça, head_width= largura da cabeça, inter.ocular_width= distância interocular, scape_length= comprimento do escapo, mandible_length= comprimento da mandíbula, max_eye_length e max_eye_wigth= comprimento e largura máxima do olho, femur_length= comprimento do fêmur, pronotum_width= largura de pronoto, e sculpturing= esculpturação.

Discussão

São grandes o interesse e a importância em compreender os efeitos da perda de cobertura florestal decorrente da fragmentação de biomas tropicais sobre os atributos funcionais e serviços ecossistêmicos de comunidades de formigas. Nossos resultados apontam que a diversidade funcional de espécies de formigas do gênero *Neoponera* não é afetada pela perda de cobertura florestal em paisagens remanescentes de Mata Atlântica. Isso sugere que as espécies deste gênero possuem atributos funcionais que lhes conferem maior tolerância para sobreviver nas condições ambientais presentes nos fragmentos florestais apesar da grande variabilidade da cobertura vegetal (ou da disponibilidade de habitats) de Mata Atlântica.

Contrariando o esperado, não encontramos efeito do gradiente de perda de cobertura florestal ao longo das paisagens de Mata Atlântica remanescentes sobre a diversidade funcional de espécies de *Neoponera* consideradas nesse estudo. Isso sugere que essas espécies persistem nas comunidades locais por apresentam atributos funcionais compatíveis com as condições ambientais do habitat em que foram registradas (Keddy, 1992). As espécies de *Neoponera* têm preferência por habitats com vegetação densa (floresta secundária e vegetação madura), mas podem ocorrer também em ambientes abertos. Adicionalmente, essas formigas são observadas também em paisagens florestais secundárias associadas à ambientes agrícolas (Silva et al., 2020). Sendo assim, é possível que a variedade morfológica e comportamental característica do gênero contribua para uma maior flexibilidade e tolerância ambiental (Wilson & Hölldobler, 2005; Schmidt & Shattuck, 2014), lhe conferindo a capacidade de suportar as mudanças ambientais presentes ao longo das paisagens florestais amostradas com distintas coberturas de Mata Atlântica. O conjunto dos aspectos supracitados, com baixos requerimentos de nidificação (colônias estabelecidas em cavidades preexistentes, por exemplo) e dietas generalistas das espécies do gênero com hábitos generalistas e predadores (ver tabela S1 com classificação de grupos funcionais), como é o caso da maioria das *Neoponera* do nosso estudo, presumivelmente possibilita que esse gênero ocorra até mesmo em paisagens com fraca cobertura florestal (Wilson & Hölldobler, 2005; Ahuatzin et al., 2019).

Efeitos negativos da fragmentação e perda de habitat sobre a diversidade taxonômica e funcional já foram identificados para comunidades de formigas em ambientes tropicais (Carvalho & Vasconcelos 1999; Schoereder et al., 2004; Leal et al. 2012; Ahuatzin et al., 2019). Embora a diversidade funcional de *Neoponera* não tenha sido afetada pelas condições consideradas nesse

estudo, esse gênero, assim como outros da subfamília Ponerinae, podem ser influenciados por outros aspectos ligados a perturbações em paisagens florestais relacionadas à perda de habitat. De acordo com Campiolo et al. (2015), a ocorrência de Ponerinae é acometida pela fragmentação e perda de habitat, e a maioria das espécies de formigas dessa subfamília preferem ambientes florestais fechados, agroflorestas ou derivados do ambiente original de Mata Atlântica, por apresentarem complexidade estrutural que confere condições e recursos necessários (como riqueza em estratos com presença de presas) à sobrevivência naquele ambiente.

Nossos resultados corroboram os de outros estudos, como de Tiede et al. (2017), que não detectaram efeito da degradação florestal no sul do Equador sobre a riqueza funcional de formigas. Por sua vez, Caitano et al. (2018) identificaram resposta frequência de grupos funcionais de comunidades de formigas em relação ao tamanho do fragmento de manguezais. Por outro lado, no estudo de Rocha-Ortega et al. (2018), foi demonstrada uma relação linearmente positiva entre a riqueza, a equitabilidade e a divergência funcional para atributos múltiplos ou únicos, com a idade de floresta tropical. Ahuatzin et al., 2019 encontraram associação entre a diversidade funcional (riqueza e diversidade de guildas tróficas) com a cobertura de floresta. Por sua vez, um estudo de intensificação agrícola na gestão do solo registrou maior diversidade funcional de largura de cabeça em fazendas orgânicas (Hevia et al., 2019). No estudo de Guilherme et al., 2019, foi observado que os valores médios do comprimento de Weber e o comprimento relativo de mandíbula aumentaram enquanto o comprimento relativo dos olhos diminuiu, enquanto o comprimento relativo do fêmur não variou com crescimento da complexidade ambiental. Por outro lado, Parr et al. (2003) não encontraram evidências de que os tamanhos de corpos diferiram ao longo de um gradiente de complexidade. Nesse sentido, os atributos funcionais de formigas respondem às características de habitat, como complexidade estrutural (Farji-Brener et al., 2004; Gibb & Parr 2010; Yates et al., 2014; Guilherme et al., 2019). Sendo assim, podemos presumir que as alterações complexidade e heterogeneidade estrutural do habitat promovidas pela perda de cobertura e por outras mudanças no uso da terra, são detectadas pelos índices de diversidade funcional de atributos múltiplos e únicos de comunidades de formigas de maneiras distintas. Isso se dá porque os diferentes fatores ambientais que influenciam as comunidades podem variar em diferentes escalas regionais e influenciar os resultados e a interpretação de uma análise (Spiesman & Cumming, 2008).

Nosso estudo destaca a aparente ausência de efeito da perda de cobertura florestal sobre a diversidade funcional de espécies de formigas do gênero *Neoponera*, embora seja reconhecida a influência negativa da fragmentação e perda de habitat sobre as formigas da subfamília Ponerinae na Mata Atlântica (Capiolo et al., 2015). Características de variedade morfológica e comportamental associados a hábitos generalistas ou predadores podem contribuir para a maior tolerância e a ocorrência de *Neoponera* em paisagens com diferentes coberturas florestais de Mata Atlântica. Diante do cenário de ameaças crescentes aos biomas brasileiros e de perda de biodiversidade, mais estudos se fazem necessários para compreender os efeitos da destruição de habitat e de outras mudanças do uso da terra sobre os atributos funcionais de formigas, essa recomendação pode ser estendida a outros organismos importantes para a provisão de serviços e processos ecossistêmicos em geral.

Agradecimentos

Agradecemos à FAPESB e ao CNPq pelo financiamento desse estudo (bolsas APP0049/2009, PNX0016/2009 e PPP0004/2010); à CAPES pela bolsa concedida a RJS; IBAMA e SEMA pelo apoio logístico e pelas licenças de coleta; ao Rio Tinto e Odebrecht pela atribuição de veículos para o trabalho de campo. Agradecemos à coordenação do subprojeto “Efeito da redução da cobertura vegetal e do histórico biogeográfico sobre limiares de extinção: um estudo multi-táxon na Mata Atlântica da Bahia”, parte do projeto “Projeto Integrando Níveis de Organização em Modelos Ecológicos Preditivos” (INOMEP/ PRONEX-FAPESB-CNPq). As formigas foram coletadas com a permissão do ICMBio 12023-1. Agradecemos à equipe do Laboratório de Vertebrados Terrestres (LVT) pela ajuda na coleta de campo, aos colegas do Laboratório de Mirmecologia (CEPEC/CEPLAC) pela ajuda no processamento do material biológico. JHCD agradece por sua bolsa de pesquisa do CNPq.

Conflito de interesses

Os autores declaram não haver conflito de interesses.

Referências

- Ahuatzin, D.A., Corro, E.J., Jaimes, A.A., Valenzuela González, J.E., Feitosa, R.M., Ribeiro, M.C., Acosta, J.C.L., Coates, R. & Dáttilo, W. (2019). Forest cover drives leaf litter ant diversity in primary rainforest remnants within human-modified tropical landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 28:1091–1107. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01712-z>
- Almeida, R.P.S., Andrade-Silva, J., Silva, R.R., Fernandes, T.T., Souza-Campana, D.R., Silva, N.S. & Morini, M.S.C. (2021). Twigs in leaf litter: overlap in twig size occupation by nesting ants. *Insectes Sociaux*, 68, 199–206. <https://doi.org/10.1007/s00040-021-00816-6>
- Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22, 15-29. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- Andersen, A.N. (2018). Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, 88(3), 350-362. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907>
- Andersen, A.N. & Majer, J.D. (2004). Ants show the way down under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(6), 291. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0292:ASTWDU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0292:ASTWDU]2.0.CO;2)
- Antwiki, 2021. Disponível em: <<https://www.antwiki.org/wiki/Neoponera>>. Acesso em: 05 fev. 2021.
- AntWeb. Version 8.55.2. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Acesso em: 6 abr. 2021.
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. (2014). Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1398–1408. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12227>
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M., Cazetta, E., Faria, D., Leal, I.R., Melo, F.P.L., Morante-Filho, J.C., Santos, B.A., Arasa-Gisbert, R., Arce-Pena, N., Cervantes-López, M.J., Cudney-Valenzuela, S., Galán-Acedo, C., San-José, M., Vieira, I.C.G., Slik, J.W.F., Nowakowski, A.J. & Tscharrntke, T. (2020). Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 23(9), 1404-1420. <https://doi.org/10.1111/ele.13535>
- Baccaro, F.B., Feitosa, R.M., Fernandez, F., Fernandes, I.O., Izzo, T.J., Souza, J.L.P. & Solar, R. (2015). Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Manaus: Editora INPA, 388 pp.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91, 782–792. <https://doi.org/10.1890/08-1276.1>
- Bishop, T.R., Robertson, M.P., van Rensburg, B.J. & Parr, C.L. (2015). Contrasting species and functional beta-diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography*, 42, 1776–1786. <https://doi.org/10.1111/jbi.12537>
- Brandão, C.R.F., Silva, R.R. & Delabie, J.H.C. (2012). Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. (Ed.),

Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management (IPM) (pp. 213-236), CRC Press & EMBRAPA, Boca Raton. ISBN 978-1-4398-3708-5

Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48: 1079–1087. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x

Caitano, B., Dodonov, P. & Delabie, J.H.C. (2018). Edge, area and anthropization effects on mangrove-dwelling ant communities. *Acta Oecologica*, 91, 1-6.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.05.004>

Campiolo, S., Rosario, N.A., Strenzel, G.M.R., Feitosa, R. & Delabie, J.H.C. (2015). Conservação de Poneromorfas no Brasil. pp. 447-462, In: Delabie, J.H.C., Feitosa, R.M., Serrão, J.E.; Mariano, C.S.F. & Majer, J.D. (Ed.), *As formigas Poneromorfas do Brasil*. Editus, Ilhéus–BA, Brasil, 477pp. ISBN: 978-85-7455-398-6, doi:32400/files/poneromorfas_brasil.pdf

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>

Carvalho, K.S. & Vasconcelos, H.L. (1999). Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, 91(2-3), 151-157.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00079-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00079-8)

Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie S. E., Mack, M.C. & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
<https://doi.org/10.1038/35012241>

Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009). Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community Ecology. *Biota Neotropica*, 9(3). <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000300008>.

Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222-228.
<https://doi.org/10.1890/080216>

Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)

Crist, T.O. (2008). Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecological News*, 12, 3-13.

Davidson, D.W., Cook, S.C. & Snelling, R.R. (2004): Liquid feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, 139: 255-266.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1508-4>

Delabie, J.H.C., Koch, E., Dodonov, P., Caitano, B., DaRocha, W., Jahyny, B., Leponce, M., Majer, J. & Mariano, C.S.F. (2021). Sampling and analysis methods for ant diversity assessment.

- In: Santos, J.C. & Fernandes, G.W. (Ed.), *Measuring Arthropod Biodiversity - A Handbook of Sampling Methods* (pp. 13-54). Basel: Springer. ISBN 978-3-030-53225-3
- 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.
- Del Toro, I., Silva, R.R. & Ellison, A.M. (2015). Predicted impacts of climatic change on ant functional diversity and distributions in eastern North American forests. *Diversity and Distributions*, 21(7), 781-791. <https://doi.org/10.1111/ddi.12331>
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem functioning (review). *Trends in Ecology and Evolution*, 16:646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Eisner, T. (1957). A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 116: 441-490.
- Farji-Brener, A.G., Barrantes, G. & Ruggiero, A. (2004). Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos* 104: 165-171.
- Fichaux, M., Vleminckx, J., Courtois, E.A., Delabie, J.H.C., Galli, J., Tao, S. & Orivel, J. (2021). Environmental determinants of leaf litter ant community composition along an elevational gradient. *Biotropica*, 53(1), 97-109. doi: 10.1111/btp.12849
- Folgarait, P.J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1221. <https://doi.org/10.1023/A:1008891901953>
- Fontanilla, A.M., Nakamura, A., Xu, Z., Cao, M., Kitching, R.L., Tang, Y. & Burwell, C.J. (2019). Taxonomic and functional ant diversity along tropical, subtropical, and subalpine elevational transects in Southwest China. *Insects*, 128.1–15. <https://doi.org/10.3390/insects10050128>
- Fowler, H.G., Forti, L.C., Brandão, C.R.F., Delabie, J.H.C. & Vasconcelos, H.L. (1991). Ecologia nutricional de formigas. In: Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. (Ed.), *Ecologia nutricional de insetos*. Editora Manule, São Paulo, Brasil, pp. 131-223.
- Frank, H.K., Frishkoff, L.O., Mendenhall, C.D., Daily, G.C. & Hadly, E.A. (2017). Phylogeny, traits, and biodiversity of a Neotropical bat assemblage: close relatives show similar responses to local deforestation. *The American Naturalist*, 190(2), 200-212. <https://doi.org/10.1086/692534>
- Fundação SOS Mata Atlântica. (2019). Disponível: <<https://www.sosma.org.br/conheca/mata-atlantica/>>. Acesso: em 13 jul. 2020.
- Gibb, H. & Parr, C.L. 2010. How does habitat complexity affect ant foraging success? A test of functional responses on three continents. *Oecologia*, 164: 1061–1073. doi: 10.1007/s00442-010-1703-4
- Gibb, H. & Parr, C.L. (2013). Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. *Public Library of Science One* 8: art. e64005. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064005>

- Gibb, H., Sanders, N.J., Dunn, R.R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., ... & Parr, C.L. (2015). Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150418. doi: 10.1098/rspb.2015.0418.
- Groc, S., Delabie, J.H., Fernandez, F., Leponce, M., Orivel, J., Silvestre, R., Vasconcelos, H.L. & Dejean, A. (2014). Leaf-litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a pristine Guianese rainforest: stable functional structure versus high species turnover. *Myrmecological News*, 19, 43-51.
- Guilherme, D.R., Souza, J.L.P., Franklin, E., Pequeno, P.A.C.L., Chagas, A.C. & Baccaro, F.B. (2019). Can environmental complexity predict functional trait composition of ground-dwelling ant assemblages? A test across the Amazon Basin. *Acta Oecologica*, 99:103434. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.05.004>
- Hevia, V., Ortega, J., Azcárate, F.M., López, C.A. & González, J.A. (2019). Exploring the effect of soil management intensity on taxonomic and functional diversity of ants in Mediterranean olive groves. 109–118. <https://doi.org/10.1111/afe.12313>
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The Ants*. Cambridge: Harvard University Press, 732 p.
- Kaspari, M. (1993). Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, 96: 500-50. <https://doi.org/10.1007/BF00320507>
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Koch, E.B.D.A., Santos, J.R.M., Nascimento, I.C. & Delabie, J.H.C. (2019). Comparative evaluation of taxonomic and functional diversities of leaf-litter ants of the Brazilian Atlantic Forest. *Turkish Journal of Zoology*, 43(5), 437-546. DOI: 10.3906/zoo-1811-7
- Labillardiere, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305. <https://www.jstor.org/stable/25661046>
- Labillardiere, E., Legendre, P. & B. Shipley. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Landau, E.C., Hirsch, A. & Musinsky, J. (2008). Vegetation cover and land use in the Atlantic coastal forest of southern Bahia, Brazil, based on satellite imagery: A comparison among municipalities. Diversity of woody plants in the Atlantic coastal forest of southern Bahia, Brazil. In: Thomas, W.W. & Britton, G.E. (Ed.), *The Atlantic Coastal Forest of northeastern Brazil*. USA: Metlife Foundation. 586pp.
- Latke, J.E. (2015). Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de *Ponerinae* do Brasil. In: Delabie, J.H.C., Feitosa, R., Serrão, J.E., Mariano, C.S.F. & Majer, J. (Ed.), *As formigas poneromorfas do Brasil* (pp. 55-73). Editus, Ilhéus - BA, Brasil. 477 pp. ISBN: 978- 85-7455-398-6
- Leal, I.R., Filgueiras, B.K.C., Gomes J.P., Iannuzzi, L. & Andersen, A.N. (2012). Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 21:1687-1701. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0271-9>

- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5): 573-579. DOI: 10.1111/2041-210X.12512
- Mackay, W.P. & Mackay, E.E. (2010). *The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellon Press, Lewiston. DOI: 10.13140/2.1.4271.8726
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., Weiss, M., Bishop, T.R., Luke, S.H., Sam, K., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš, J., Götzenberger, L. & De Bello, F. (2016). Evaluating Functional diversity: Missing trait data and the importance of species abundance structure and data transformation. *PLoS ONE*, 11(2).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149270>
- Martello, F., De Bello, F., De Castro Morini, M.S., Silva, R.R., De Souza-Campana, D.R., Ribeiro, M.C. & Carmona, C.P. (2018). Homogenization and impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-20823-1>
- Mason, N.W.H, Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118. <https://www.jstor.org/stable/3548774>
- Mazerolle, M.J. (2020). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology Evolution*, 21: 178–185.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B. & Kent J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. DOI:10.1038/35002501
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parr, Z.J.E., Parr, C.L. & Chown, S.L. (2003). The size-grain hypothesis: a phylogenetic and field test. *Ecological Entomology*, 28, 475–481. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00529.x>
- Parr, C.L., Dunn, R.R., Sanders, N.J., Weiser, M.D., Photakis, M., Bishop, T.R., Fitzpatrick, M.C., Arnan, X., Baccaro, F., Brandão, C.R.F., Chick, L., Donoso, D.A., Fayle, T.M., Gómez, C., Grossman, B., Munyai, T.C., Pacheco, R., Retana, J., Robinson, A., ... Gibb, H. (2017). *Global Ants: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae)*. *Insect Conservation and Diversity*, 10(1), 5–20. <https://doi.org/10.1111/icad.12211>

- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002). Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters*, 5(3):402-411. <https://doi.org/10.5167/uzh-61854>
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6):741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ribeiro M.C., Martensen A.C., Metzger J.P., Tabarelli, M., Scarano, F. & Fortin, M.J. (2011). The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos F.E. & Habel J.C. (Ed.), *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlin.
- Riemann, J.C., Ndriantsoa, S.H., Rödel, M.O. & Glos, J. (2017). Functional diversity in a fragmented landscape - Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. *Global Ecology and Conservation*, 10, 173-183. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.005>
- Rocha-Ortega, M., Arnan, X., Ribeiro-Neto, J.D., Leal, I.R., Favila, M.E. & Martínez-Ramos, M. (2018). Taxonomic and functional ant diversity along a secondary successional gradient in a tropical forest. *Biotropica*, 50(2), 290-301. doi.org/10.1111/BTP.12511
- Saatchi, S., Agosti, D., Alger, K., Delabie, J. & Musinsky, J. (2001). Examining fragmentation and loss of primary forest in the southern Bahian Atlantic Forest of Brazil with radar imagery. *Conservation Biology*, 15(4): 867-875. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.015004867.x
- Santos, R.J., Koch, E.B.A., Leite, C.M.P., Porto, T.J. & Delabie, J.H.C. (2017). An assessment of leaf-litter and epigeic ants (Hymenoptera: Formicidae) living in different landscapes of the Atlantic Forest Biome in the State of Bahia, Brazil. *Journal of Insect Biodiversity*, 5(19), 1–19. <https://doi.org/10.12976/jib/2017.5.19>
- Sarty, M., Abbott, K. & Lester, P. (2006). Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia* 149: 465-473. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0453-9>
- Schmidt, C.A. & Shattuck, S.O. (2014). The higher classification of the ant subfamily *Ponerinae* (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa*, 3817 (1):1-242. [10.11646/zootaxa.3817.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3817.1.1)
- Schofield, S.F., Bishop, T.R. & Parr, C.L. (2016). Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes. *Myrmecological News*, 23, 129-137.
- Schoereder, J.H., Sobrinho, T.G., Ribas, C.R. & Campos, R.B. (2004). Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology*, 29(4), 391-398. doi: 10.1111/j.1442-9993.2004.01378.x
- Silva, R.R. & Brandão C.R.F. (2010). Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80(1), 107-124.
- Silva, R.R., & Brandão, C.R.F. (2014). Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *PloS one*, 9(3), e93049. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093049>

- Silva, R.R., Del Toro, I., Brandão, C.R.F. & Ellison, A.M. (2016). Morphological structure of ant assemblages in tropical and temperate forests. bioRxiv, 065417. <https://doi.org/10.1101/065417>
- Silva, P.S., Koch, E.B.A., Arnhold, A., Araujo, E.S., Delabie, J.H.C. & Mariano, C.S.F. (2020). Diversity of the ant genus *Neoponera* Emery, 1901 (Formicidae: Ponerinae) in the North of the Brazilian Atlantic Forest, with new records of occurrence. *Sociobiology*, 67 (3): 343-357. doi: 10.13102/sociobiology.v67i3.5083.
- Slowikowski, K. (2021). ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'. R package version 0.9.1. <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>
- Smith, M.A., Hallwachs, W. & Janzen, D.H. (2014). Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, 37, 720–731. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x>
- Spiesman, B.J. & Cumming, G.S. (2008). Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. *Landscape Ecology*, 23(3), 313-325. DOI:10.1007/s10980-007-9186-3
- Tabarelli, M., Pinto L.P., Silva J.M.C., Hirota M.M. & Bedê L. C. (2005). Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade*, 1(1): 132–138.
- Teixido, A.L., Gonçalves, S.R.A., Fernández-Arellano, G.J., Dáttilo, W., Izzo, T.J., Layme, V.M.G., Moreira, L.F.B. & Quintanilla, L.G. (2020). Major biases and knowledge gaps on fragmentation research in Brazil: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 251, 108749. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108749>
- Tiede, Y., Schlautmann, J., Donoso, D.A., Wallis, C.I.B., Bendix, J., Brandl, R. & Farwig, N. (2017). Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators*, 83, 527–537. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.029>
- Tilman, D. (2001). Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3, 109-120. <https://doi.org/10.1006/rwbd.1999.0154>
- Underwood, E.C. & Fisher, B.L. (2006). The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*. 132(2), 166-182. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.022>
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Doledec, S., Dubs, F., ... & Woodcock, B.A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2921–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- van der Sande, M.T., Poorter, L., Kooistra, L., Balvanera, P., Thonicke, K., Thompson, J., Arets, E. J.M.M., Alaniz, N.G., Jones, L., Mora, F., Mwampamba, T.H., Parr, T. & Peña-Claros, M. (2017). Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica*, 49(5), 593-603. <https://doi.org/10.1111/btp.12453>
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301. doi: 10.1890/07-1206.1.

- Violle, C. Navas, M-L, Vile, D., Kazakou, E. Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, Copenhagen, 116(5), 882-892. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Weber, N.A. (1938). The biology of the fungus-growing ants. Part IV. Additional new forms. Part V. The *Attini* of Bolivia. *Biología de las hormigas cultivadoras de hongos. Parte IV. Nuevas formas adicionales. Part V. Las Attini de Bolivia. Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)*, 9(1/2), 154-206
- Weiser, M.D. & Kaspari, M. (2006). Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology*, 31: 131-142. DOI: 10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x
- Wickham, H. (2007). Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software*, 21(12), 1-20. URL <http://www.jstatsoft.org/v21/i12/>.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wilson, E. O., & Hölldobler, B. (2005). The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(21), 7411–7414. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502264102>
- Yates, M., Gibb, H. & Andrew, N. R. (2011). Habitat characteristics may override climatic influences on ant assemblage composition: A study using a 300-km climatic gradient climatic gradient. *Australian Journal of Entomology*, 59, 332–338. <https://doi.org/10.1071/ZO11096>
- Yates, M.L., Andrew, N.R., Binns, M. & Gibb, H. (2014). Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, 2, e271.
- Zambrano, J., Garzon-Lopez, C.X., Yeager, L., Fortunel, C., Cordeiro, N.J. & Beckman, N.G. (2019). The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* 191, 505–518. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04505-x>

Material Suplementar

Tabela 3. Melhor modelo (em negrito) na avaliação da relação entre a diversidade funcional de espécies de formigas de serapilheira e epigeicas do gênero *Neoponera* e a cobertura florestal em remanescentes de Mata Atlântica, Bahia, Brasil.

Índice ^a	Modelo	K	AICc	Δ AICc	AICcWt	R ²
FRic	nulo	2	89.157	0	0.774	0
	linear	3	91.831	2.675	0.203	0.108
	quadrático	4	96.210	7.054	0.023	0.175
FDis	nulo	2	2.201	0	0.851	0
	linear	3	5.990	3.789	0.128	0.013
	quadrático	4	9.638	7.437	0.021	0.145
FEve	nulo	2	-17.343	0	0.718	0
	linear	3	-15.297	2.046	0.258	0.157
	quadrático	4	-10.508	6.835	0.024	0.191
Webers length	nulo	2	9.175	0	0.860	0
	linear	3	12.973	3.797	0.129	0.012
	quadrático	4	17.921	8.746	0.011	0.038
Clypeus_length	nulo	2	17.230	0	0.865	0
	linear	3	21.149	3.919	0.122	0.001
	quadrático	4	25.644	8.414	0.013	0.066
Head_length	nulo	2	14.067	0	0.862	0
	linear	3	17.986	3.919	0.122	0.001
	quadrático	4	22.045	7.978	0.016	0.102
Head_width	nulo	2	19.521	0	0.859	0
	linear	3	23.343	3.822	0.127	0.010
	quadrático	4	27.731	8.210	0.014	0.083
Inter.ocular_width	nulo	2	12.368	0	0.863	0
	linear	3	16.287	3.920	0.122	0.001
	quadrático	4	20.450	8.082	0.015	0.094
Scape_length	nulo	2	7.387	0	0.755	0
	linear	3	9.829	2.442	0.223	0.126
	quadrático	4	14.420	7.033	0.022	0.176

Mandible_length	nulo	2	13.104	0	0.810	0
	linear	3	16.155	3.051	0.176	0.077
	quadrático	4	21.223	8.119	0.014	0.091
Max_eye_length	nulo	2	7.255	0	0.623	0
	linear	3	8.408	1.153	0.350	0.223
	quadrático	4	13.512	6.257	0.027	0.232
Max_eye_width	nulo	2	-1.125	0	0.778	0
	linear	3	1.548	2.673	0.204	0.108
	quadrático	4	6.386	7.511	0.018	0.140
Femur_length	nulo	2	1.236	0	0.558	0
	linear	3	1.846	0.610	0.411	0.260
	quadrático	4	6.990	5.754	0.031	0.267
Pronotum_width	nulo	2	13.237	0	0.860	0
	linear	3	17.076	3.839	0.126	0.008
	quadrático	4	21.485	8.248	0.014	0.080
Sculpturing	nulo	2	8.569	0	0.855	0
	linear	3	12.422	3.853	0.125	0.007
	quadrático	4	16.041	7.472	0.020	0.143

AICc: Critério de informação de Akaike corrigido; Δ AIC: diferença no AICc entre o melhor modelo e outro modelo; k: número de parâmetros do modelo; AICcWt: peso do AICc. ^aÍndices de diversidade funcional de atributos funcionais múltiplos: FRic= riqueza funcional, FDis= dispersão funcional, FEve= equitabilidade funcional; e índices de diversidade funcional de atributos funcionais únicos [média ponderada da comunidade (CWM)]: Webers_length= comprimento de Weber clypeus_length= comprimento do clipeo, head_length= comprimento da cabeça, head_width= largura da cabeça, inter.ocular_width= distância interocular, scape_length= comprimento do escapo, mandible_length= comprimento da mandíbula, max_eye_length e max_eye_wigth= comprimento e largura máxima do olho, femur_length= comprimento do fêmur, pronotum_width= largura de pronoto, e sculpturing= esculturação.

Informação suplementar

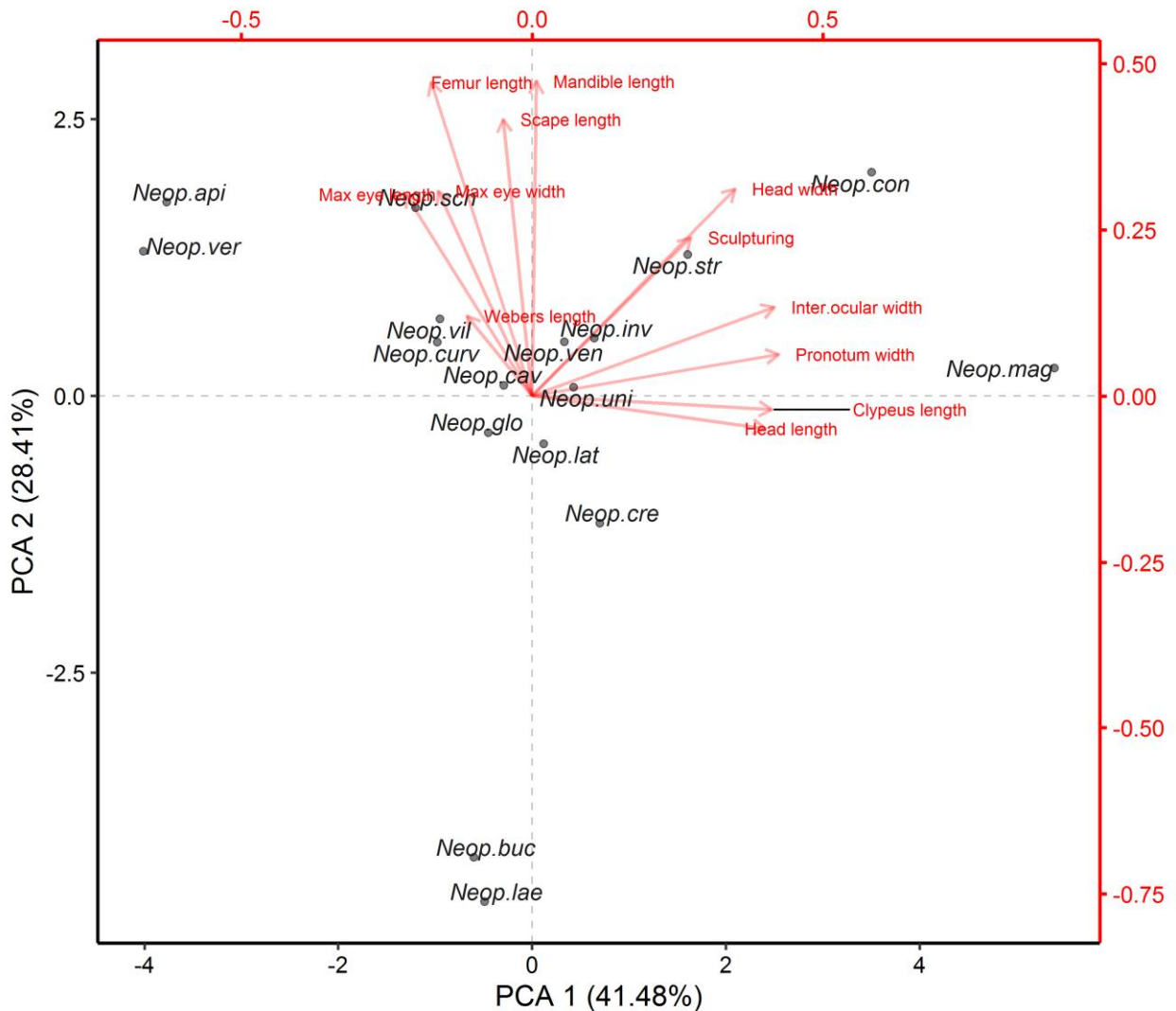


Figura suplementar S1. Posição no espaço funcional de 12 atributos funcionais e de 17 espécies de formigas de serapilheira e epigeicas do gênero *Neoponera* em fragmentos remanescentes de Mata Atlântica, Bahia, Brasil. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos dos componentes de análise principal (PCA), a porcentagem de variação explicada por cada eixo está dentro dos parênteses. Os pontos cinza indicam taxa do gênero *Neoponera* (*Neop.api*= *Neoponera apicalis*, *Neop.buc*= *Neoponera bucki*, *Neop.cav*= *Neoponera cavinodis*, *Neop.con*= *Neoponera cônica*, *Neop.cre*= *Neoponera crenata*; *Neop.curv*= *Neoponera curvinodis*, *Neop.glo*= *Neoponera globularia*, *Neop.inv*= *Neoponera inversa*, *Neop.lae*= *Neoponera laevigata*, *Neop.lat*= *Neoponera latinoda*, *Neop.mag*= *Neoponera magnífica*, *Neop.sch*= *Neoponera schultzi*, *Neop.str*= *Neoponera striatinodis*, *Neop.uni*= *Neoponera unidentata*, *Neop.ven*= *Neoponera venusta*, *Neop.ver*= *Neoponera verenae*, *Neop.vil*= *Neoponera villosa*). Atributos funcionais: Weber's_length= comprimento de Weber, clypeus_length= comprimento do clipeo, head_length= comprimento da cabeça, head_width= largura da cabeça, inter.ocular_width= distância interocular, scape_length= comprimento do escapo, mandible_length= comprimento da mandíbula, max_eye_length e max_eye_wigth= comprimento e largura máxima do olho, femur_length= comprimento do fêmur, pronotum_width= largura de pronoto, e sculpturing= esculturação. As setas representam os atributos funcionais.

