



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Análise da estrutura taxonômica, funcional e filogenética de comunidade de formigas em áreas savânicas e florestais do Cerrado.

Karen Christina Ferreira Neves

2020

Karen Christina Ferreira Neves

Análise da estrutura taxonômica, funcional e filogenética de comunidade de formigas em áreas savânicas e florestais do Cerrado.

Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

UBERLÂNDIA
Julho – 2020

Karen Christina Ferreira Neves

Análise da estrutura taxonômica, funcional e filogenética de comunidade de formigas em áreas savânicas e florestais do Cerrado.

Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em:

Prof. Dr. Jamir Afonso do Prado Júnior
Universidade Federal de Uberlândia

Dr. Jonas Brochado Maravalhas
Universidade Federal de Uberlândia

Dra. Gabriela Procópio Camacho
North Carolina State University/
California Academy of Sciences

Prof. Dr. Rogério Rosa da Silva
Museu Paraense Emílio Goeldi

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos
Universidade Federal de Uberlândia (Orientador)

UBERLÂNDIA
Julho - 2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

N518a Neves, Karen, 1988-
2020 Análise da estrutura taxonômica, funcional e filogenética de
 comunidade de formigas em áreas savânicas e florestais do Cerrado
 [recurso eletrônico] / Karen Neves. - 2020.

 Orientador: Heraldo Luis de Vasconcelos.
 Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
 Modo de acesso: Internet.
 Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.te.2023.7007>
 Inclui bibliografia.

 1. Ecologia. I. Vasconcelos, Heraldo Luis de, 1962-, (Orient.). II.
Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

Glória Aparecida
Bibliotecária Documentalista - CRB-6/2047



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de
 Recursos Naturais

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia e Conservação de Recursos Naturais				
Defesa de:	Tese, número 71, COLCOPEC				
Data:	sete de julho de dois mil e vinte	Hora de início:	13:30	Hora de encerramento:	18:25
Matrícula do Discente:	11613ECR004				
Nome do Discente:	Karen Christina Ferreira Neves				
Título do Trabalho:	Estrutura taxonômica, funcional e filogenética de comunidades de formigas em áreas savânicas e florestais do Cerrado				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia de comunidades e ecossistemas				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Padrões de biodiversidade e processos ecológicos em ecossistemas de Cerrado na região do Triângulo Mineiro e Sudeste de Goiás (sub-bacia do Rio Paranaíba)				

Reuniu-se por webconferência a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, assim composta pelos doutores: Gabriela Procópio Camacho - California Academy of Science; Rogério Rosa Silva - Museu Paraense Emilio Goeldi; Jamir Afonso do Prado Júnior - UFU; Jonas Brochado Maravalhas - UFU; Heraldo Luis de Vasconcelos - UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Heraldo Luis de Vaconcelos, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato(a), agradeceu a participação de todos e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Heraldo Luis de Vasconcelos, Presidente**, em 07/07/2020, às 18:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Jonas Brochado Maravalhas, Usuário Externo**, em 07/07/2020, às 18:36, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Gabriela Procópio Camacho, Usuário Externo**, em 07/07/2020, às 18:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Jamir Afonso do Prado Junior, Membro de Comissão**, em 07/07/2020, às 18:40, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Rogério Rosa da Silva, Usuário Externo**, em 08/07/2020, às 12:50, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2086978** e o código CRC **BFE1957D**.

*Dedico às pessoas que se sentiram desacreditadas em
algum momento da vida, mas mesmo assim se mantiveram
firmes com seus objetivos.*

Agradecimentos

Agradeço às conseqüências da vida que me fizeram chegar até aqui.

À minha família que mesmo sem compreender o porque de uma pessoa decidir passar tanto tempo dentro de uma universidade, eles me ofereceram todo apoio que necessitei.

Aos amigos Carolina Moreno, Viviane Ferro, Luciano Sgarbi, Carolina Caiado, Karine Dias, Thiago Bernardi, Diogo Proveti, Fabricio Villa-Lobos, Bruno Vilela que estiveram comigo durante meus primeiros ‘momentos acadêmicos’ sempre me incentivando à seguir em frente.

Aos meus companheiros e amigos de LEIS Jesica Vieira, Helen Belan, Raquel Carvalho, Renata Pacheco, Thaynah Faria, Ruth Emilia, Alessandra Neves, Flavio Camarota, Elmo Koch, Jonas Maravalhas, Lino Zuanon e Richard Tito, obrigada por todos os anos compartilhados.

Às pessoas que me ajudaram durante o doutorado sanduiche Bernardo dos Santos, Dietrich Gotzek, Jignasha Rana, Gabi Camacho, Eugenia Okonski e Ted Schultz. Sem ajuda dessas pessoas não seria possível a realização deste trabalho.

Agradeço ao meu orientador Heraldo L. Vasconcelos por me deixar fazer parte do seu laboratório e pela oportunidade de aprendizado. Agradeço também pela amizade que foi criada ao longo desses anos.

Triste, louca ou má

Francisco el hombre

Será qualificada

Ela quem recusar

Seguir receita tal

A receita cultural

Do marido, da família

Cuida, cuida da rotina

Só mesmo, rejeita

Bem conhecida receita

Quem não sem dores

ACEITA QUE TUDO DEVE MUDAR

Que um homem NÃO te define

Sua casa NÃO te define

Sua carne NÃO te define

VOCÊ É SEU PRÓPRIO LAR

Um homem NÃO te define

Sua casa NÃO te define

Sua carne NÃO te define

Eu não me vejo na palavra

Fêmea, alvo de caça

Conformada vítima

Prefiro queimar o mapa

Traçar de novo a estrada

Ver cores nas cinzas

E a vida reinventar

E um homem NÃO me define

Minha casa NÃO me define

Minha carne NÃO me define

EU SOU MEU PRÓPRIO LAR

Sumário

Resumo geral-----	08
General abstract-----	09
Introdução geral-----	10
Referências bibliográficas -----	13

CAPÍTULO 1:

Introduction-----	17
Methods-----	19
Results-----	23
Discussion-----	30
Concluding remarks -----	33
References-----	34

CAPÍTULO 2: ‘

Introdução-----	42
Material e métodos-----	45
Resultados-----	49
Discussão-----	55
Referencias bibliográficas-----	59
Conclusão geral-----	63

Resumo geral

Questões sobre como as comunidades são organizadas estão entre as mais importantes nos estudos em comunidades. Sabe-se que não apenas uma, mas várias características das espécies podem ser utilizadas para responder estas questões. Por isto, ultimamente observa-se um aumento no número de estudos em ecologia que optaram pelo uso de informações taxonômicas, funcionais e filogenéticas a fim de obter mais conhecimento sobre a organização das comunidades. Assim, em meu primeiro capítulo, comparei a diversidade taxonômica e filogenética de comunidades de formigas amostradas em habitats savânicos e florestais localizadas no domínio do Cerrado e em uma área disjunta, localizada na bacia amazônica. As análises de diversidade alfa demonstraram que as comunidades savânicas e florestais se diferenciam quanto a composição de espécies; entretanto, não foram identificadas diferenças quanto a diversidade taxonômica e filogenética. Por outro lado, as análises de diversidade beta demonstraram aumentos na dissimilaridade taxonômica e filogenética entre os habitats à medida que as distâncias geográfica e ambiental aumentaram. No segundo capítulo fiz uso de múltiplos índices de diversidade para compreender a organização de comunidades de formigas ao longo de um gradiente vegetacional. Estudos prévios ao longo do gradiente campo-savana-floresta na região, mostram mudanças na composição de espécies de formigas a despeito da pouca variação na riqueza taxonômica na maior parte deste gradiente. Entretanto, não há estudos que tenham avaliado como a diversidade funcional e filogenética das comunidades de formigas varia em função de mudanças na cobertura vegetal. Para responder estas questões, analisei as diversidades funcionais e filogenéticas através do uso de uma métrica combinada, e um dos principais atributos desta métrica é que a dependência existente entre essas duas informações (funcional e filogenética) está sendo considerada para definir a diversidade das comunidades. Desta forma, pude identificar se ambas informações estão gerando padrões semelhantes ou não. De forma geral, encontrei que as comunidades amostradas ao longo deste gradiente de vegetação não apresentaram diferenças significativas quanto à diversidade funcional-filogenética. Entretanto, foi observada uma tendência para cerrado ralo e floresta estacional semidecídua se diferenciarem dos demais habitats. De forma que quando foi dada maior importância para as distâncias funcionais, o cerrado ralo e a floresta estacional semidecídua apresentaram as maiores e menores diversidades, respectivamente. Este resultado pode indicar a competição e a filtragem de habitat como processos ecológicos importantes para a organização destas comunidades. Porém, de acordo com os resultados de estruturação das comunidades, a maioria dos valores observados não se diferenciaram do modelo, indicando um padrão aleatório.

Palavras-chave: Estrutura da comunidade, diversidade filogenética, diversidade funcional, traços morfológicos, formigas, gradientes ambientais, savana, floresta.

General abstract

To understand how communities are organized is one of the most important questions in community studies. It is known that not just one, but several species characteristics can be used to answer such question. For this reason, lately there has been an increase in the number of studies in ecology that have opted for the use of taxonomic, functional and phylogenetic information in order to obtain knowledge about the organization of communities. Thus, in my first chapter, I compared the taxonomic and phylogenetic diversity of ant communities sampled in savanna and forest habitats in the Cerrado domain and in a disjunct area, in the Amazon basin. The alpha diversity analyses have shown that savanna and forest communities differ in terms of species composition. However, there were no differences in taxonomic and phylogenetic diversity. On the other hand, the beta diversity analyses demonstrated increases in taxonomic and phylogenetic dissimilarity between habitats as geographic and environmental distances increased. In the second chapter, I used the multiple diversity indices to understand the structure of ant communities along a vegetation gradient. Previous studies along the field-savanna-forest gradient in the region showed changes in the composition of ant species despite the little variation in taxonomic richness in most of this gradient. However, there are no studies that have assessed how the functional and phylogenetic diversity of ant communities varies due to changes in vegetation cover. To answer these questions, I analyzed the functional and phylogenetic diversity in a combined way, which allowed me to consider the dependence between these two information sources (functional and phylogenetic) to define the diversity of ant communities. In this way, I was able to identify whether both information sources are generating similar patterns or not. In general, I found that the communities sampled along this vegetation gradient did not show significant differences in terms of functional-phylogenetic diversity. However, the open savanna and semi-deciduous forest showed a tendency to differ from other habitats. When a greater importance to the functional distances was given, the open savanna and semideciduous forest showed the highest and lowest diversity, respectively. This result may indicate competition and habitat filtering as important ecological processes for the structure of these communities. However, according to the results of community structure, most of the observed values did not differ from the null models, which indicates a random structure pattern.

Keywords: Community structure, phylogenetic diversity, functional diversity, morphological traits, ants, environmental gradient, savanna, forest.

Introdução geral

Estudos sobre como as comunidades são organizadas e os fatores envolvidos são uma das principais questões nos estudos em ecologia. Sabe-se que a compreensão dos padrões de diversidade de espécies envolve muitos fatores que agem de forma hierárquica e por isso os estudos têm explicado a distribuição das espécies através de informações sobre o tempo de diversificação, a influência de gradientes ambientais e geográficos, as interações entre as espécies, entre outros (Cavender-Bares et al., 2009, Beck et al., 2012). Apesar destes progressos, ainda há regiões e biomas com pouca informação sobre sua diversidade como, por exemplo, o Cerrado (Antonelli et al., 2018). Este bioma é conhecido por abrigar alta diversidade de espécies, porém, até o momento, o que já foi discutido sobre organização destas comunidades se concentra em poucos grupos de espécies.