Tabela suplementar S1. Indivíduos do gênero *Neoponera* medidos e valores de atributos funcionais usados. Localidades: ITA= Itapetinga, UBA= Ubaíra, WG= Wenceslau Guimarães, IGU= Iguai, TAM= Itamarajú, ILH= Ilhéus, PTN= Presidente Tancredo Neves, VAL= Valença, NP= Nilo Peçanha, CAM= Camamu, JAG= Jaguaripe. Fitofisionomias: FES= Floresta Estacional Semidecidual, FOD= Floresta Ombrófila Densa, FOS= Floresta Ombrófila Submontana. Usos da terra: F=floresta, M= matriz. Classificação funcional de acordo com Koch et al., 2019: LAP (large/medium-size arboreous generalist predator) predador generalista arbóricola de tamanho grande/médio; LASP (Large/ medium-sized arboreous/soil generalist predator) predador generalista arbóricola/solo de tamanho grande/médio; LEP (large-size epigeic generalist predator) predador generalista epigeico de tamanho grande; MLP (medium-size litter/hypogaeic generalist predator) predadora generalista serapilheira/hipogeica de tamanho médio; SSP (Soil specialized forager/predator) predador/forrageador especialista de solo; SST (Soil specialized termite predator) predador de solo especialista em térmitas. Espécies do gênero *Neoponera*: Neop_api= *Neoponera apicalis*, Neop_buc= *Neoponera bucki*, Neop_cav= *Neoponera cavinodis*, Neop_con= *Neoponera concava*, Neop_cre= *Neoponera crenata*; Neop_curv= *Neoponera curvinodis*, Neop_glo= *Neoponera globularia*, Neop_inv= *Neoponera inversa*, Neop_lae= *Neoponera laevigata*, Neop_lat= *Neoponera latinoda*, Neop_mag= *Neoponera magnifica*, Neop_sch= *Neoponera schultzi*, Neop_str= *Neoponera striatinodis*, Neop_uni= *Neoponera unidentata*, Neop_ven= *Neoponera venusta*, Neop_ver= *Neoponera verenae*, Neop_vil= *Neoponera villosa*. Atributos funcionais: Weber's_length= comprimento de Weber, clypeus_length= comprimento do clipeo, head_length= comprimento da cabeça, head_width= largura da cabeça, inter.ocular_width= distância interocular, scape_length= comprimento do escapo, mandible_length= comprimento da mandíbula, max_eye_length e max_eye_wigth= comprimento e largura máxima do olho, femur_length= comprimento do fêmur, pronotum_width= largura de pronoto, e sculpturing= esculturação.

Localidade	Fito-fisionomia	Grupo Funcional	Uso da terra	Espécie	Clypeus length*	Head length*	Head width*	Inter-ocular width*	Scape length*	Mandible length*	Max eye length*	Max eye width*	Femur length*	Webers length*	Pronotum width*	Sculpturing
PTN	FOD	LEP	F	Neop_api	0.509	2.676	2.614	1.537	3.067	2.149	0.878	0.649	4.061	4.633	1.786	1
ITA	FES	LEP	F	Neop_api	0.329	2.694	2.555	1.527	2.962	2.08	0.928	0.659	3.891	4.488	1.738	1
PTN	FOD	LEP	F	Neop_api	0.409	2.656	2.524	1.517	2.878	1.986	0.878	0.609	3.751	4.445	1.696	1
ILH	FOD	LEP	F	Neop_api	0.399	2.636	2.535	1.527	3.051	2.095	0.898	0.649	3.99	4.486	1.716	1
WG	FOS	LEP	F	Neop_api	0.329	2.725	2.564	1.567	3.003	1.867	0.888	0.639	3.858	4.571	1.726	1
ITA	FES	LEP	F	Neop_api	0.389	2.744	2.624	1.597	2.977	2.126	0.928	0.669	3.885	4.691	1.826	1
ILH	FOD	LEP	F	Neop_api	0.409	2.734	2.614	1.576	3.002	2.155	0.899	0.669	3.971	4.505	1.816	1
WG	FOS	LEP	F	Neop_api	0.329	2.606	2.487	1.458	2.798	1.93	0.888	0.649	3.543	4.294	1.597	1
VAL	FOD	LEP	F	Neop_api	0.339	2.695	2.514	1.517	3.043	1.899	0.938	0.649	3.962	4.488	1.726	1
WG	FOS	LEP	F	Neop_api	0.319	2.685	2.564	1.477	2.838	2.036	0.888	0.639	3.866	4.621	1.747	1
CAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.349	2.754	2.664	1.616	3.062	2.152	0.968	0.668	3.97	4.655	1.816	1

CAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.32	2.684	2.584	1.567	2.918	2.155	0.909	0.679	4.069	4.509	1.816	1
VAL	FOD	LEP	F	Neop_api	0.369	2.695	2.544	1.547	3.079	1.951	0.849	0.689	3.844	4.451	1.746	1
TAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.435	2.753	2.681	1.604	2.988	2.16	0.942	0.693	3.924	4.626	1.79	1
IGU	FOS	LEP	F	Neop_api	0.373	2.888	2.795	1.667	3.191	2.224	0.994	0.725	4.289	4.803	1.915	1
TAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.425	2.618	2.495	1.584	2.939	2.031	0.828	0.631	3.767	4.567	1.77	1
NP	FOD	LEP	F	Neop_api	0.393	2.598	2.556	1.501	2.949	2.08	0.912	0.673	3.918	4.465	1.739	1
IGU	FOS	LEP	F	Neop_api	0.393	2.774	2.681	1.667	3.153	2.185	0.932	0.673	4.138	4.699	1.864	1
UBA	FOS	LEP	F	Neop_api	0.352	2.801	2.666	1.56	3.211	2.16	0.961	0.713	4.129	4.795	1.788	1
UBA	FOS	LEP	F	Neop_api	0.413	2.749	2.677	1.55	3.169	2.233	0.941	0.692	4.139	4.745	1.901	1
UBA	FOS	LEP	M	Neop_api	0.446	2.615	2.635	1.581	3.026	2.111	0.942	0.682	3.973	4.567	1.821	1
IGU	FOS	LEP	F	Neop_api	0.393	2.723	2.754	1.677	3.162	2.211	0.963	0.683	4.276	4.909	1.925	1
TAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.404	2.786	2.639	1.594	3.158	2.18	1.014	0.735	4.176	4.732	1.832	1
UBA	FOS	LEP	F	Neop_api	0.465	2.76	2.614	1.571	2.999	2.076	0.921	0.661	4.083	4.745	1.746	1
ILH	FOD	LEP	F	Neop_api	0.373	2.598	2.453	1.48	2.926	1.801	0.828	0.631	3.689	4.328	1.718	1
UBA	FOS	LEP	F	Neop_api	0.475	2.78	2.689	1.624	3.152	2.209	0.93	0.703	4.101	4.824	1.86	1
ILH	FOD	LEP	F	Neop_api	0.424	2.661	2.546	1.573	2.941	2.12	0.901	0.631	3.81	4.522	1.809	1
IGU	FOS	LEP	M	Neop_api	0.425	2.609	2.67	1.635	3.191	2.235	0.932	0.673	4.067	4.697	1.842	1
IGU	FOS	LEP	F	Neop_api	0.435	2.796	2.722	1.635	3.246	2.26	0.901	0.693	4.296	4.962	1.894	1
JAG	FOD	LEP	F	Neop_api	0.404	2.66	2.546	1.563	3.05	2.13	0.911	0.631	3.978	4.499	1.811	1
JAG	FOD	LEP	F	Neop_api	0.393	2.767	2.609	1.574	3.06	2.014	0.88	0.673	4.021	4.606	1.811	1
TAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.393	2.848	2.745	1.636	3.117	2.033	0.953	0.693	4.117	4.732	1.802	1
JAG	FOD	LEP	M	Neop_api	0.425	2.715	2.618	1.594	3.032	2.042	0.901	0.632	4.003	4.698	1.741	1
JAG	FOD	LEP	F	Neop_api	0.424	2.807	2.734	1.677	2.988	2.077	0.973	0.693	4.249	4.837	1.874	1
NP	FOD	LEP	F	Neop_api	0.342	2.692	2.578	1.594	2.935	2.037	0.942	0.683	3.924	4.606	1.853	1
NP	FOD	LEP	F	Neop_api	0.383	2.546	2.525	1.552	2.811	2.128	0.88	0.631	3.842	4.445	1.697	1

TAM	FOD	LEP	F	Neop_api	0.383	2.681	2.515	1.49	2.97	1.937	0.89	0.673	3.871	4.543	1.749	1
UBA	FOS	LEP	F	Neop_api	0.372	2.615	2.429	1.457	2.966	1.804	0.9	0.672	3.834	4.34	1.674	1
NP	FOD	LEP	F	Neop_api	0.424	2.681	2.681	1.563	2.956	2.13	0.932	0.693	3.892	4.624	1.759	1
JAG	FOD	LEP	F	Neop_api	0.435	2.713	2.608	1.573	2.982	2.16	0.942	0.662	4.195	4.69	1.77	1
IGU	FOS	LEP	F	Neop_api	0.404	2.775	2.681	1.625	3.211	2.191	0.932	0.652	4.205	4.899	1.884	1
TAM	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.359	2.039	2.079	1.24	2.49	1.679	0.759	0.574	3.234	3.954	1.445	1.5
JAG	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.4	2.081	2.049	1.24	2.488	1.693	0.768	0.574	3.279	3.816	1.485	1.5
IGU	FOS	LEP	F	Neop_ver	0.41	2.265	2.09	1.28	2.726	1.749	0.8	0.584	3.545	4.086	1.588	1.5
VAL	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.348	1.927	1.977	1.168	2.481	1.64	0.758	0.574	3.011	3.801	1.383	1.5
WG	FOS	LEP	F	Neop_ver	0.369	2.214	2.069	1.229	2.619	1.657	0.738	0.543	3.293	3.933	1.475	1.5
WG	FOS	LEP	F	Neop_ver	0.389	2.193	1.998	1.25	2.474	1.584	0.758	0.574	3.252	3.845	1.476	1.5
VAL	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.451	2.316	2.172	1.322	2.72	1.82	0.85	0.604	3.538	4.085	1.619	1.5
ILH	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.369	2.184	2.11	1.26	2.676	1.762	0.809	0.574	3.446	4.011	1.536	1.5
PTN	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.359	2.183	2.079	1.25	2.596	1.671	0.799	0.604	3.327	3.774	1.444	1.5
PTN	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.4	2.255	2.049	1.27	2.576	1.759	0.789	0.574	3.319	3.94	1.496	1.5
TAM	FOD	LEP	F	Neop_ver	0.338	2.008	1.905	1.096	2.238	1.447	0.686	0.543	2.947	3.392	1.312	1.5
WG	FOS	LEP	F	Neop_ver	0.359	2.152	1.987	1.199	2.462	1.661	0.727	0.574	3.169	3.777	1.436	1.5
WG	FOS	LEP	F	Neop_ver	0.4	2.274	2.09	1.239	2.724	1.795	0.779	0.563	3.432	4.039	1.506	1.5
ITA	FES	SSP	M	Neop_curv	0.536	2.73	2.658	1.924	2.695	2.203	0.595	0.486	3.63	4.582	1.875	1.5
TAM	FOD	SSP	F	Neop_curv	0.585	2.827	2.779	2.064	2.839	2.315	0.645	0.456	3.761	4.754	1.955	1.5
ITA	FES	SSP	F	Neop_curv	0.526	2.928	2.857	2.104	2.895	2.302	0.684	0.506	3.942	4.948	1.984	1.5
ITA	FES	SSP	F	Neop_curv	0.576	2.883	2.738	2.024	2.82	2.228	0.616	0.476	3.722	4.734	1.934	1.5
WG	FOS	SSP	M	Neop_curv	0.486	2.49	2.44	1.726	2.599	2.083	0.655	0.496	3.381	4.265	1.676	1.5
IGU	FOS	SSP	F	Neop_curv	0.526	2.809	2.837	2.113	2.951	2.361	0.645	0.456	3.96	4.922	1.965	1.5
IGU	FOS	SSP	F	Neop_curv	0.516	2.561	2.49	1.855	2.661	2.097	0.556	0.437	3.494	4.43	1.777	1.5

JAG	FOD	SSP	F	Neop_curv	0.427	2.392	2.391	1.766	2.373	1.874	0.605	0.466	3.053	4.008	1.707	1.5
ILH	FOD	LAP	F	Neop_vil	0.551	2.965	2.913	2.062	2.945	2.188	0.831	0.581	3.792	4.852	2.042	1.5
ILH	FOD	LAP	F	Neop_vil	0.561	2.904	2.913	2.062	2.947	2.272	0.781	0.551	3.945	4.865	2.092	1.5
ILH	FOD	LAP	F	Neop_vil	0.551	2.903	2.933	2.062	2.843	2.23	0.781	0.531	3.791	4.933	2.062	1.5
VAL	FOD	LAP	F	Neop_vil	0.511	2.724	2.633	1.842	2.628	2.1	0.721	0.52	3.503	4.532	1.873	1.5
WG	FOS	MLP	F	Neop_ven	0.222	1.231	1.082	1.013	1.018	0.846	0.133	0.109	1.11	1.827	0.835	1.5
TAM	FOD	MLP	F	Neop_ven	0.252	1.114	1.181	0.866	1.395	0.85	0.351	0.227	1.495	1.979	0.862	2.5
TAM	FOD	MLP	F	Neop_ven	0.21	1.17	1.171	0.86	1.411	0.816	0.375	0.258	1.526	1.959	0.807	2.5
TAM	FOD	MLP	F	Neop_ven	0.224	1.194	1.149	0.874	1.403	0.823	0.327	0.227	1.511	1.943	0.83	2.5
TAM	FOD	MLP	F	Neop_ven	0.268	1.174	1.169	0.862	1.445	0.878	0.359	0.232	1.56	2.004	0.846	2.5
TAM	FOD	MLP	F	Neop_ven	0.247	1.174	1.149	0.854	1.384	0.808	0.319	0.224	1.453	1.986	0.798	2.5
PTN	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.22	1.319	1.087	0.875	1.213	0.815	0.224	0.159	1.4	2.193	0.903	1
PTN	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.269	1.384	1.164	0.932	1.298	0.872	0.26	0.163	1.482	2.334	0.968	1
VAL	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.216	1.412	1.148	0.912	1.29	0.832	0.22	0.151	1.48	2.281	0.936	1
UBA	FOS	SSP	F	Neop_buc	0.248	1.413	1.123	0.899	1.277	0.849	0.232	0.167	1.461	2.279	0.977	1
WG	FOS	SSP	F	Neop_buc	0.249	1.477	1.172	0.956	1.372	0.826	0.24	0.163	1.609	2.402	0.977	1
WG	FOS	SSP	F	Neop_buc	0.232	1.453	1.152	0.928	1.358	0.857	0.228	0.167	1.539	2.297	0.94	1
WG	FOS	SSP	F	Neop_buc	0.236	1.376	1.147	0.924	1.234	0.871	0.244	0.155	1.473	2.277	0.961	1
TAM	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.236	1.424	1.132	0.892	1.322	0.82	0.252	0.159	1.444	2.202	0.928	1
TAM	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.236	1.372	1.123	0.896	1.262	0.837	0.261	0.171	1.215	2.2	0.903	1
CAM	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.24	1.31	1.091	0.867	1.209	0.805	0.228	0.151	1.327	2.075	0.887	1
IGU	FOS	SSP	F	Neop_buc	0.244	1.435	1.19	0.994	1.44	0.951	0.212	0.155	1.672	2.502	1.014	1
TAM	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.265	1.315	1.095	0.883	1.192	0.806	0.228	0.138	1.395	2.185	0.903	1
TAM	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.236	1.42	1.135	0.924	1.308	0.823	0.236	0.151	1.453	2.235	0.928	1
TAM	FOD	SSP	F	Neop_buc	0.216	1.369	1.083	0.875	1.18	0.788	0.232	0.155	1.412	2.188	0.851	1