O Cerrado é um bioma situado na América do Sul, que cobre grande parte do Brasil central, fazendo divisa com os demais biomas brasileiros. O Cerrado é conhecido por ser constituído por uma vegetação heterogênea, representada por formações savânicas e florestais (Myers et al., 2000). As origens desta heterogeneidade tem sido bastante discutidas e as hipóteses mais debatidas são aquelas relacionadas ao solo, fogo e aos regimes climáticos históricos (Behling, 1998; Ratter et al., 1997). A influência dos efeitos da composição do solo e da passagem de fogo referem-se às adaptações fisiológicas das espécies de plantas a tais ambientes, sendo estas capazes de crescer apesar da baixa disponibilidade de nutrientes no solo, e também de resistir aos efeitos do fogo, um evento recorrente no Cerrado (Pennington et al., 2006, Simon et al., 2009, Durigan & Ratter 2016). A importância dos regimes climáticos para a formação da vegetação se deve aos que ocorreram durante o período Quaternário, o que gerou uma retração das florestas e levou ao avanço das vegetações abertas (Ratter et al., 2003). Tal heterogeneidade gera um gradiente de condições ambientais que provavelmente exerce influência nos padrões de organização das comunidades localizadas ao longo deste gradiente.

A influência destas condições ambientais nas comunidades de espécies é principalmente detalhada através das métricas de diversidade taxonômica, sendo possível identificar que as comunidades de espécies de habitats savânicos e florestais podem variar quanto a riqueza, abundância e composição de espécies (Lopes & Vasconcelos, 2008). Entretanto, outros aspectos da diversidade começam a tomar espaço no cenário de estudos de comunidade como, por exemplo, a relação entre as espécies levando em consideração suas características morfológicas e

genéticas. O uso destas informações permite identificar dentre eventos estocásticos (dispersão, barreiras geográficas) e determinísticos (filtragem de habitat, competição), quais são os fatores importantes na montagem das comunidades (Swenson et al., 2012; Webb et al., 2002).

Através das diversidades funcional (morfológica) e filogenética, estudos que compararam comunidades savânicas e florestais identificaram que comunidades de plantas em savanas são principalmente influenciadas pela filtragem de habitat, enquanto a estruturação de habitats florestais está relacionada à interação competitiva entre as espécies (Hoffmann et al., 2012). Entretanto, outros grupos podem apresentar um padrão inverso a este. Comunidades de espécies de mariposas amostradas em savanas sofrem mais influência das interações competitivas do que aquelas amostradas em habitats com maior densidade arbórea (Moreno et al., 2018). Para formigas, foram apontados diferentes padrões para as comunidades florestais e savânicas. Há autores que discutem a existência de similaridade nos padrões de diversidade funcional e filogenética da comunidade de formigas amostradas em ambas formações (Drose et al., 2019). Outros afirmam que as comunidades florestais tendem a apresentar alta diversidade funcional e filogenética (Arnan et al., 2014; Liu et al., 2016). Porém, também já foi identificado que habitats savânicos abrigam alta diversidade funcional (Neves et al., 2019).

Informações sobre traços morfológicos e relações genéticas entre as espécies de formigas têm sido comumente utilizadas nos estudos de comunidades. Uma das razões para isso é o fato destas informações estarem relacionadas ao papel que as espécies desempenham no ambiente. Em relação aos traços morfológicos, têm-se presumido como tais traços estão associados ao comportamento das espécies nas comunidades. Por exemplo, o tamanho da mandíbula pode ser associado ao tipo de recurso alimentar consumido; o tamanho do olho pode referir-se à habilidade de orientação; e o tamanho do fêmur é comumente relacionado à capacidade de locomoção de espécies de formigas. Em relação às informações moleculares, sabe-se que são uma ferramenta essencial nos estudos que envolvem espécies de formigas, e são empregadas tanto em estudos de sistemática (Bacci et al 2009, Moreau 2009, Ward et al 2014,), quanto nos estudos de estrutura de comunidades (Arnan et al., 2016; Blaimer et al., 2015; Liu, et al 2016; Smith, et al 2014). Com os avanços das técnicas moleculares, tais estudos passaram a ser realizados com dados mais robustos, como por exemplo os dados filogenômicos. Dentre as técnicas filogenômicas disponíveis, os elementos ultra-conservados (UCEs) se tornaram comuns entre os recentes estudos genéticos para espécies de formigas. Esta preferência é devida a vários

atributos, dentre eles a quantidade de dados gerados a cada procedimento e pelo fato da técnica poder ser aplicável tanto em espécimes com DNA bem conservado, quanto naquelas em que o DNA esteja degradado (Blaimer et al., 2016). Desde então, os UCEs têm sido empregadas em uma variedade de estudos com formigas (Jesovnik et al., 2017, Blaimer et al., 2015, Ströher et al., 2019, Branstetter & Longino, 2019). Entretanto, dentre estes recentes estudos, nenhum refere-se ao uso de UCEs para investigar os padrões de diversidade de comunidades de formigas, apesar de que o uso de dados filogenômicos poderia proporcionar maior robustez nos resultados sobre os padrões de organização das comunidades de espécies de formigas.

Sendo assim, através de métricas de diversidade taxonômica, funcional e filogenética, eu avaliei como o padrão de organização das comunidades de formigas podem variar através de habitats savânicos e florestais. Especificamente, respondi as seguintes questões: (1) Existe diferença na diversidade filogenética e taxonômica entre comunidades savânicas e florestais? (2) A variação na diversidade beta (taxonômica e/ou filogenética) de comunidades de formigas savânicas e florestais estão relacionadas à distância geográfica entre as áreas ou às diferenças climáticas entre os locais estudados? (3) Os traços funcionais das espécies de formigas são filogeneticamente conservados? (4) As diversidades funcional e filogenética das comunidades de formigas irão apresentar o mesmo padrão em habitats florestais e savânicos?