CAM	FOD	SSP	F	Neop_cav	0.42	1.884	1.829	1.209	1.884	1.298	0.515	0.405	2.164	3.049	1.204	1.5
VAL	FOD	SSP	F	Neop_cav	0.373	1.849	1.804	1.184	1.895	1.262	0.5	0.41	2.142	2.966	1.304	0
IGU	FOS	LEP	F	Neop_cre	0.27	1.379	1.269	0.91	1.301	0.871	0.255	0.31	1.433	2.139	0.925	1.5
NP	FOD	LAP	F	Neop_inv	0.526	2.677	2.572	1.911	2.525	1.8	0.602	0.425	3.343	4.189	1.741	1.5
CAM	FOD	LAP	F	Neop_inv	0.538	2.717	2.686	2.036	2.582	2.012	0.629	0.445	3.374	4.265	1.885	1.5
UBA	FOS	SSP	F	Neop_lat	0.404	1.808	1.792	1.282	1.599	1.164	0.424	0.344	1.97	2.83	1.201	1.5
IGU	FOS	SSP	F	Neop_lat	0.394	1.963	1.989	1.479	1.978	1.478	0.439	0.353	2.477	3.304	1.322	1.5
IGU	FOS	SSP	M	Neop_lat	0.429	1.975	2.095	1.55	1.928	1.572	0.4643	0.379	2.552	3.682	1.46	1.5
IGU	FOS	SSP	F	Neop_lat	0.462	1.95	1.992	1.473	2.065	1.531	0.462	0.384	2.493	3.351	1.39	1.5
IGU	FOS	SSP	F	Neop_lat	0.394	1.974	1.948	1.443	1.87	1.349	0.424	0.318	2.252	2.997	1.323	1.5
WG	FOS	LEP	F	Neop_str	0.416	1.839	1.839	1.382	1.831	1.336	0.312	0.447	2.218	3.046	1.362	3
WG	FOS	LEP	F	Neop_str	0.327	1.642	1.731	1.304	1.731	1.186	0.317	0.38	2.071	2.633	1.217	3
WG	FOS	LEP	F	Neop_str	0.364	1.673	1.792	1.351	1.876	1.318	0.307	0.41	2.133	2.839	1.288	3
IGU	FOS	SST	F	Neop_lae	0.39	1.757	1.496	1.026	1.339	1.054	0.407	0.289	1.587	2.847	1.191	1.5
TAM	FOD	SST	F	Neop_lae	0.353	1.716	1.405	0.935	1.221	0.977	0.385	0.288	1.545	2.814	1.111	1.5
JAG	FOD	LEP	F	Neop_mag	0.706	2.91	2.918	2.402	2.311	1.892	0.571	0.412	2.992	4.345	2.291	2.5
VAL	FOD	LEP	F	Neop_mag	0.69	3.013	2.918	2.442	2.243	1.832	0.563	0.381	2.881	4.136	2.221	2.5
IGU	FOS	LEP	F	Neop_mag	0.706	2.974	2.974	2.53	2.338	1.849	0.587	0.428	2.985	4.372	2.276	2.5
VAL	FOD	LEP	F	Neop_mag	0.643	2.91	2.862	2.41	2.276	1.867	0.571	0.428	2.909	4.234	2.189	2.5
JAG	FOD	LEP	F	Neop_mag	0.658	2.928	2.878	2.411	2.31	1.805	0.531	0.381	2.975	4.176	2.213	2.5
UBA	FOS	LEP	F	Neop_mag	0.761	3.507	3.568	2.997	2.758	2.11	0.618	0.484	3.631	4.902	2.68	2.5
UBA	FOS	LEP	F	Neop_mag	0.841	3.695	3.671	3.076	2.815	2.317	0.674	0.484	3.75	5.217	2.823	2.5
JAG	FOD	LASP	F	Neop_uni	0.359	1.598	1.63	1.197	1.635	1.146	0.432	0.301	1.952	2.688	1.165	1.5
TAM	FOD	LASP	F	Neop_uni	0.374	1.84	1.862	1.392	1.922	1.293	0.432	0.343	2.22	2.966	1.281	1.5
TAM	FOD	SSP	F	Neop_con	0.259	1.109	1.064	0.829	1.187	0.701	0.288	0.178	1.248	1.628	0.838	2.5

TAM	FOD	SSP	F	Neop_con	0.303	1.057	1.124	0.845	1.224	0.768	0.316	0.206	1.263	1.718	0.866	2.5
TAM	FOD	SPP	F	Neop_con	0.279	1.069	1.036	0.793	1.158	0.711	0.275	0.194	1.192	1.603	0.789	2.5
CAM	FOD	SSP	F	Neop_con	0.235	1.015	0.998	0.777	1.131	0.676	0.268	0.169	1.16	1.551	0.704	2.5
IGU	FOS	SPP	F	Neop_con	0.291	1.161	1.201	0.925	1.358	0.82	0.32	0.212	1.394	1.808	0.869	2.5
IGU	FOS	SSP	F	Neop_con	0.239	1.081	1.129	0.861	1.233	0.769	0.296	0.176	1.298	1.633	0.805	2.5
IGU	FOS	SPP	F	Neop_con	0.287	1.149	1.185	0.893	1.306	0.761	0.316	0.208	1.402	1.76	0.861	2.5
NP	FOD	SSP	F	Neop_con	0.235	1.041	1.057	0.801	1.179	0.709	0.272	0.176	1.155	1.567	0.777	2.5
NP	FOD	SPP	F	Neop_con	0.252	1.034	1.045	0.817	1.123	0.695	0.26	0.176	1.168	1.556	0.769	2.5
NP	FOD	SSP	F	Neop_con	0.248	0.997	1.009	0.769	1.064	0.701	0.268	0.172	1.116	1.496	0.745	2.5
NP	FOD	SPP	F	Neop_con	0.261	0.966	1.029	0.821	1.082	0.681	0.264	0.16	1.1	1.548	0.769	2.5
NP	FOD	SSP	F	Neop_con	0.257	1.011	1.001	0.765	1.136	0.641	0.256	0.168	1.134	1.479	0.717	2.5
NP	FOD	SPP	F	Neop_con	0.228	0.989	1.025	0.781	1.109	0.689	0.256	0.18	1.122	1.521	0.728	2.5
ILH	FOD	SSP	F	Neop_con	0.236	1.073	1.089	0.841	1.179	0.736	0.288	0.192	1.238	1.655	0.793	2.5
ILH	FOD	SPP	F	Neop_con	0.268	1.146	1.141	0.857	1.228	0.755	0.292	0.192	1.298	1.689	0.845	2.5
ILH	FOD	SSP	F	Neop_con	0.316	1.125	1.126	0.889	1.18	0.773	0.28	0.184	1.242	1.702	0.846	2.5
ILH	FOD	SPP	F	Neop_con	0.312	1.214	1.221	0.905	1.29	0.783	0.316	0.216	1.371	1.852	0.885	2.5
ILH	FOD	SSP	F	Neop_con	0.281	1.249	1.25	0.901	1.342	0.793	0.324	0.244	1.394	1.843	0.937	2.5
ILH	FOD	SPP	F	Neop_con	0.312	1.178	1.181	0.917	1.288	0.787	0.292	0.196	1.337	1.767	0.897	2.5
CAM	FOD	SSP	F	Neop_con	0.248	1.078	1.025	0.789	1.158	0.681	0.28	0.172	1.201	1.574	0.713	2.5
CAM	FOD	SPP	F	Neop_con	0.185	0.993	0.981	0.749	1.127	0.686	0.276	0.192	1.18	1.484	0.676	2.5
CAM	FOD	SSP	F	Neop_con	0.204	1.022	0.977	0.769	1.123	0.657	0.252	0.164	1.153	1.454	0.685	2.5
CAM	FOD	SPP	F	Neop_con	0.224	1.022	1.033	0.793	1.104	0.674	0.276	0.196	1.117	1.467	0.761	2.5
VAL	FOD	SSP	F	Neop_con	0.216	1.045	1.033	0.793	1.067	0.672	0.272	0.18	1.1	1.502	0.761	2.5
VAL	FOD	SPP	F	Neop_con	0.232	0.925	1.029	0.793	1.152	0.741	0.268	0.18	1.185	1.531	0.733	2.5
VAL	FOD	SSP	F	Neop_con	0.244	1.029	1.029	0.797	1.098	0.657	0.268	0.168	1.108	1.568	0.777	2.5

WG	FOS	SPP	F	Neop_con	0.228	1.033	1.049	0.833	1.15	0.705	0.248	0.172	1.174	1.538	0.773	2.5
WG	FOS	SSP	F	Neop_con	0.232	1.053	1.093	0.849	1.189	0.698	0.268	0.188	1.224	1.547	0.801	2.5
WG	FOS	SPP	F	Neop_con	0.261	1.057	1.093	0.853	1.164	0.745	0.28	0.18	1.191	1.609	0.813	2.5
WG	FOS	SSP	F	Neop_con	0.248	1.113	1.057	0.809	1.169	0.684	0.268	0.188	1.22	1.554	0.781	2.5
WG	FOS	SPP	M	Neop_con	0.208	1.013	1.009	0.781	1.106	0.678	0.24	0.156	1.137	1.564	0.708	2.5
PTN	FOD	SSP	F	Neop_con	0.24	0.982	1.029	0.789	1.091	0.664	0.276	0.184	1.137	1.521	0.769	2.5
ITA	FES	SPP	F	Neop_con	0.308	1.209	1.189	0.921	1.275	0.734	0.32	0.212	1.309	1.755	0.897	2.5
ITA	FES	SSP	M	Neop_con	0.256	1.133	1.133	0.861	1.269	0.755	0.304	0.18	1.26	1.646	0.837	2.5
ITA	FES	SPP	F	Neop_con	0.296	1.121	1.149	0.865	1.242	0.759	0.296	0.208	1.276	1.657	0.841	2.5
ITA	FES	SSP	F	Neop_con	0.268	1.185	1.193	0.897	1.303	0.763	0.308	0.192	1.302	1.758	0.897	2.5
ITA	FES	SPP	F	Neop_con	0.308	1.214	1.193	0.913	1.307	0.777	0.296	0.196	1.31	1.791	0.897	2.5
UBA	FOS	SSP	F	Neop_con	0.228	1.017	1.053	0.817	1.109	0.708	0.256	0.168	1.19	1.557	0.745	2.5
UBA	FOS	SPP	F	Neop_con	0.268	1.085	1.097	0.865	1.143	0.706	0.256	0.172	1.155	1.56	0.793	2.5
JAG	FOD	SSP	F	Neop_con	0.248	1.053	1.045	0.809	1.079	0.703	0.264	0.172	1.076	1.544	0.761	2.5
JAG	FOD	SPP	F	Neop_con	0.208	0.978	0.977	0.753	1.134	0.662	0.276	0.176	1.13	1.51	0.717	2.5
JAG	FOD	SSP	F	Neop_con	0.224	1.013	0.981	0.741	1.103	0.72	0.292	0.196	1.156	1.473	0.704	2.5
VAL	FOD	MLP	F	Neop_sch	0.233	1.366	1.313	0.953	1.724	1.023	0.38	0.27	1.78	2.209	0.867	2.5
IGU	FOS	MLP	F	Neop_sch	0.217	1.309	1.337	0.961	1.698	0.959	0.278	0.372	1.818	2.257	0.843	2.5
UBA	FOS	MLP	F	Neop_sch	0.258	1.321	1.333	0.953	1.683	0.994	0.389	0.278	1.845	2.265	0.867	2.5
UBA	FOS	MLP	M	Neop_sch	0.266	1.485	1.452	1.01	1.806	1.034	0.434	0.327	2.001	2.51	0.979	2.5
TAM	FOD	LEP	F	Neop_glo	0.479	2.283	2.119	1.509	2.324	1.591	0.56	0.465	2.685	3.725	1.572	1.5

*Medidas contínuas, unidades em milímetros (mm)

** Fitofisionomia classificada de acordo com Veloso et al. (1991).

Veloso H.P., Rangel Filho A.L.R., Lima J.C.A. (1991). Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, RJ. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 124 pp.

Manuscrito para apreciação

O manuscrito intitulado: “Uso de diferentes resoluções taxonômicas e funcionais como substitutos da diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em remanescentes de Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil”, se destina à submissão para o periódico *Forest Ecology and Management*.

Uso de diferentes resoluções taxonômicas e funcionais como substitutos da diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em remanescentes de Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil

Roberta de Jesus Santos^{1,4}, Elmo Borges de Azevedo Koch^{2,4} & Jacques Hubert Charles Delabie^{3,4}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado, km 16, 45662-900, Ilhéus-BA, Brazil, e-mail: beta.biologia@gmail.com; ²Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Departamento de Ecologia, Natal-RN; ³de Ciências Agrárias e Ambientais, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus-BA, Brazil; ⁴Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau, CEPLAC, Ilhéus-BA, Brazil.

Resumo

Pesquisas biológicas concentradas na compreensão de padrões ecológicos e na promoção de estratégias de conservação geralmente utilizam o nível específico como uma das principais resoluções taxonômicas. No entanto, os inventários da biodiversidade são caros, exigem tempo e especialistas para identificar as espécies, principalmente em estudos realizados em biomas e com grupos de organismos hiperdiversos, tais como as formigas. O uso de resoluções taxonômicas mais elevadas como substitutos da diversidade taxonômica e funcional pode ser uma alternativa eficaz para as pesquisas que envolvam inventários mirmecológicos em várias escalas. Assim, o objetivo deste estudo foi testar diferentes resoluções como substitutos eficazes para as diversidades taxonômica e funcional de comunidades de formigas de serapilheira e epigeias em 11 remanescentes de Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil. Para isso, utilizamos um banco de dados de formigas previamente coletadas em cada paisagem, na qual oito parcelas foram amostradas com uso de armadilhas *pitfall*, amostras de serapilheira e Winkler. Medimos o grau de congruência entre os dados em nível específico e testamos subfamília, gênero, taxa indicador e resolução intermediária, como resoluções substitutas potenciais para diversidades taxonômica e funcional (com exceção de subfamília). Usamos o teste de Mantel para investigar a correlação entre as matrizes de dissimilaridade de locais calculadas com a resolução das espécies e todas as outras resoluções. As diferenças em como cada matriz substituta previu a matriz de espécies entre os locais, medidas pelos coeficientes de correlação de Mantel, foram testadas por meio de uma análise de variância. O banco de dados utilizado reúne 350 espécies/morfoespécies de formigas distribuídas em 67 gêneros e nove subfamílias que foram identificadas e classificadas em 27 grupos funcionais. As resoluções subfamília e gênero foram consideradas como substitutos inaceitáveis para a diversidade taxonômica, e taxa indicador não aceitável como substituto para diversidade funcional. Taxa indicador e resolução intermediária foram tidas como substitutos taxonômicos excelentes. Ao considerar a composição das espécies, o gênero foi considerado um substituto aceitável; resolução intermediária foi classificada como substituto bom. Para a riqueza e composição dos grupos funcionais, a resolução intermediária e o gênero foram classificados como substitutos excelentes. Nossos resultados demonstram que o uso de resoluções substitutas para a diversidade de formigas, tais como gênero, taxa indicador ou

resolução intermediário, representam uma alternativa eficiente no contexto de limitações humanas e financeiras na caracterização da mirmecofauna em escala de paisagem. A obtenção de um bom substituto permite analisar a diversidade biológica, além de também reduzir os custos associados a análises taxonômicas precisas, ou o tempo gasto para fazê-lo.

Palavras-chave: Invertebrados; suficiência taxonômica; Grupos funcionais; resolução substituta.

1. Introdução

Inventários de biodiversidade são importantes nas pesquisas biológicas para a elucidação de questões científicas, bem como para a compreensão de padrões de distribuição de espécies. São cruciais também para delimitar planos de manejo e conservação de espécies (Fisher, 1999). Tais levantamentos de biodiversidade, além de serem onerosos, requerem tempo e profissionais dedicados à identificação de organismos, visto que, frequentemente, o nível específico é a principal resolução taxonômica usada, ou pelo menos almejada (Whittaker et al., 2005; Favreau et al., 2006). Uma das estratégias para amenizar esses impasses é a utilização de substitutos ou de uma resolução taxonômica menos precisa, tal como gênero e subfamília. Essas unidades taxonômicas são mais elevadas, mais fáceis e rapidamente identificadas quando comparados com resoluções taxonômicas mais finas (Souza & Fernandes, 2021). Tais substitutos são aceitáveis quando refletem os padrões que *a priori* seriam encontrados, caso os organismos fossem identificados de forma mais precisa (Souza et al., 2016).

Com o uso de substitutos, é possível monitorar e realizar uma rápida avaliação da biodiversidade, bem como extrapolar o padrão de riqueza do grupo estudado ou informações sobre outros taxa não efetivamente avaliados em um levantamento de biodiversidade (Gaston & Williams, 1993; Oliver & Beattie 1993; Andersen, 1995; Margules & Pressey, 2000; Lindenmayer & Likens, 2011). Nesse sentido, o uso desses substitutos de diversidade é uma alternativa especialmente interessante em ambientes tropicais megadiversos, como a Mata Atlântica, no qual as ações de coleta e identificação das espécies são mais complexas, devido à grande biodiversidade do bioma. Isso se faz necessário, por exemplo, numa situação de escassez de tempo e de capacidade taxonômica (Moreno et al., 2008; Groc et al., 2010), em que o uso de substitutos de diversidade pode contribuir para o entendimento do estado de conservação do ambiente de maneira mais rápida e prática.

A Mata Atlântica é um dos hotspots de biodiversidade mundial, com alta taxa de endemismo e riqueza de espécies (Myers et al., 2000; Conservation International, 2021). Historicamente, as mudanças no uso da terra promovidas pelas atividades humanas têm afetado o bioma e contribuído para os processos de fragmentação e perda de habitat, que constituem sérias ameaças à biodiversidade (Myers et al., 2000; Ribeiro et al., 2009, 2011; Zachos & Habel, 2011). Assim, a aplicação de substitutos pode ser útil em estudos de avaliação e monitoramento da

influência das alterações humanas em fragmentos remanescentes da Mata Atlântica e de organismos hiperdiversos (como as formigas, por exemplo). Formicídeos que apresentam gêneros com elevada riqueza de espécies [por exemplo, *Pheidole* (vide Wilson, 2003) ou *Camponotus*] ou grupos cuja taxonomia revela dificuldades na discriminação de espécies muito próximas morfologicamente (por exemplo, gêneros *Hypoponera*, *Nylanderia*, *Dorymyrmex*) nem sempre são fáceis ou viáveis para serem identificadas em nível específico, mesmo por especialistas (Groc et al., 2010).

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são invertebrados considerados bioindicadores de qualidade ecológica por responderem prontamente às várias mudanças ambientais provocadas por atividades humanas (Andersen & Majer, 2004; Underwood & Fisher, 2006; Philpott et al., 2010; Tiede et al., 2017). Esses organismos também desempenham funções ecológicas essenciais, como controle populacional de artrópodes, dispersão de sementes e ciclagem de nutrientes, e atuam como engenheiros de ecossistemas (Folgarait, 1998; Del Toro et al., 2012).

Embora a importância das formigas na provisão de serviços ecossistêmicos seja evidenciada em diversos estudos, ainda são poucos os que avaliaram o uso de substitutos englobando a diversidade taxonômica (Andersen, 1995; Groc et al., 2010; Leal et al., 2010; Souza et al., 2016, 2018; Gutiérrez et al., 2017; Souza & Fernandes, 2021) e a diversidade funcional (ou seja, um componente da biodiversidade que influencia o funcionamento ecossistêmico), além de avaliar a eficiência de resoluções taxonômicas e funcionais na previsão do padrão da diversidade de formigas (Tilman, 1997; Koch et al., 2019, 2021). Vale ressaltar que é possível que as idiosincrasias do táxon, do ambiente e da escala espacial contribuam para a obtenção de resultados contrastantes referentes a eficiência de substitutos na extrapolação de padrões de diversidade, por isso os pontos supracitados devem ser considerados (Andersen, 1995; Fisher, 1999; Hess et al., 2006; Vasconcelos et al., 2014).

Hipotetizamos que: a) em nível de espécie, o melhor substituto é o gênero, que é considerado um substituto plausível (Souza et al., 2018; Gutierrez et al., 2017) e (b) em nível de grupo funcional, o melhor substituto é a resolução intermediária, tal como definido por Koch et al. (2021), capazes de prever informações sobre a riqueza e composição de espécies de formigas. Por isso, realizamos um estudo em escala de paisagem para avaliar o uso de diferentes resoluções como substitutos para a mensuração direta da diversidade taxonômica e funcional de formigas em

11 fragmentos remanescentes de Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil. Em particular, pretendemos avaliar e comparar o uso e o desempenho de quatro diferentes níveis de resoluções como substitutas para o nível de espécie/morfoespécies de formigas de serapilheira e epigeias em remanescentes florestais de Mata Atlântica.

2. Materiais e métodos

2.1. Região de estudo e desenho amostral

As localidades estudadas foram selecionadas com base no mapa de remanescentes da Mata Atlântica de 2008 editado pela Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE, Brasil) (ver Rigueira et al., 2013; Santos et al., 2017). Para este estudo, 11 remanescentes florestais foram amostrados, distribuídos em diferentes regiões do bioma Mata Atlântica (doravante denominadas Paisagens Florestais) no estado da Bahia (Fig. 1). Em cada paisagem florestal (Apêndice A, Tabela S1), as formigas foram coletadas em oito diferentes pontos de amostragem (parcelas). As paisagens florestais foram amostradas de 2011 a 2012, e a sequência de amostragem por local foi aleatória.

2.2. Coleta das formigas

As formigas foram coletadas com o uso de armadilhas de queda (“pitfall traps”) e amostras de 1m² de serapilheira associadas à utilização do extrator de Winkler (Bestelmeyer et al., 2000; Delabie et al., 2021). Em cada parcela, foram dispostos 10 pontos amostrais ao longo de um transecto em intervalos de 10 metros. Em cada ponto quatro armadilhas de queda (potes plásticos de 500 ml e 15 cm de altura, preenchidas com 150 ml de álcool a 90%, com a finalidade de conservar as formigas) foram instaladas, dispostas em forma de Y, conectadas por uma faixa de lona rente ao solo. As armadilhas do tipo *pitfall* ficaram em campo por cinco dias, sendo vistoriadas para acompanhamento e complementação da quantidade de álcool a cada dois dias. As 40 armadilhas de cada transecto foram combinadas para formar uma única amostra. As amostras de serapilheira foram coletadas em quatro pontos do transecto, equidistantes 20 metros, e foram posteriormente colocadas no extrator de Winkler, por 48 horas (Mais detalhes ver Santos et al., 2017). Um total de 87 (11 localidades x oito parcelas (Valença apresenta apenas sete

parcelas, um ponto perdido) amostras de formigas capturadas com armadilhas de queda foram obtidas.

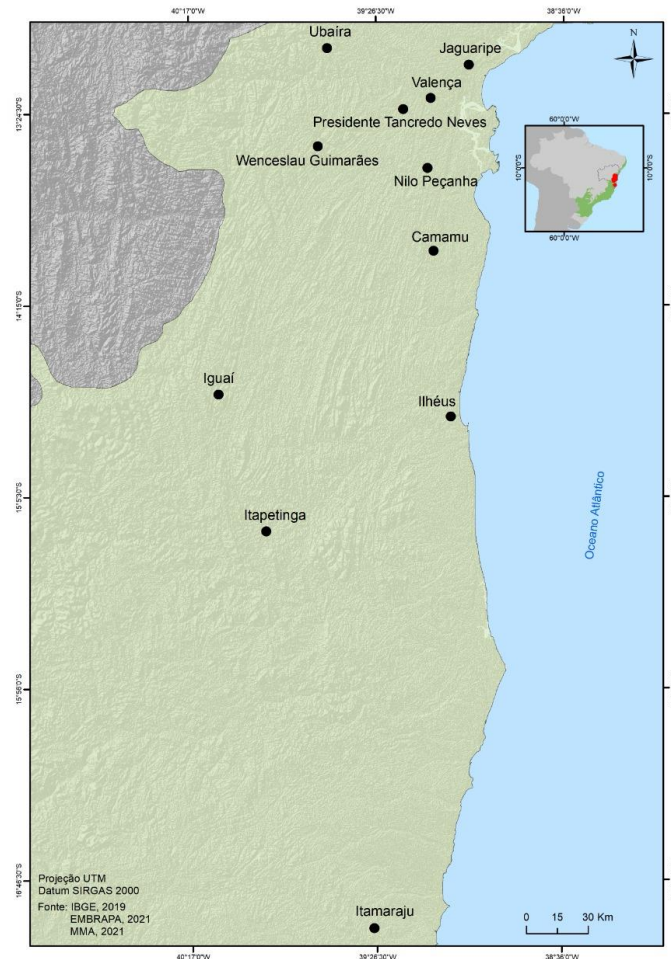


Fig. 1. Áreas remanescentes de Mata Atlântica amostrados no estado da Bahia, Brasil.

2.3. Métricas substitutas taxonômicas

A lista das espécies está disponível em Santos et al., 2017, e com esse estudo, pretendemos testar uma metodologia que possa facilitar também, o trabalho de parataxonomistas, que podem ser definidos como indivíduos responsáveis pela coleta, preparação e identificação de espécimes em unidades taxonômicas reconhecíveis (Nipperess et al., 2008). Para avaliar as diferentes resoluções como possíveis substitutos para espécies/morfoespécies de formigas (doravante denominadas espécies), reduzimos a resolução taxonômica classificando as formigas

para o nível de: (i) subfamília; (ii) gênero; e (iii) taxa indicador, que é um subconjunto selecionado de gêneros com base em determinados critérios mencionados abaixo (detalhes em Lawton et al., 1998; Lindenmayer & Likens, 2011). Estes últimos se baseiam no pressuposto de que certos gêneros podem ser bons substitutos de todas as espécies de formigas em certos ambientes (Andersen, 1995). Consideramos taxa indicador aqueles gêneros que atendiam aos seguintes critérios, a saber: (a) o indicador deve ter pelo menos uma espécie presente em um mínimo de 34 (cerca de 40%) dos 87 pontos de amostragem; (b) deve ter pelo menos oito espécies registradas considerando todos os pontos de amostragem e 11 paisagens agrupadas; e (c) deve ser de fácil identificação a partir de caracteres morfológicos. Dos 67 gêneros obtidos no estudo, aqueles que atendem aos critérios estabelecidos foram *Apterostigma*, *Camponotus*, *Crematogaster*, *Cyphomyrmex*, *Gnamptogenys*, *Neoponera*, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, *Pheidole* e *Strumigenys*. Por fim, (iv) testamos a resolução intermediária (conhecida por método de nível misto, que foi proposto por Groc et al., 2010). Essa combina dois níveis diferentes de identificação, com parte da assembleia identificada ao nível da espécie (ou seja, todos os membros dos 10 gêneros indicadores) e a parte restante das assembleias de formigas identificada em nível do gênero.

2.4. Métricas substitutas funcionais: resoluções de grupos funcionais de formigas

Exceto para o nível de subfamília, os mesmos níveis substitutos potenciais também foram testados como preditores do número de grupos funcionais (GFs) encontrados por local. Não consideramos o nível da subfamília porque a variação nas funções ecológicas entre os táxons é muito variada dentro de uma subfamília. Para substitutos funcionais, as análises foram realizadas usando a classificação mais específica proposta por Koch et al. (2019). Esta classificação usa aspectos mais detalhados da biologia das formigas, como informações de história natural, distribuição de micro-habitat, tamanho do olho, tamanho do corpo e forma; agrupando-as de acordo com sua biologia e estilos de vida potencialmente semelhantes. As formigas (espécie ou gênero) são classificadas em um dos seguintes grupos funcionais: formigas de correição; arborícola onívora; arborícola onívora com “status” de peste; arborícola/solo onívora; predadoras dacetíneas; dependente exclusivo de homópteros; cultivadora de fungos de coral; cultivadora de fungos superiores generalizados; cultivadora de fungos cortadeira de folhas; cultivadora de

fungos inferiores; cultivadora de levedura de fungos; predadora generalista arborícola tamanho grande/médio; onívora epigeica de tamanho grande/tamanho médio; predadora generalista epigeico de tamanho grande; onívora hipogeica/serapilheira de tamanho médio; predadora generalista serapilheira/hipogeica de tamanho médio; onívora epigeica/serapilheira/hipogeica de tamanho pequeno; predadora generalista epigeica/serapilheira/hipogeica de tamanho pequeno (Apêndice A, Tabela S1).

2.5. Análises estatísticas

Para indicar a eficiência do substituto tomamos como referência os valores, que são a percentagem de variação na riqueza total de espécies explicado pela resolução substituta propostos originalmente por Leal et al. (2010) e tal parâmetro tem sido usado em outros estudos que avaliaram resoluções substitutas para formigas (Souza et al., 2016, Koch et al. 2021). A resolução substituta foi considerada com base nos valores r ou r^2 obtidos: 'excelente' se previu $\geq 80\%$ da variação encontrada nos dados reais de nível de espécie; 'Bom' se previu $\geq 70\%$ e $< 80\%$ de variação; 'Aceitável' se previu $\geq 60\%$ e $< 70\%$ de variação; e 'não aceitável' se previu $< 60\%$ de variação.

2.5.1. Substitutos para riqueza de espécies e riqueza de grupos funcionais

A fim de avaliar se o número de táxons substitutos é um bom preditor da riqueza de espécies comparamos o número de espécies de formigas por sítio com o número de taxa substitutos considerando os diferentes níveis de substitutos (número de subfamílias, gêneros, taxa indicador e resolução intermediária por local) usando uma série de regressões lineares (separadamente para cada nível substituto possível). Além disso, comparamos o número de grupos funcionais de formigas com o número de táxons substitutos considerando os diferentes níveis substitutos (gêneros, taxa indicador e resolução intermediária) também usando regressões lineares (separadamente para cada nível substituto possível). Para essas análises, consideramos cada uma das 11 paisagens florestais como as unidades de análise.

2.5.2. Substitutos para a composição das assembleias e composição dos grupos funcionais de formigas

Para cada local e considerando todos os oito pontos amostrais, uma planilha taxonômica totalmente resolvida (ver Santos et al., 2017), baseada em espécies e morfoespécies de formigas foi utilizada para produzir uma planilha taxonômica em dois níveis - gênero e subfamília. Além disso, conforme já detalhado, também organizamos a planilha para considerar taxa indicador e resolução intermediária. Assim, foram construídas cinco planilhas de composição das diferentes resoluções substitutas para cada site.

Em seguida, calculamos uma matriz da comunidade considerando cada resolução e posteriormente foi calculada a similaridade de cada resolução substituta com a matriz de espécies para cada planilha diferente. Usamos o índice de Jaccard (Rohlf, 1989), um dos índices de similaridade mais usados para avaliar a similaridade composicional de assembleias de espécies (Manthey & Fridley, 2009). Nós nos concentramos na diversidade beta neste estudo. Medidas de diversidade beta são recomendadas para comparar grupos de amostras por táxon (Groc et al., 2010). A diversidade beta é frequentemente calculada usando índices de sobreposição de espécies entre pares de amostras. Usamos o teste de Mantel (Mantel, 1967) para correlacionar a matriz de dissimilaridade de espécies com a de cada diferente substituto avaliado (subfamília, gênero, taxa indicador e resolução intermediária) considerando cada local. O teste de Mantel calcula a semelhança entre duas matrizes de distância, aqui utilizando o método de correlação de Pearson. A significância estatística dos testes de Mantel foi calculada a partir de 5.000 permutações. Posteriormente, avaliamos se há uma diferença em quanto cada matriz dos diferentes táxons substitutos previu a matriz de espécies (representada pelos coeficientes de correlação de Pearson) usando uma análise de variância (ANOVA) com medidas repetidas, seguida pelo teste de múltiplos intervalos de Tukey. Nessa análise, a variável dependente foi o valor do coeficiente de correlação de Mantel e a variável independente foi o tipo de resolução substituta, considerando o local como um fator aleatório. Usamos ANOVA de medidas repetidas para considerar qualquer possível autocorrelação residual dentro dos sites.

As mesmas análises foram realizadas considerando a composição dos grupos funcionais. Subsequentemente, testamos o quanto cada matriz das diferentes métricas previu a matriz de grupo funcional usando uma ANOVA de medidas repetidas. Nessa análise, a variável dependente

foi o valor do coeficiente de correlação de Mantel e a variável independente foi o tipo de resolução substituta, considerando o local como um fator aleatório. Todas as análises foram realizadas no software R v. 3.6.1 (R Development Core Team, 2019). Todas as suposições dos testes realizados foram testadas e obedecidas. Os pacotes “ggplot2” (Wickham, 2016) e “vegan” (Oksanen et al., 2018) foram usados.