Referências Bibliográficas

- Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., ... Edwards, S. V. (2018). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*, 2018(10), 1–53. Doi: 10.7717/peerj.5644.
- Arnan, X. et al. 2014. Ant functional responses along environmental gradients. – *J. Anim. Ecol.* 83: 1398–1408. Doi: 10.1111/1365-2656.12227
- Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2016). Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography*, 39, 1–10. Doi: 10.1111/ecog.01938
- Bacci M., Solomon S E., Mueller, UG., Martins, VG., Carvalho, O.R.A., Vieira, L.G.E., Silva-Pinhati, A.C.O. 2009 Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta* Fabricius (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 51. 3. 427-437. Doi: 10.1016/j.ympev.2008.11.005.
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Buchmann, C. M., Dengler, J., Fritz, S. A., Gruber, B. & Dormann, C. F. (2012). What's on the horizon for macroecology? *Ecography* 35(8), 673–683. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07364.x
- Behling, H. (1998). Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(2), 143–156. Doi: 10.1016/S0034-6667(97)00044-4. Doi: 10.1016/S0034-6667(97)00044-4.
- Blaimer, B. B., Brady, S. G., Schultz, T. R., & Fisher, B. L. (2015). Functional and phylogenetic approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. *Ecography*, 38(9), 901–912. Doi: 10.1111/ecog.01370.
- Blaimer, B.B., Lloyd, M.W., Guillory, W.X. & Brady, S.G. (2016) Sequence capture and phylogenetic utility of genomic ultraconserved elements obtained from pinned insect specimens. *Plos One*, 11, e0161431. Doi: 10.1371/journal.pone.0161531.
- Branstetter, M.G., Longino, J.T. Ultra-conserved element phylogenomics of New World *Ponera* (Hymenoptera: Formicidae) illuminates the origin and phylogeographic history of the endemic exotic ant *Ponera exotica* (2019) *Insect Systematics and Diversity*. 3(2):1. 1-13. Doi: 10.1093/isd/ixz001.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12(7), 693 – 715. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.
- Dröse, W., Podgaiski, L. R., Dias, C. F., & De Souza Mendonça, M. (2019). Local and regional drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: A taxonomic and phylogenetic approach. *PLoS ONE*, 14(4), 1–20. Doi: 10.1371/journal.pone.0215310

- Durigan, G. and Ratter, J.A. (2016), The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *J Appl Ecol*, 53: 11-15. Doi:10.1111/1365-2664.12559
- Hoffmann, W.A., Geiger E.L., Gotsh S.G., et al. 2012 Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Letters*. 15:759-68. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x.
- Jesovnik, A., Sosa-Calvo, J., Lloyd, M., Branstetter, M.G., Fernández, F., Schultz, T.R. (2017) Phylogenomic species delimitation and host-symbiont coevolution in the fungus-farming ant genus *Sericomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae): ultraconserved elements (UCEs) resolve a recent radiation. *Systematic Entomology*. 42: 523-542. Doi: 10.1111/syen.12228.
- Lopes, C.T.L & Vasconcelos, H.L.(2008) Evaluation of Three Methods for Sampling Ground-Dwelling Ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology*, 37(August), 399–405. Doi: 10.1590/S1519-566X2008000400007.
- Liu, C., Gunard, 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(2), 215–227. Doi: 10.1890/15-1464.1
- Moreau, C. S. 2008. Unraveling the Evolutionary History of the Hyperdiverse Ant Genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 224-239. Doi: 10.1016/j.ympev.2008.02.020
- Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., B., D. F. G. a, & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(February), 853–858. Doi: 10.1038/35002501
- Neves, K., Moura, M. R., Maravalhas, J., Pacheco, R., Pie, M. R., Schultz, T. R., & Vasconcelos, H. L. (2019). Functional richness shows spatial scale dependency in *Pheidole* ant assemblages from Neotropical savannas. *Ecology and Evolution*, 9(20), 11734–11741. Doi: 10.1002/ece3.5672
- Pennington R.T., Lewis, G.P., and Ratter, J.A. (2006) An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savanna and seasonality dry forest. In Pennington, R.T. Lewis, G.P. and Ratter J.A. (Eds.) *Neotropical savannas and dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation*. Boca raton: CRC press p. 1-29. Doi: 10.1201/9781420004496-1.
- Ratter, J. a., Ribeiro, J. F., & S., B. (1997). The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany*, 80, 223–230. Doi: 10.1006/anbo.1997.0469. Doi: 10.1006/anbo.1997.0469
- Ratter, J.A. Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison pf the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60:57-109. Doi: 10.1017/S0960428603000064.
- Simon, M.F., (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in

situ evolution of adaptations to fire. *Proc Nat Acad Sci* 106: 20359-20364. Doi: 10.1073/pnas.0903410106.

Smith, M. A., Hallwachs, W., & Janzen, D. H. (2014). Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, 37(8), 720–731. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x.

Ströher, P.R., Meyer, A.L.S., Zarza, E., McCormack, J., Pie, M.R. Phylogeography of ants from the Brazilian Atlantic Forest. *Organisms, Diversity and Evolution* 19: 435-445. Doi: 10.1007/s13127-019-00409-z.

Swenson, N. G., Erickson, D. L., Mi, X., Bourg, N. a., Forero-Montana, J., Ge, X., ... Kress, W. J. (2012). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93(8 SPEC. ISSUE), 112–125. Doi: 10.1890/11-0402.1

Ward P.S., 2007. Phylogeny, classification and species-level taxonomy of ants. *Zootaxa*. 1668. 549-563. Doi: 10.11646/zootaxa.1668.1.26.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.

CAPÍTULO 1

Taxonomic and phylogenetic diversity of Neotropical ant assemblages: a comparison between forests and savannas

1 **Introduction**

2 Much of tropical South America is covered by savannas or forests (Hughes et al, 2013;
3 Morrone, 2014). These two habitats differ sharply in their physical structure and abiotic
4 conditions. Savannas are much more open and arid habitats. Furthermore, savannas are fire-
5 prone ecosystems, whereas tropical forests are not (Antonelli & Sanmartín, 2011). Savannas and
6 forests occur side by side in many parts of South America, and this is the case throughout much
7 of the Cerrado domain, a savanna-dominate landscape in central Brazil, where savannas and
8 semideciduous forests form sharp boundaries (Ratter, 1992; Oliveira Filho & Ratter, 2002;
9 Pennington et al 2018). The same pattern is found in a few areas of the Amazon where isolated
10 savannas patches occur (Ratter et al 2003). The fact that these two neighboring habitats often
11 present distinct plant and animal assemblages suggest that savannas and forests represent
12 different habitat templates (sensu Southwood 1988) for the organisms living on them, and that
13 these templates may select for assemblages that are taxonomically, phylogenetically, and
14 functionally distinct. However, our knowledge about the patterns and mechanisms involved in
15 community assembly at savanna-forest transitions is still limited and the few existing studies
16 have focused mainly on plant communities (Soltis & Soltis, 2000; Daly et al., 2001; Lefcheck et
17 al., 2015; Cadotte 2017). Furthermore, most of these studies had a limited geographic scope even
18 though assembly rules may vary geographically as function of latitudinal variations in climate
19 and vegetation cover.

20 Here I present comparative information about the taxonomic and phylogenetic structure
21 of forest and savanna ant communities at five Neotropical sites located within a region that
22 encompassed 20 degrees of latitude. Ants are a dominant group of insects in Neotropical
23 savannas and forests, where they performed various ecological functions, including the
24 regulation of population of other arthropods, secondary seed dispersal, nutrient cycling, and soil
25 movement (Holldobler & Wilson, 1990, Folgarait 1998; Lach et al 2010, Del Toro et al 2012).
26 Ant diversity in the Cerrado savannas is positively correlated with latitudinal variations in
27 summer rainfall and net primary productivity (Vasconcelos et al. 2018). This pattern contrasts
28 sharply with that observed in the savannas of Australia where ant species richness is not affected
29 by latitudinal variations in rainfall (Vasconcelos et al. 2018). The ant fauna of the Cerrado
30 savannas is thought to have biogeographical affinities with the fauna of neotropical forests
31 (Campos et al. 2011, Vasconcelos et al. 2018), similarly as observed with the Cerrado flora

32 whose lineages have sister groups in forests habitats (Simon et al 2009). Previous comparative
33 studies of adjacent forest and savanna habitats indicate that forests support a more diverse ant
34 fauna than savannas at some sites but not in others, and that differences in species composition
35 are marked (Lopes & Vasconcelos 2008; Price et al. 2014; Klunk et al. 2018). Nevertheless, the
36 extent to which forests and savannas ant assemblages differ with respect to their phylogenetic
37 structure remains unknown.

38 Molecular information is increasingly being used to define the phylogenetic relationship
39 between species. Such information can also be used to determine the phylogenetic diversity of a
40 community, and infer which ecological processes are likely to be structuring that community
41 (Cadotte et al., 2010; Cavender-Bares et al., 2009; Ndiribe et al., 2013; Webb et al., 2002). In
42 particular, we know little about the relative importance of environmental filtering versus
43 interspecific competition in determining the phylogenetic structure of neotropical ant
44 communities. Environmental filtering is expected to favor the co-occurrence of closely related
45 species, whereas interspecific competition is expected to act in the opposite direction (assuming
46 that competition is stronger among members of the same clade than among those from different
47 clades) (Webb et al 2002). Similarly, it is not clear the extent to which the phylogenetic diversity
48 of ant communities is coupled with their taxonomic diversity. Phylogenetic information is also
49 essential to determine the degree of dissimilarity (beta diversity) among communities.
50 Phylogenetic beta diversity measures the proportion of the total branch length of a phylogenetic
51 tree that is shared between two communities, and therefore is a measure of the turnover in
52 phylogenetic diversity. Phylogenetic beta diversity allows us a better understanding about the
53 mechanisms behind biodiversity patterns (Leprieur et al., 2012). For instance, the relationship
54 between phylogenetic beta diversity with geographic distance and environmental gradients can
55 inform us about the relative roles of neutral and niche-based processes (Graham & Fine, 2008).
56 In spite of being increasingly used in ecological studies, molecular information is often available
57 for only a few taxonomic groups such as plants, fishes, amphibians and mammals (Antonelli et
58 al., 2018).

59 Molecular data has become an increasingly important tool in myrmecological studies,
60 including those aimed at the delimitation of cryptic species (Bacci et al 2009), the establishment
61 of phylogenetic relationships among genera and species (Ward 2007, Moreau 2008), or
62 community assembly (Smith et al 2015, Arnan et al 2016, Blaimer et al 2015, Liu et al 2016).

63 With the development of phylogenomic techniques, more robust data is involved in such studies.
64 Among the phylogenomic techniques available, the ultra-conserved elements (UCEs) is the one
65 most frequently employed for ants. This preference is due to several attributes, including the
66 amount of data generated at each procedure and the fact that the technique can be applied in
67 specimens with well-preserved DNA, and in those which the DNA is already degraded (Blaimer
68 et al 2016), allowing the production of data able to resolve recent and ancient divergences. Since
69 then, UCEs have been applied in a variety of studies with ants (Jesovnik et al 2017; Blaimer et al
70 2015; Ströher et al 2019; Branstetter & Longino 2019; Liu et al 2020; Willian et al 2020).
71 However, none of those refers to the use of UCEs to investigate diversity patterns of ant
72 communities. Thus, the use of UCEs could provide greater accuracy in quantifying the diversity
73 within (alpha phylogenetic diversity) and between (beta phylogenetic diversity) communities.

74 Here I used Ultraconserved Elements (UCEs) to establish the phylogenetic relationships
75 between ant species from Neotropical forests and savannas in order to answer the following
76 questions: (1) Is there a difference in phylogenetic structure between forest and savanna
77 communities? (2) Does variation in phylogenetic diversity relates to variation in taxonomic
78 diversity? (3) To what extent is variation in taxonomic and/or phylogenetic beta diversity of
79 forest and savanna ant communities related to the geographic distance or to the climatic
80 differences among survey sites?