3. Resultados

3.1 Comunidade de formigas

Foi registrado um total de 350 espécies de formigas, pertencentes a 67 gêneros e nove subfamílias: Myrmicinae (51,2% das espécies), Ponerinae (23,3%), Formicinae (11%), Ectatomminae (6%), Dolichoderinae (4,2%), Dorylinae (2,2%), Pseudomyrmex (1,1%), Amblyoponinae e Heteroponerinae (0,5% cada). Os gêneros com maior representatividade em todo o estudo foram *Pheidole* (58 espécies registradas), *Camponotus* (26), *Neoponera* (15), *Strumigenys* (13), *Crematogaster*, *Hypoponera* (12 cada), *Gnamptogenys*, *Solenopsis* (11 cada), *Apterostigma* (nove espécies), *Cyphomyrmex*, *Nylanderia*, *Odontomachus*, *Pachycondyla* e *Pseudomyrmex* (com oito espécies cada) (Apêndice A, Tabela S1).

O número de espécies registradas de acordo com as paisagens estudadas variou de 68 a 179. As espécies de estudo foram classificadas em um total de 27 grupos funcionais. O número de grupos funcionais registrados de acordo com as paisagens estudadas variou de 18 a 23. O número total de táxons classificados como taxa indicador e resolução intermediária foram 168 e 225, respectivamente (Apêndice A, Tabela S1).

3.2 Substitutos para a riqueza taxonômica de formigas

As diferentes resoluções substitutas avaliadas foram capazes de prever a variação na riqueza de espécies, com o r^2 variando de 0,395 até 0,980 (Fig. 2). As resoluções em nível da subfamília ($y = 0,0116x + 6,152$; $r^2 = 0,395$; $P = 0,038$; Fig. 2a) e gênero ($y = 0,1368x + 23,058$; $r^2 = 0,443$; $P = 0,025$; Fig. 2b) foram classificadas como substitutos não aceitáveis para a riqueza de formigas. As resoluções taxa indicador ($y = 0,4876x + 1,1194$; $r^2 = 0,917$; $P < 0,001$; Fig. 2c) e resolução intermediária ($y = 0,6577x + 10,891$; $r^2 = 0,980$; $P < 0,001$; Fig. 2d) foram

classificadas como excelentes substitutas para avaliar a riqueza de formigas.

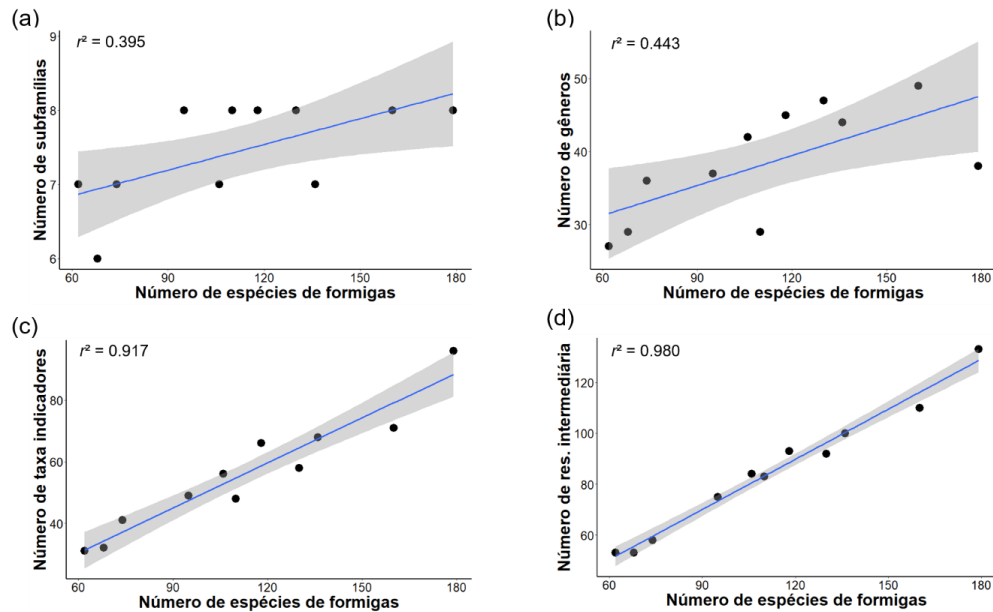


Fig. 2. Relações entre o número de espécies de formigas e o número de táxons para os quatro substitutos taxonômicos nos 11 locais de estudo. (a) subfamília, (b) gênero, (c) taxa indicadores e (d) resolução intermediária.

3.3 Substitutos para a composição taxonômica da assembleia de formigas

Os valores das correlações entre as matrizes de composição de espécies e as matrizes de composição substitutas e os valores p para cada uma das 11 paisagens florestais são apresentados na Tabela 1. Todos os coeficientes de correlação individuais para as resoluções em nível de gênero e taxa indicadores foram significativos. Para a resolução em nível de subfamília somente três coeficientes de correlação (ou seja, comparações par a par) foram significativos. Somente um coeficiente de correlação para a resolução intermediária foi significativo (Tabela 1).

Foram observadas diferenças significativas nos coeficientes de correlação de Mantel entre as diferentes resoluções substitutas avaliadas ($F_{3,40} = 23,69$; $p < 0,001$) (Fig. 3). De acordo com o teste de Tukey, as resoluções em nível de subfamília e intermediária apresentaram coeficientes de correlação médios mais baixos e não apresentam diferenças entre elas (Tukey, $p > 0,05$), enquanto a resolução que apresentou, em média os maiores valores foi taxa indicador, seguido pela resolução em nível de gênero (Tukey, $p < 0,001$; Fig. 3). Os maiores valores de correlações de Mantel entre a composição da assembleia de formigas com as resoluções substitutas foram

obtidos para as resoluções taxa indicador (média \pm desvio padrão = $0,743 \pm 0,08$) e gênero ($0,619 \pm 0,14$), classificadas, respectivamente como bom e aceitável substitutas para a composição de espécies formigas. As outras resoluções avaliadas foram classificadas como não aceitáveis.

Tabela 1. Valores dos coeficientes de correlação de Mantel para comparações entre matrizes de espécies e os vários esquemas substitutos para cada um dos 11 locais estudados. As correlações significativas (pelo menos a $p < 0,05$) são destacadas em negrito.

Local	Subfamília	Gênero	Taxa indicador	Resolução intermediária
Camacã	0,091	0,446	0,67	0,464
Iguaí	0,09	0,515	0,795	0,137
Ilhéus	0,074	0,651	0,772	0,35
Itapetinga	0,444	0,683	0,68	0,335
Jaguaripe	0,914	0,936	0,857	0,126
Nilo Peçanha	0,014	0,669	0,82	0,145
Presidente Tancredo Neves	0,049	0,694	0,751	0,504
Itamarajú	0,081	0,431	0,549	0,159
Ubaíra	0,038	0,65	0,754	0,14
Valença	0,186	0,456	0,708	0,219
Wenceslau Guimarães	0,481	0,683	0,826	0,071
Média \pm desvio padrão	0,223 \pm 0,28	0,619 \pm 0,14	0,743 \pm 0,08	0,241 \pm 0,15

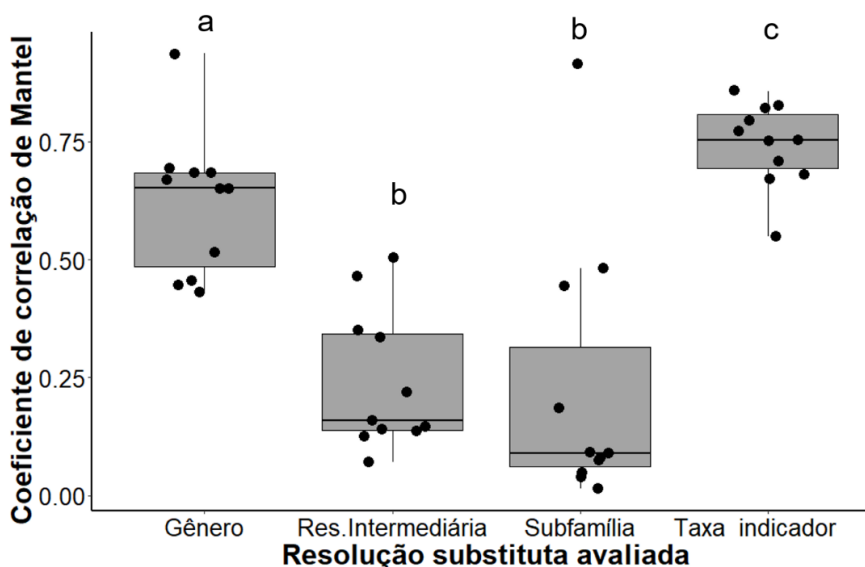


Fig. 3. Correlações entre a dissimilaridade em matrizes de composição de espécies e a dissimilaridade em matrizes de composição substitutas (médias \pm desvio padrão) usando quatro substitutos para a diversidade taxonômica de formigas. As diferentes letras acima das barras SD representam diferenças significativas entre os substitutos, cujos valores estão disponíveis na Tabela 1.

3.4 Substitutos para a riqueza funcional (de grupos funcionais) de formigas

As diferentes resoluções substitutas avaliadas foram capazes de prever a variação no número de grupos funcionais de formigas, com o r^2 variando de 0,403 até 0,901 (Fig. 4). Os menores valores foram observados para a resolução taxa indicador ($y = 0,05757x - 1,5296$; $r^2 = 0,403$; $P = 0,036$; Fig. 4b), classificada como uma resolução substituta inadequada para a número prever o número de grupos funcionais. As resoluções gênero ($y = 0,8882x - 0,2171$; $r^2 = 0,901$; $P < 0,001$; Fig. 4a) e resolução intermediária ($y = 0,9934x - 0,9539$; $r^2 = 0,847$; $P < 0,001$; Fig. 4c) foram classificadas como excelentes resoluções substitutas para avaliar o número de grupos funcionais de formigas.

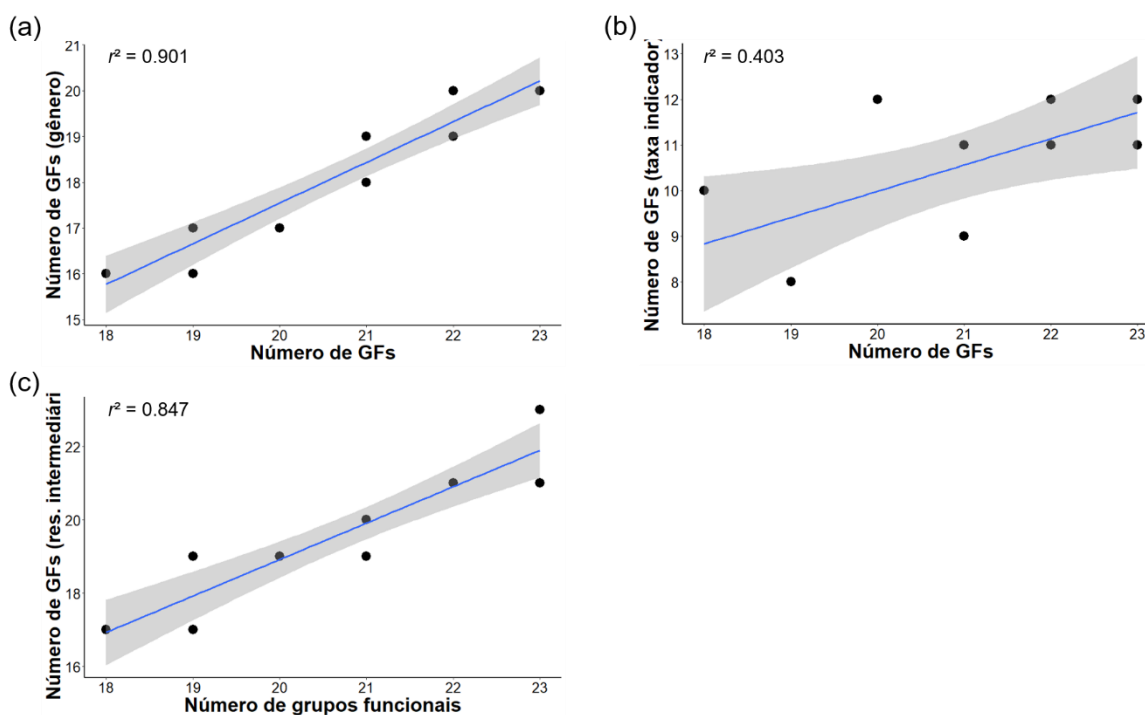


Fig. 4. Relações entre o número de grupos funcionais (GFs) de formigas e o número de unidades funcionais para três níveis de substitutos nos 11 locais de estudo. (a) gênero, (b) taxa indicadores e (c) resolução intermediária.

3.5 Substitutos para a composição funcional da assembleia de formigas

Os valores das correlações entre as matrizes de composição de grupos funcionais e as matrizes de composição substitutas e os valores p para cada uma das 11 paisagens florestais são apresentados na Tabela 2. Todos os coeficientes de correlação individuais para as três resoluções

avaliadas foram significativas. Foram observadas diferenças significativas nos coeficientes de correlação de Mantel entre as diferentes resoluções substitutas avaliadas ($F_{2,30} = 116,4; p < 0,001$) (Fig. 4). De acordo com o teste de Tukey, a resolução taxa indicadores em média apresentou os menores valores de correlação, apresentando diferença significativa com as outras duas resoluções (Tukey, $p < 0,001$). Não foi observado diferença entre gênero e resolução intermediária (Tukey, $p > 0,05$) (Fig. 5). Os maiores valores de correlações de Mantel entre a composição da assembleia de formigas com as resoluções substitutas foram obtidos para as resoluções intermediária (média \pm desvio padrão = $0,975 \pm 0,02$) e gênero ($0,933 \pm 0,02$), ambas classificadas como excelentes substitutas. Os menores valores de correlação foram obtidos para taxa indicador ($0,555 \pm 0,02$). Essa relação foi classificada como uma resolução não aceitável como substituta da composição de grupos funcionais de formigas.

Tabela 2. Valores dos coeficientes de correlação de Mantel para comparações entre matrizes de grupos funcionais e os vários esquemas substitutos para cada um dos 11 locais estudados. Todas as correlações são significativas pelo menos a $p < 0,05$.

Local	Gênero	Taxa indicador	Resolução intermediária
Camacã	0,915	0,483	0,945
Iguaí	0,953	0,67	0,979
Ilhéus	0,891	0,549	0,954
Itapetinga	0,92	0,779	1,000
Jaguaripe	0,976	0,407	0,958
Nilo Peçanha	0,946	0,545	0,999
Presidente Tancredo Neves	0,899	0,726	0,955
Itamarajú	0,915	0,484	0,999
Ubaíra	0,962	0,524	0,984
Valença	0,953	0,488	0,988
Wenceslau Guimarães	0,935	0,456	0,968
Média \pm desvio padrão	0,933 \pm 0,02	0,555 \pm 0,12	0,975 \pm 0,02

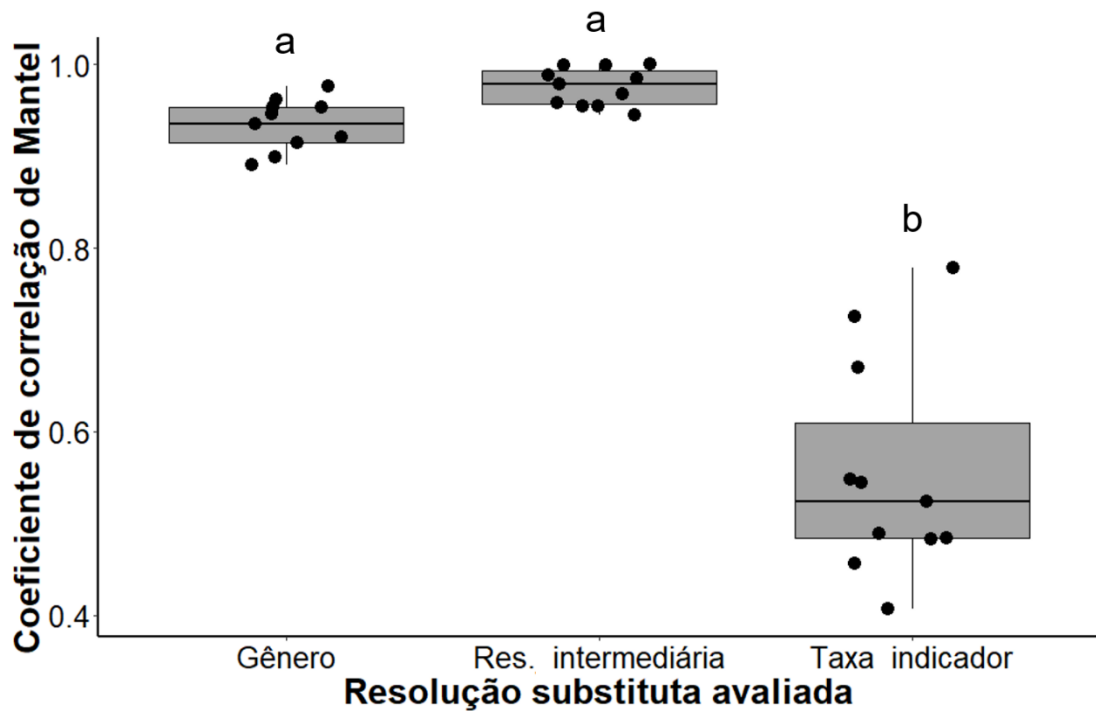


Fig. 5. Correlações entre a dissimilaridade em matrizes de composição de grupos funcionais (GFs) e a dissimilaridade em matrizes de composição substitutas (médias \pm desvio padrão) usando três substitutos para a diversidade funcional de formigas. As diferentes letras acima das barras SD representam diferenças significativas entre os substitutos, cujos valores estão disponíveis na Tabela 2.