81

82 **Material and Methods**

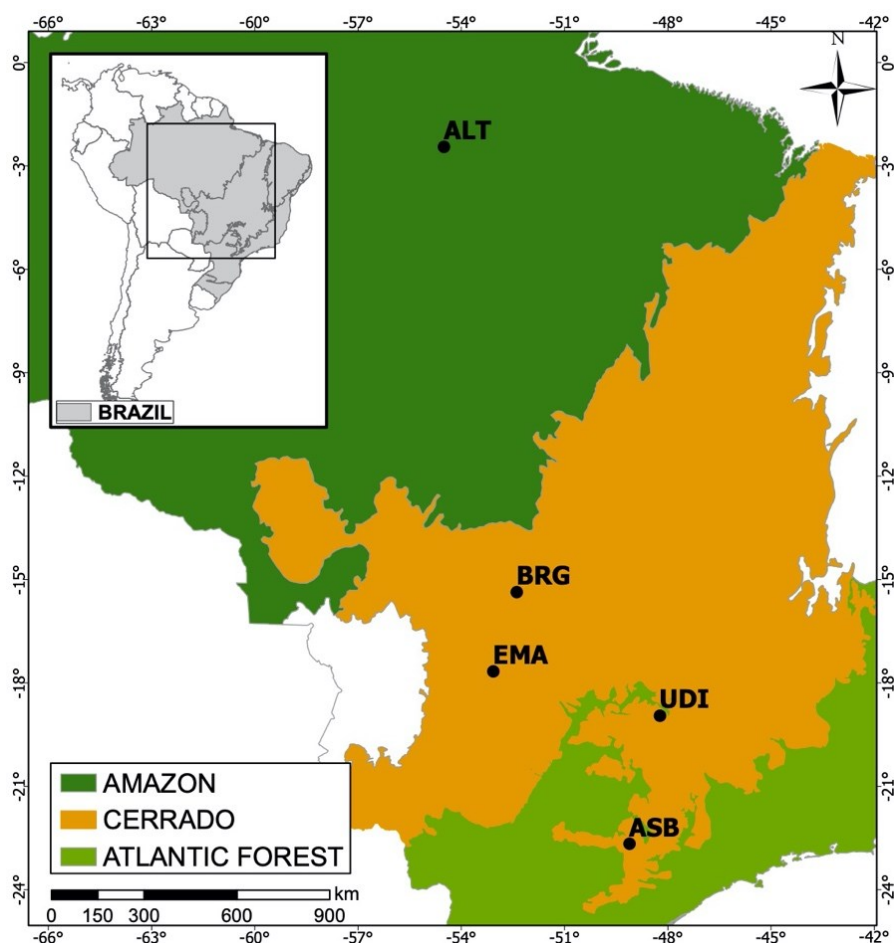
83 *Study area and sampling method*

84 Ants were sampled in four sites located within the Cerrado domain (Águas de Santa
85 Barbara, Barra do Garças, Emas National Park, and Uberlândia) and one in the Amazon basin
86 (Figure 1). In each site, a total of four linear transects were established (approximately 380m in
87 length); two in savanna (*cerrado stricto sensu*) areas and two in semideciduous forests. I used
88 two methods to sample ants. Firstly, leaf litter samples were collected haphazardly along each
89 transect in order to make a composite sample of 8 L of sifted litter. In most cases, this volume of
90 sifted litter was obtained after the collection of about 50 leaf litter samples of 0.25 m² each. The
91 litter was sieved through a 0.8cm mesh and then transferred to a Winkler extractor (Bestelmeyer
92 et al., 2000). Secondly, along each transect, I installed 10 plots distributed at 40-m intervals.

93 Each plot contained four non-baited pitfall traps arranged in a grid of approximately 2.5×2.5 m.
 94 The traps remained in operation for 48 hours.

95 The ant species sampled were sorted into morphospecies and, whenever possible,
 96 identified using available taxonomic keys, or through comparison with specimens previously
 97 identified by ant taxonomists that were deposited at the Zoological Collection of the Federal
 98 University of Uberlândia (UFU) in Brazil. The species collected in this study have been
 99 deposited at UFU's Collection.

100



101
 102 Figure 1: Distribution of the Cerrado vegetation within South America, and location of the five
 103 sampling sites, including four sites within the Cerrado biome (EMA: Emas National Park, BRG:
 104 Barra do Garças, UDI: Uberlândia-MG, and ASB: Águas de Santa Bárbara) as well as one
 105 disjunct savanna site in the Amazon basin (ALT: Alter do Chão).

106

107 **Molecular data set**

108 *Library preparation*

109 I performed library preparation for a total of 1173 ant specimens, belonging to 385
110 species or morphospecies, using the standard Kapa Hyper Prep Library Kit (Kapa Biosystems,
111 Wilmington, MA, USA). All libraries had their DNA concentration checked using a Qubit 2.0
112 kit. After quality checking, all libraries were pooled together at equimolar concentrations into
113 enrichment pools (8 to 10 libraries per pool). We enriched each pool with 2,749 custom-designed
114 probes (MYcroarray, Ann Arbor, MI, USA). The concentration of enriched pools was tested by
115 amplification with relative quantitative PCR (qPCR) on a ViiA 7 Real-Time PCR System (Life
116 Technologies). The equimolar concentration of our enriched pools quantified by qPCR was used
117 to make a pool-of-pools sample. This final pool was size-selected to a fragment range of 250-600
118 bp using the BluePippin instrument (SageScience, Beverly, MA, USA). The size-selected library
119 pool was sent to Novogene Corporation (Sacramento, CA, US) and sequenced on an Illumina
120 HiSeq 4000. All DNA extractions and library preparations were conducted at the Laboratory of
121 Analytical Biology of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution,
122 Washington, DC.

123

124 *Phylogenomic tree construction*

125 Sequencing reads were cleaned, trimmed, assembled and had their UCE loci extracted
126 using the Phyluce v 1.5 pipeline (Faircloth, 2016), which incorporates Ilumiprocessor and Trinity
127 assembler (Faircloth, 2013). UCE loci were aligned using MAFFT and trimmed with GBlocks.
128 Alignments were filtered to include only loci available for at least 50% of the taxa, resulting in
129 an alignment including 1,999 loci and 499,237 of sequence data. To partition the UCE data for
130 phylogenetic analysis, we used the Sliding-Window Site Characteristics based on entropy
131 method (SWSC-EN; Tagliacollo & Lanfear 2018), which breaks UCE loci into three regions,
132 corresponding to the right flank, core, and left flank. This method is based on the fact that UCE
133 core regions are conserved, while the flanking regions become increasingly more variable
134 (Faircloth et al. 2012). The outputs obtained from SWSC-EN algorithm were used as input in
135 PARTITIONFINDER2 (Lanfear et al. 2012, Lanfear et al. 2017). For this analysis we used the
136 relusterf algorithm, AICc model selection criterion, and the GTR+G model of sequence
137 evolution. The resulting best-fit partitioning scheme included 1,223 data subsets. Using the
138 SWSC-EN partitioning scheme, we inferred phylogenetic relationships with the likelihood-based
139 program IQ-TREE v1.6.8 (Nguyen et al. 2015). For the analysis we selected the '-spp' option for

140 partitioning and the GTR+G model of sequence evolution. To assess branch support, we
141 performed 1,000 replicates of the ultrafast bootstrap approximation (UFBoot) (Minh et al.
142 2013, Hoang et al. 2018). For the support measures, values $\geq 80\%$ were considered as signal that
143 a clade is supported.

144

145 *Phylogenetic alpha diversity metrics*

146 For the analyses of phylogenetic community structure, I considered the topology of the
147 phylogenetic tree in order to measure the relationships between component species. Three
148 indices were calculated: (1) total branch length of the phylogenetic tree (Phylogenetic diversity
149 or PD); (2) mean pairwise distance (MPD); and (3) average distance of the nearest taxon
150 (NTMD). Standardized versions of these indices (ses.PD, ses.MPD, ses.MNTD) were also
151 calculated. The SES formula consisted on the difference between value and the mean of null
152 values in relation to standard deviation of the null values. The null communities for phylogenetic
153 alpha diversity metrics were generated by randomizing (1,000 randomizations) the distance
154 matrix labels using the “Taxa label” approach. The standardized indices are less sensitive to
155 differences in species richness between the communities sampled (Webb, 2000). Standardized
156 metrics also quantify the phylogenetic structure of communities. When the values of the
157 standardized versions of the indices are negative, it means that the community has an aggregate
158 structure, while positive values indicate that the community has a dispersed structure. The
159 phylogenetic alpha diversity metrics were calculated using the ‘Picante’ package (Kembel et al,
160 2010)

161

162 *Taxonomic and phylogenetic beta diversity*

163 The partition of beta diversity (Baselga, 2010) was used to decompose the total
164 dissimilarity (Sorensen) in their additive components, turnover (Simpson) and nestedness
165 (calculated as the difference between Sorensen and Simpson values). The turnover describes the
166 species replacement between sites, while nestedness refers to the species loss between sites. The
167 phylogenetic dissimilarity between communities is similar to the method described above.
168 However, the dissimilarity is calculated based on a phylogenetic tree. In this case, I considered
169 the sum of branches that were shared between communities. The taxonomic and phylogenetic
170 beta diversity metrics were calculated using the ‘betapart’ package (Baselga & Orme, 2012)

171 *Statistical analyses*

172 We evaluated the differences in taxonomic and phylogenetic alpha diversities between
173 savannas and forests using linear mixed models. Transects from the same site and habitat were
174 treated as a random (nested) factor in these models. To evaluate the relationship between
175 taxonomic and phylogenetic alpha diversity I run linear models having habitat as fixed factor and
176 taxonomic diversity as covariate.

177 To illustrate eventual differences in taxonomic or phylogenetic similarity between
178 savanna and forest ant communities non-metric multidimensional scaling (nMDS) two-
179 dimensional plots were built. Finally, I assessed the relative importance of geographic and
180 climatic distances on the phylogenetic beta diversity variation using Mantel and Partial Mantel
181 tests (with 9999 permutations). The geographic distance matrix was built using the Euclidian
182 distances of the GPS coordinates of each transect. Climatic information for each transect was
183 extracted from the WordClim (Fick & Hijamans 2017). Four non-correlated climatic variables
184 were selected. These were: mean annual temperature, annual temperature range, annual
185 precipitation and precipitation seasonality. Climatic data was standandardized, and the climatic
186 matrix was built using the Euclidean distances of the standandardized data. Mantel tests were
187 performed using package ‘vegan’ (Oksanen, 2015). All metrics and tests were conducted using R
188 statistical software (R Development Core team 2017).