4. Discussão

Em pesquisas que envolvem organismos e biomas hiperdiversos, a aplicação de substitutos de diversidade de espécies e de grupos funcionais em resoluções taxonômicas e funcionais em categorias mais elevadas pode ser significativa para a redução de tempo e do trabalho taxonômico dedicados a identificação do material biológico até o nível específico. Em nosso estudo, ao testarmos diferentes resoluções substitutas para a diversidade taxonômica e funcional de formigas, encontramos que taxa indicador, gênero e resolução intermediária são substitutos eficientes e plausíveis para descrever os padrões das assembleias de espécies de formigas de serapilheira e epigeicas nas paisagens florestais remanescentes de Mata Atlântica.

4.1 Substitutos taxonômicos

Esse estudo analisa a alta riqueza de espécies de formigas de serapilheira e epigeicas que

ocorrem em áreas de remanescentes florestais de Mata Atlântica, ratificando que esse é um dos biomas mais biodiversos do mundo (detalhes da amostragem estão disponíveis em Santos et al., 2017). Alguns outros estudos realizados na Mata Atlântica também evidenciaram um número expressivo de espécies no bioma, tais como de Silva & Brandão (2004) e Koch et al. (2019) que observaram 530 e 364 espécies de formigas, respectivamente. Myrmicinae e Ponerinae foram as subfamílias mais representativas, provavelmente, por estarem entre as mais numerosas em espécies de formigas e por possuírem elevada diversidade morfológica e de hábitos comportamentais (Ward, 2000; Schmidt & Shattuck, 2014; Lattke 2015).

Contrariando uma das hipóteses apresentadas, observamos que o gênero não foi um substituto aceitável, e que a resolução intermediária e taxa indicador são substitutos excelentes por explicaram 98% e 91% da variação na riqueza total das espécies, respectivamente, nos fragmentos remanescentes de Mata Atlântica estudados. Taxa indicador também foi considerado um bom substituto na previsão da composição de espécies formigas. Estudos anteriores também notaram a utilidade do substituto em resolução intermediária para prever a riqueza e composição de espécies (Groc et al., 2010; Koch et al., 2021). De acordo com Groc et al. (2010), a resolução taxonômica intermediária, além de permitir a redução do esforço taxonômico relacionado à identificação de organismos que pertencem a grupos complexos com características taxonômicas tênues e difíceis de observar, possibilita a conservação de grande parte das informações sobre a assembleia de formigas por considerar todos os indivíduos coletados. Em nosso estudo, a resolução taxa indicador, por sua vez, foi um substituto eficiente para extrapolar tanto a riqueza quanto a composição de espécies, podendo ser considerado, como evidenciado em outros estudos, como um bom substituto para diversidade de espécies de formigas em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica (Groc et al., 2010; Vasconcelos et al., 2014; Koch et al., 2021). É possível sugerir que o uso da resolução de taxa indicador possibilita uma diminuição de tempo e trabalho taxonômico na identificação de taxa indicador, pois do total de gêneros (67) registrados, apenas os gêneros (10) que atenderam aos critérios para serem tidos como taxa indicador, precisaram ser identificados em nível de espécies ou morfoespécies.

Embora alguns estudos apontem a resolução ao nível de gênero como melhor substituto para prever a riqueza e composição de formigas, independente de aspectos como heterogeneidade ambiental e técnicas de amostragem (Souza et al., 2016, 2018; Gutierrez et al., 2017; Souza &

Fernandes, 2021), nossos resultados sugerem que o gênero foi bom substituto apenas para extrapolar a composição das espécies de formigas. É importante mencionar que os estudos de Souza et al. (2016, 2018), Gutierrez et al. (2017), foram realizados na abrangência do bioma amazônico e nem todos avaliaram as quatro resoluções substitutas (consideradas aqui) e a composição de formigas. A resolução em nível de subfamília não foi eficaz para a representação dos dados da diversidade de espécies de formigas. Sendo assim, é possível que a identificação de formigas em unidades taxonômicas mais elevadas nem sempre seja suficiente para detectar os efeitos de mudanças ambientais sobre as métricas de riqueza e composição de assembleias de formigas (Groc et al., 2010). Adicionalmente, as particularidades inerentes aos locais de estudos, como tipo de bioma, histórico de perturbação, escala espacial, riqueza de espécies dentro dos gêneros, podem contribuir para resultados contrastantes quanto à eficiência de determinadas resoluções substitutas (Andersen, 1995; Vasconcelos et al., 2014; Koch et al., 2021).

4.2 *Substitutos funcionais*

Em nosso estudo, as formigas amostradas ao longo das 11 localidades estudadas em paisagens florestais de Mata Atlântica, foram classificadas em um total de 27 grupos funcionais. Esses dados são próximos ao que foi encontrado por Koch et al. (2019), que observaram 26 grupos funcionais de formigas em um inventário realizado em 65 localidades de Mata Atlântica. Isso sugere que o bioma também apresenta uma diversidade funcional de formigas considerável nos remanescentes florestais. Tal afirmação deve ser considerada juntamente com as diversidades taxonômica e filogenética em pesquisas que visam um entendimento mais completo dos efeitos de mudanças ambientais, tais como perda de cobertura florestal, sobre a biodiversidade presente na Mata Atlântica.

A resolução intermediária e o nível de gênero mostraram-se como excelentes substitutos para explicar a variação de diversidade funcional de formigas em remanescentes de Mata Atlântica. O estudo com abordagem funcional que testou a eficiência de diferentes resoluções funcionais também apontou que as resoluções intermediárias, bem como o gênero, são substitutos eficientes para extrapolar os padrões de riqueza e composição de grupos funcionais de assembleias de formigas presentes em áreas de Mata Atlântica (Koch et al., 2021). É possível que diferente do que provavelmente aconteceu na perspectiva taxonômica, na abordagem funcional os

gêneros individuais não tenham sido representados, nesse caso, por muitos grupos funcionais diferentes (Andersen, 1995), contribuindo para que gêneros mostrassem níveis convergentes de variação na riqueza e composição de grupos funcionais de formigas. Isso também pode ter destacado a resolução intermediária como excelente substituto para riqueza e composição de grupos funcionais de formigas, uma vez que essa resolução aborda tanto os grupos funcionais (gêneros tidos como taxa indicador) quanto os gêneros. Isso reforça a importância da aplicabilidade de substitutos em estudos de diversidade funcional neste período onde medidas de conservação dos ambientes florestais fazem-se cada vez mais urgentes, a fim de compreender os efeitos das mudanças ambientais, tais como perda de cobertura florestal da Mata Atlântica, sobre os serviços e processos desempenhados pela biodiversidade.

5. Conclusão

O uso de substitutos de diversidade consiste em uma abordagem que pode reduzir o esforço e o tempo dedicados ao trabalho de identificação das espécies. Essa abordagem permite otimizar a realização de inventários de biodiversidade em um cenário de carência de recursos financeiros, taxonômicos e temporais, ao possibilitar uma fácil e mais rápida identificação de organismos em unidades taxonômicas mais elevadas (Souza et al., 2016; Koch et al., 2021). Ainda se faz necessária a avaliação do uso de resoluções substitutas para a diversidade taxonômica e funcional de formigas em outros biomas, escalas e diante de contexto de mudanças ambientais, tais como perda de cobertura e fragmentação, a fim que possamos usar os substitutos de maneira mais eficiente e acertada para avaliar e monitorar a biodiversidade. Portanto, a abordagem substitua deve ser considerada como uma forma válida para redução de tempo e custos em estudos de ecologia de comunidades de formigas (e de outros organismos), não só com a mera identificação das espécies, mas também na realização de estudos que envolvam inventários de biodiversidade, em um cenário de redução de investimentos para desenvolvimento de pesquisas científicas.

Conflito de interesses

Os autores declaram não haver conflito de interesses.

Agradecimentos

Agradecemos à FAPESB e ao CNPq pelo financiamento desse estudo (bolsas APP0049/2009, PNX0016/2009 e PPP0004/2010); à CAPES pela bolsa concedida a RJS; IBAMA e SEMA pelo apoio logístico e pelas licenças de coleta; ao Rio Tinto e Odebrecht pela atribuição de veículos para o trabalho de campo. Agradecemos à coordenação do subprojeto “Efeito da redução da cobertura vegetal e do histórico biogeográfico sobre limiares de extinção: um estudo multi-táxon na Mata Atlântica da Bahia”, parte do projeto “Projeto Integrando Níveis de Organização em Modelos Ecológicos Preditivos” (INOME/ PRONEX-FAPESB-CNPQ). As formigas foram coletadas com a permissão do ICMBio 12023-1. Agradecemos à equipe do Laboratório de Vertebrados Terrestres (LVT) pela ajuda na coleta de campo, aos colegas do Laboratório de Mirmecologia (CEPEC/CEPLAC) pela ajuda no processamento do material biológico. JHCD agradece por sua bolsa de pesquisa da CNPq.

Referências

- Andersen, A.N. (1995). Measuring more of biodiversity: genus richness as a surrogate for species richness in Australian ant faunas. *Biological Conservation* 73, 39–43.
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)90059-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)90059-4)
- Andersen, A.N. & Majer, J.D. (2004). Ants show the way down under: invertebrates as bioindicators in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(6), 291.
[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0292:ASTWDU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0292:ASTWDU]2.0.CO;2)
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr, W.L., Delabie J.H.C. & Silvestre, R. (2000). Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: Agosti D., Majer J.D., Alonso L.E. & Schultz T.R. (Ed.), *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution, Washington, USA, 280 pp.
- Conservation International. (2021). Biodiversity Hotspots. Disponível em:
<https://www.conservation.org/priorities/biodiversity-hotspots>. Acesso em: 25 set. 2021.
- Delabie, J.H.C., Koch, E., Dodonov, P., Caitano, B., DaRocha, W., Jahyny, B., Leponce, M., Majer, J. & Mariano, C.S.F. (2021). Sampling and analysis methods for ant diversity assessment. In: Santos, J.C. & Fernandes, G.W. (Ed.), *Measuring Arthropod Biodiversity - A Handbook of Sampling Methods* (pp. 13-54). Basel: Springer. ISBN 978-3-030-53225-3
- 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.

- Favreau, J.M., Drew, C.A., Hess, G.R., Rubino, M.J., Koch, F.H. & Eschelbach, K.A. (2006). Recommendations for assessing the effectiveness of surrogate species approaches. *Biodiversity & Conservation*, 15(12), 3949-3969. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2631-1>
- Fisher, B.L. (1999). Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, 9(2), 714-731. <https://www.jstor.org/stable/2641157>
- Folgarati, P.F. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem function: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7, 1221–1244. <https://doi.org/10.1023/A:1008891901953>
- Gaston, K.J. & Williams, P.H. (1993). Mapping the world's species-the higher taxon approach. *Biodiversity letters*, 2-8. <https://doi.org/10.2307/2999642>
- Groc, S., Delabie, J.H.C., Longino, J.T., Orivel, J., Majer, J.D., Vasconcelos, H.L. & Dejean, A. (2010). A new method based on taxonomic sufficiency to simplify studies on Neotropical ant assemblages. *Biological Conservation*, 143(11), 2832–2839. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.034>
- Gutiérrez, J.A.M., Rousseau, G.X., Andrade-Silva, J. & Delabie, J.H.C. (2017). Taxones superiores de hormigas como sustitutos de la riqueza de especies, en una cronosecuencia de bosques secundarios, bosque primario y sistemas agroforestales en la Amazonía Oriental, Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 65(1), 279–291.
- Hess, G.R., Bartel, R.A., Leidner, A.K., Rosenfeld, K.M., Rubino, M.J., Snider, S.B. & Ricketts, T.H. (2006). Effectiveness of biodiversity indicators varies with extent, grain, and region. *Biological Conservation*, 2, 0–9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.037>
- Koch, E.B.A., Dos Santos, J.R.M., Nascimento, I.C. & Delabie, J.H.C. (2019). Comparative evaluation of taxonomic and functional diversities of leaf-litter ants of the Brazilian Atlantic Forest. *Turkish Journal of Zoology*, 43(5), 437–456. <https://doi.org/10.3906/zoo-1811-7>
- Koch, E.B.A., Nascimento, I.C., Majer, J.D. & Delabie, J.H.C. (2021). Seeking surrogates for taxonomic and functional evaluations of leaf-litter ant faunas. *Ecological Indicators*, 122, 107305. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107305>
- Latke, J.E. (2015). Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In: Delabie, J.H.C., Feitosa, R., Serrão, J.E., Mariano, C.S.F. & Majer, J. (Ed.), *As formigas poneromorfas do Brasil* (pp. 55-73). Editus, Ilhéus - BA, Brasil. 477 pp. ISBN: 978- 85-7455-398-6
- Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.B., Mawdsley, N.A., Stork, N.E., Srivastava, D.S. & Watt, A.D. (1998). Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391 (6662), 72–76. <https://doi.org/10.1038/34166>.
- Leal, I.R., Bieber, A.G.D., Tabarelli, M. & Andersen, A.N. (2010). Biodiversity surrogacy : indicator taxa as predictors of total species richness in Brazilian Atlantic forest and Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, 19(12), 3347–3360. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9896-8>
- Lindenmayer, D.B. & Likens, G.E., 2011. Direct Measurement Versus Surrogate Indicator Species for Evaluating Environmental Change and Biodiversity Loss. *Ecosystems* 14(1), 47–59.

<https://doi.org/10.1007/s10021-010-9394-6>

Margules, C. & Pressey, R. (2000). Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>

Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27, 209–220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01450.x>.

Manthey, M. & Fridley, J.D., 2009. Beta diversity metrics and the estimation of niche width via species co-occurrence data: reply to Zeleny. *J. Ecol.* 97, 18–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01450.x>.

Moreno, C.E., Guevara, R., Sa, G. & Verdu, R. (2008). Community level patterns in diverse systems : A case study of litter fauna in a Mexican pine-oak forest using higher taxa surrogates and re-sampling methods. *Acta Oecologica*, 33, 73–84. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.09.002>

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G, Fonseca G.A.B. & Kent J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. DOI:10.1038/35002501

Nipperess, D.A., Andersen, A.N., Pik, A.J., Bramble, R., Wilson, P. & Beattie, A.J. (2008). The influence of spatial scale on the congruence of classifications circumscribing morphological units of biodiversity. *Diversity and distributions*, 14(6), 917-924. <https://www.jstor.org/stable/20172053>

Oliver, I. & Beattie, A.J. (1993). A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology*, 7, 562–568. <https://www.jstor.org/stable/2386684>

Olsgard, F., Brattegard, T. & Holthe, T. (2003). Polychaetes as surrogates for marine biodiversity: lower taxonomic resolution and indicator groups. *Biodiversity and Conservation* 12, 1033–1049. <https://doi.org/10.1023/A:1022800405253>

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M.I., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Wagner, H. 2018. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.5-2. <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan> Philpott et al., 2010

Philpott, S.M., Perfecto, I., Armbrrecht, I. & Parr. C.L. (2010). Ant Diversity and Function in Disturbed and Changing Habitats. In: Lach, L., Parr, C.L. & Abbott, K.L (Ed.), *Ant Ecology*. 1^oed. Oxford University Press. 137-156.

R Development Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ribeiro M.C., Martensen A.C., Metzger J.P., Tabarelli, M., Scarano, F. & Fortin, M.J. (2011). The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos F.E. & Habel J.C. (Ed.), *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlin.

Ribeiro M.C., Metzger J.P., Martensen A.C., Ponzoni F. & Hirota M.M. 2009. Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141– 1153. DOI:10.1016/j.biocon.2009.02.021

- Rigueira D.M.G., Rocha P.L.B. & Mariano-Neto, E. (2013). Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity and Conservation* 22:3141–3163. DOI: 10.1007/s10531-013-0575-4
- Santos, R.J., Koch, E.B.A., Leite, C.M.P., Porto, T.J. & Delabie, J.H.C. (2017). An assessment of leaf-litter and epigeic ants (Hymenoptera: Formicidae) living in different landscapes of the Atlantic Forest Biome in the State of Bahia, Brazil. *Journal of Insect Biodiversity*, 5(19), 1–19. <https://doi.org/10.12976/jib/2017.5.19>
- Schmidt, C.A. & Shattuck, S.O. (2014). The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa*, 3817 (1):1-242. 10.11646/zootaxa.3817.1.1
- Silva, R.R. & Brandão, C.R.F. (2004). Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *Plosone*, v9,3, 11p.
- Souza, J.L.P., Baccaro, F.B., Landeiro, V.L., Franklin, E., Magnusson, W.E., Pequeno, P.A.C.L. & Fernandes, I.O. (2016). Taxonomic sufficiency and indicator taxa reduce sampling costs and increase monitoring effectiveness for ants. *Diversity and Distributions*, 22(1), 111–122. <https://doi.org/10.1111/ddi.12371>
- Souza, J.L.P., Baccaro, F.B., Pequeno, P.A.C.L., Franklin, E. & Magnusson, W.E. (2018). Effectiveness of genera as a higher - taxon substitute for species in ant biodiversity analyses is not affected by sampling technique. *Biodiversity and Conservation*, 0123456789. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1607-x>
- Souza, J.L.P. & Fernandes, I.O. (2021). Do spatial and temporal scales affect the efficiency of surrogates in ant monitoring on the hydroelectric power-plant area in Brazilian Amazon?. *Ecological Indicators*, 121:107158. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107158>
- Tiede, Y., Schlautmann, J., Donoso, D.A., Wallis, C.I.B., Bendix, J., Brandl, R. & Farwig, N. (2017). Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators*, 83, 527–537. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.029>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Underwood, E.C. & Fisher, B.L. (2006). The role of ants in conservation monitoring : If , when , and how. 132(2), 166–182. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.022>
- Vasconcelos, H.L., Frizzo, T.L.M., Pacheco, R., Maravalhas, J.B., Camacho, G.P., Carvalho, K.S., Koch, E.B.A. & Pujol-luz, J. R. (2014). Evaluating sampling sufficiency and the use of surrogates for assessing ant diversity in a Neotropical biodiversity hotspot. *Ecological Indicators*, 46, 286–292. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.06.036>
- Ward, P.S. (2000). Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In: Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (Ed.), *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington, Smithsonian Institution, 280 p.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

Wilson, E.O. (2003). *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus* (Vol. 1). Harvard University Press.

Whittaker, R.J., Araujo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. & Willis, K.J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and distributions*, 11(1), 3-23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>.

Zachos, F. & Habel, J. (2011). *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Heidelberg: Springer, 546 pp.

<i>Gnamptogenys moelleri</i> (Forel, 1912)	MLP	X	X		X		X	X	X	X			6
<i>Gnamptogenys regularis</i> Mayr, 1870	MLP	X		X	X				X		X		4
<i>Gnamptogenys rimulosa</i> (Roger, 1861)	MLP	X		X			X					X	3
<i>Gnamptogenys</i> sp.1	MLP	X		X									1
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1884	MLP	X						X	X	X			3
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith, 1858)	MLP	X								X			1
Formicinae													
<i>Acropyga decedens</i> (Mayr, 1887)	EHD			X									1
<i>Acropyga fuhrmanni</i> (Forel, 1914)	EHD				X		X			X			3
<i>Acropyga</i> sp.1	EHD						X						1
<i>Brachymyrmex admotus</i> Mayr, 1887	SO		X	X					X		X	X	5
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	SO		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	10
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	SO						X						1
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	SO			X			X			X			3
<i>Brachymyrmex</i> sp.3	SO											X	1
<i>Brachymyrmex</i> sp.4	SO									X			1
<i>Brachymyrmex</i> sp.5	SO											X	1
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.5	LEO	X					X						1
<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.6	LEO	X			X			X					2
<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.7	LEO	X										X	1
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.1	AO	X			X		X	X		X			4
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.3	AO	X	X	X			X			X	X	X	6
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.4	AO	X								X			1
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.5	AO	X			X								1
<i>Camponotus apicalis</i> (Mann, 1916)	AO	X							X				1
<i>Camponotus bidens</i> Mayr, 1870	AO	X				X			X				2
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858)	AO	X							X	X			2
<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr, 1862	AO	X	X	X	X	X	X	X			X	X	9
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	AO	X		X				X	X				3
<i>Camponotus egregius</i> (Smith, 1858)	AO	X					X	X		X		X	4
<i>Camponotus fastigatus</i> Roger, 1863	AO	X		X			X	X	X	X		X	7
<i>Camponotus latangulus</i> Roger, 1863	AO	X					X				X		2

<i>Camponotus lespesii</i> Forel, 1886	AO	X	X	X			X	X			X		5
<i>Camponotus leydigi</i> Forel, 1886	LEO	X							X				1
<i>Camponotus melanoticus</i> Emery, 1894	AO	X		X	X								2
<i>Camponotus</i> near <i>atriceps</i> sp.1	ASO	X		X	X	X	X			X	X	X	7
<i>Camponotus</i> near <i>atriceps</i> sp.2	ASO	X			X		X		X	X	X		5
<i>Camponotus nidulans</i> (Smith, 1860)	AO	X								X			1
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1970	LEO	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	10
<i>Camponotus punctulatus andigenus</i> Emery, 1903	LEO	X		X								X	2
<i>Camponotus rectangularis</i> Emery, 1890	AO	X			X	X	X	X					4
<i>Camponotus trapezoideus</i> Mayr, 1870	AO	X										X	1
<i>Camponotus vittatus</i> Forel, 1904	AO	X		X		X		X			X		4
<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	MLO		X	X	X	X	X		X			X	7
<i>Nylanderia guatemalensis</i> (Forel, 1885)	MLO			X	X	X	X	X	X	X	X	X	9
<i>Nylanderia</i> sp.1	MLO		X	X			X		X	X			5
<i>Nylanderia</i> sp.2	MLO		X		X	X	X		X		X		6
<i>Nylanderia</i> sp.3	MLO			X		X	X				X		4
<i>Nylanderia</i> sp.4	MLO			X							X		2
<i>Nylanderia</i> sp.5	MLO				X	X		X		X			4
<i>Nylanderia</i> sp.7	MLO			X									1
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)	AOP					X	X	X	X	X			4
Heteroponerinae													
<i>Acanthoponera mucronata</i> (Roger, 1860)	SAP			X									1
<i>Acanthoponera</i> sp.1	SAP					X							1
<i>Heteroponera angulata</i> Borgmeier, 1959	MLP			X									1
<i>Heteroponera mayri</i> Kempf, 1962	MLP			X				X	X				3
Myrmicinae													
<i>Acanthognathus ocellatus</i> Mayr, 1887	DP			X						X			2
<i>Acromyrmex aspersus</i> (Smith, 1858)	FGLA											X	1
<i>Acromyrmex balzani</i> (Emery, 1890)	FGLA			X								X	2
<i>Acromyrmex coronatus</i> (Fabricius, 1804)	FGLA					X		X		X	X	X	5
<i>Acromyrmex rugosus</i> (Smith, 1858)	FGLA		X	X						X	X	X	5
<i>Acromyrmex subterraneus brunneus</i> (Forel, 1912)	FGLA			X	X	X	X	X	X	X		X	7

<i>Octostruma rugifera</i> (Mayr, 1887)	SSA			X	X	X				X				4
<i>Octostruma</i> sp.1	SSA												X	1
<i>Octostruma stenognatha</i> Brown & Kempf, 1960	SSA			X							X			2
<i>Pheidole diligens</i> (Smith, 1858)	SO	X		X	X	X			X		X	X	X	7
<i>Pheidole fallax</i> Mayr, 1870	SO	X			X			X	X					3
<i>Pheidole fimbriata</i> Roger, 1863	SO	X							X	X		X		3
<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863	SO	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	11
<i>Pheidole gertrudae</i> Forel, 1886	SO	X		X							X			2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Diligens</i> sp.10	SO	X							X					1
<i>Pheidole</i> gp. <i>Diligens</i> sp.19	SO	X		X										1
<i>Pheidole</i> gp. <i>Diligens</i> sp.22	SO	X		X								X		2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Diligens</i> sp.34	SO	X	X	X				X			X	X		5
<i>Pheidole</i> gp. <i>Diligens</i> sp.35	SO	X		X	X	X		X			X			5
<i>Pheidole</i> gp. <i>Diligens</i> sp.37	SO	X				X	X		X					3
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.2	SO	X			X									1
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.21	SO	X		X		X				X				3
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.23	SO	X								X		X		2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.25	SO	X					X				X		X	3
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.26	SO	X		X	X		X	X	X			X	X	7
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.28	SO	X				X	X							2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Fallax</i> sp.36	SO	X									X			1
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.1	SO	X	X	X	X		X				X		X	6
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.2	SO	X		X							X			2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.3	SO	X		X	X		X						X	4
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.5	SO	X		X			X						X	3
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.7	SO	X	X										X	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Tristis</i> sp.13	SO	X	X		X		X		X					4
<i>Pheidole</i> gp. <i>Tristis</i> sp.14	SO	X							X		X			2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Tristis</i> sp.16	SO	X		X							X			2
<i>Pheidole</i> gp. <i>Tristis</i> sp.17	SO	X		X										1
<i>Pheidole</i> gp. <i>Tristis</i> sp.18	SO	X		X										1
<i>Pheidole</i> gp. <i>Tristis</i> sp.24	SO	X							X					1

<i>Strumigenys</i> sp.1	DP	X		X									1
<i>Strumigenys</i> sp.2	DP	X		X			X				X		3
<i>Strumigenys</i> sp.3	DP	X		X									1
<i>Strumigenys stenotes</i> (Bolton, 2000)	DP	X		X	X		X		X			X	5
<i>Strumigenys trinidadensis</i> Wheeler, 1922	DP	X			X					X		X	3
<i>Tetramorium bicarinatum</i> (Nylander, 1846)	ASO		X				X			X			3
<i>Tetramorium simillimum</i> (Smith, 1851)	ASO				X								1
<i>Trachymyrmex cornetzi</i>	FGHA						X		X		X	X	4
<i>Trachymyrmex fuscus</i>	FGHA		X				X	X	X		X		5
<i>Trachymyrmex relictus</i>	FGHA		X		X	X	X		X	X	X		7
<i>Trachymyrmex</i> sp.1	FGHA						X						1
<i>Trachymyrmex</i> sp.2	FGHA		X				X	X					3
<i>Trachymyrmex</i> sp.3	FGHA					X	X				X		3
<i>Tranopelta gilva</i> Mayr, 1866	SSA											X	1
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	SO		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	11
<i>Wasmannia lutzi</i> Forel, 1908	SO			X	X	X		X	X				5
<i>Wasmannia rochai</i> Forel, 1912	SO											X	1
<i>Wasmannia</i> sp.1	SO					X							1
Ponerinae													
<i>Anochetus mayri</i> Emery, 1884	SLP				X		X			X		X	4
<i>Anochetus simoni</i> Emery, 1890	SLP			X	X		X	X	X	X	X	X	8
<i>Centromyrmex alfaroi</i> Emery, 1890	SST											X	1
<i>Cryptopone holmgreni</i> (Wheeler, W.M., 1925)	SSSA			X			X				X	X	4
<i>Dinoponera lucida</i> Emery, 1901	LEP									X			1
<i>Hypoponera foreli</i> (Mayr, 1887)	SLP		X	X	X		X	X		X	X	X	9
<i>Hypoponera</i> sp.1	SLP		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	11
<i>Hypoponera</i> sp.11	SLP									X			1
<i>Hypoponera</i> sp.12	SLP			X								X	2
<i>Hypoponera</i> sp.2	SLP			X						X			2
<i>Hypoponera</i> sp.3	SLP			X									1
<i>Hypoponera</i> sp.4	SLP		X	X						X			3
<i>Hypoponera</i> sp.5	SLP			X			X					X	3

<i>Pachycondyla crassinoda</i> (Latreille, 1802)	LEP	X	X		X		X	X	X			X		6
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	LEP	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	10
<i>Pachycondyla impressa</i> (Roger, 1861)	LEP	X	X	X	X		X	X	X	X		X		8
<i>Neoponera magnifica</i> (Borgmeier, 1929)	LEP	X					X				X	X		3
<i>Neoponera metanotalis</i> (Luederwaldt, 1918)	LEP	X					X							1
<i>Pachycondyla</i> near <i>harpax</i>	LEP	X			X						X			2
<i>Pachycondyla</i> near <i>striata</i>	LEP	X	X	X							X		X	4
<i>Pachycondyla striata</i> F. Smith, 1858	LEP	X	X	X							X		X	4
<i>Pseudoponera gilberti</i> (Kempf, 1960)	MLP			X	X		X							4
<i>Pseudoponera stigma</i> (Fabricius, 1804)	MLP								X	X				2
<i>Rasopone arhuaca</i> (Forel, 1901)	MLP		X	X	X	X	X	X			X		X	8
<i>Rasopone ferruginea</i> (Smith, 1858)	MLP						X		X					2
<i>Rasopone</i> near <i>arhuaca</i>	MLP			X										1
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	SSM					X								1
Pseudomyrmecinae														0
<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Pallidus</i> sp.1	LAP												X	1
<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Pallidus</i> sp.3	LAP								X				X	2
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	LAP				X						X		X	3
<i>Pseudomyrmex oculatus</i> (Smith, 1855)	LAP								X				X	2
<i>Pseudomyrmex schuppi</i> (Forel, 1901)	LAP								X					1
<i>Pseudomyrmex simplex</i> (Smith, 1877)	LAP								X					1
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	LEP				X	X	X		X	X		X	X	7
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, 1855)	LEP					X			X				X	3
Número total de espécies			70	179	105	62	136	74	130	110	117	95	159	350

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As mudanças no uso da terra provocadas pelas atividades humanas, além de promover a conversão de habitats naturais em ambientes antropizados, afetam uma série de biomas e contribuem para os processos de fragmentação e perda de habitat, que são graves ameaças à biodiversidade mundial. De modo geral, essas alterações favorecerem espécies mais tolerantes às condições de perturbação, enquanto espécies mais dependentes de seu habitat são impactadas negativamente. Nesse sentido, tem-se uma necessidade de entender os efeitos que as mudanças ambientais têm sobre a biodiversidade. No entanto, em situações de biomas e organismos com diversidade elevada, os custos e o tempo necessário para identificação da biodiversidade podem ser onerosos, além da necessidade da colaboração de especialistas. Sendo assim, os resultados dessa tese propõem formas de avaliar os efeitos da conversão de habitat naturais para antropizados, considerando a perda de cobertura florestal sobre um grupo de invertebrados, bem como oferecem sugestões de resoluções substitutas da diversidade funcional e taxonômica em situação de insuficiência taxonômica.

Inicialmente, notamos que os efeitos da conversão de habitats naturais em ambientes antropizados são mais evidentes nos grupos funcionais mais especializados de formigas, e que para algumas formas de agricultura, como policultura e monocultura, podem ter efeitos mais drásticos que outros usos da terra. Assim é possível afirmar a importância da conservação dos habitats nativos, devido a sua maior complexidade estrutural, uma vez que possuem ofertas maiores de abrigos e alimentos, necessários à manutenção dos organismos mais especializados.

Verificamos ainda que o gênero de formigas *Neoponera* aparentemente não tem a diversidade funcional afetada pela perda de cobertura florestal, o que sugere que organismos com hábitos generalistas e predadores, associados à diversidade de comportamental e morfológica, podem ter atributos funcionais que lhes possibilita tolerar e ocorrer em condições ambientais com distintas coberturas florestais. Todavia, ressaltamos que grupos de formigas e de outros organismos com preferência por condições associados a habitats florestais e com baixa tolerância a perturbação são prejudicados pelos processos decorrentes da perda de cobertura florestal.

Verificamos ainda, no terceiro capítulo, que resoluções mais elevadas de identificação, tais como taxa indicador e resolução intermediária, podem ser substitutos taxonômicos

"excelentes", assim como resolução intermediária e gênero para diversidade funcional de formigas em escala de paisagem. A obtenção de um substituto eficiente pode uma alternativa viável visando a redução de custos em situação de insuficiência de recursos humanos, financeiros e taxonômicos, a fim de caracterizar a mirmecofauna, assim como demais organismos.

Os conhecimentos apresentados aqui podem auxiliar no desenvolvimento de ferramentas destinadas a avaliar os efeitos de mudanças ambientais sobre a diversidade de invertebrados, e reforçar a possibilidade do uso de substitutos de biodiversidade em um cenário de baixo investimento monetário no desenvolvimento de pesquisas científicas.