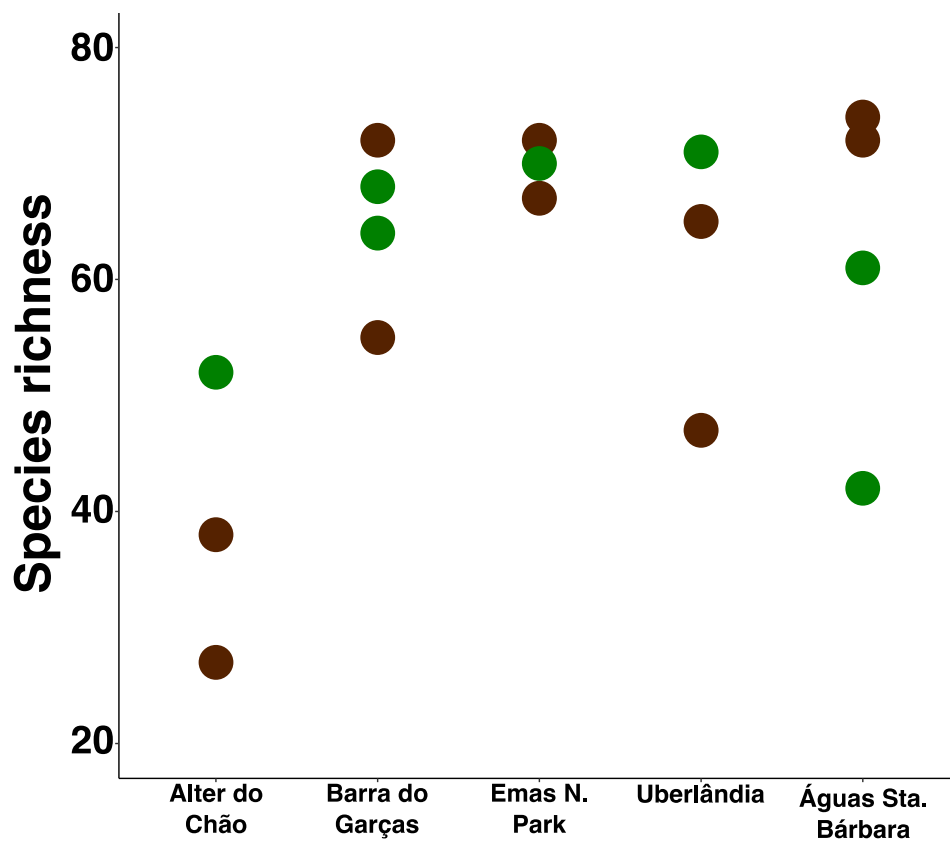
189

190 **Results**

191 *Taxonomic alpha diversity*

192 In total, I recorded 337 species/morphospecies belonging to 61 ant genera. Of these, 225
193 species were found in the savannas and 239 in the in the forest sites. At the scale of individual
194 transects I found, on average, 61.2 species in forests (range = 42-71) and 58.9 in savannas (range
195 = 27-74). The mean number of species per transect did not differ significantly between forests
196 and savannas ($\chi^2= 0.11$, $p = 0.74$). Species richness at the level of individual transects was
197 similar across most of our survey sites, except the Amazonian one (ALT), in which species
198 richness tended to be lower than in the remaining sites, especially when comparing the savanna
199 areas (Figure 3).

201

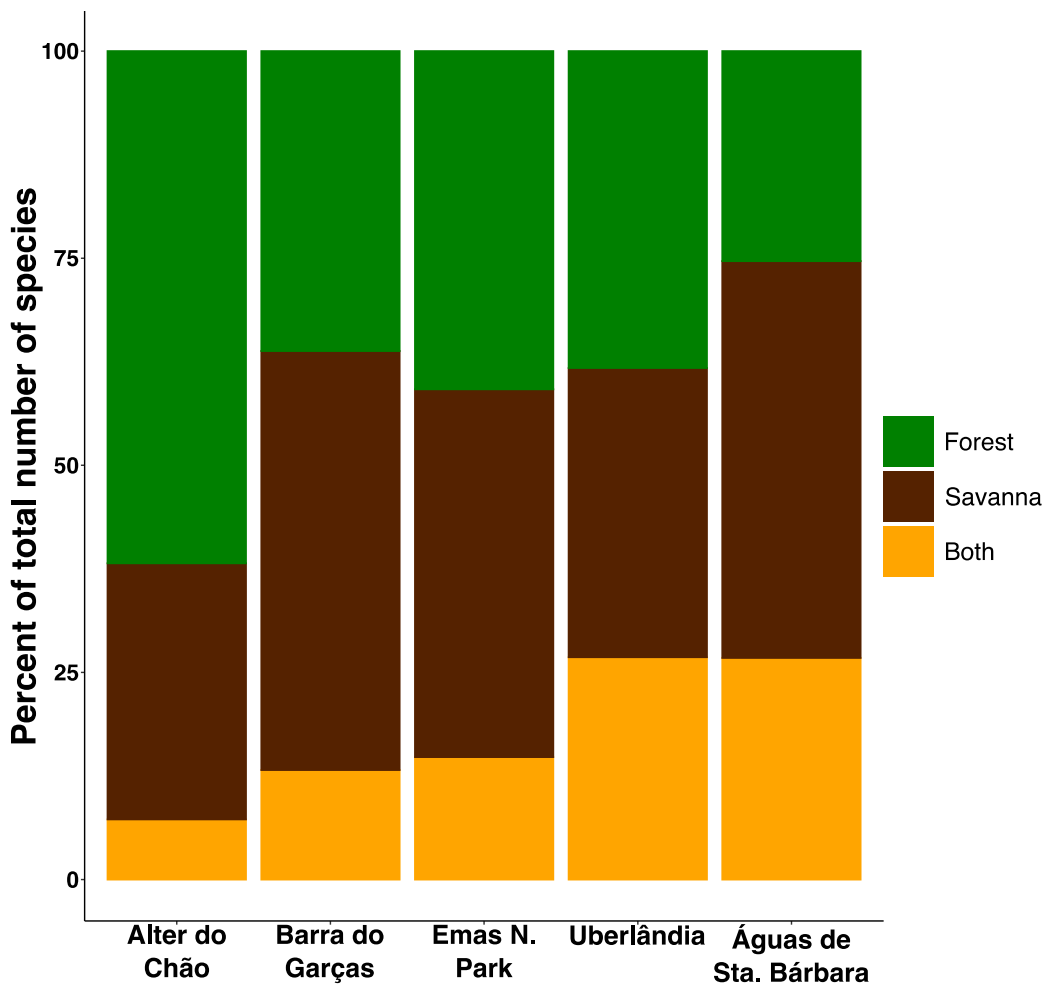


202

203 Figure 3: Differences in species richness between forest and savanna ant communities at five
 204 Brazilian sites. Forest and savannas are represented in green and brown, respectively.

205

206 Of the total number of species, one-third (33.72%) were found in both forest and savannas,
 207 35.16% only in the forests and 31.12% only in the savannas. However, the proportion of unique
 208 and shared species varied between sampling sites (Figure 3). At the highest latitude site (ASB)
 209 there was proportionally more exclusive species in the savanna than in the forest, whereas the
 210 opposite trend was detected at the lowest latitude site (ALT). The proportion of species shared
 211 between the two habitats tended to increase latitudinally, i.e. from ALT to ASB (Figure 4).

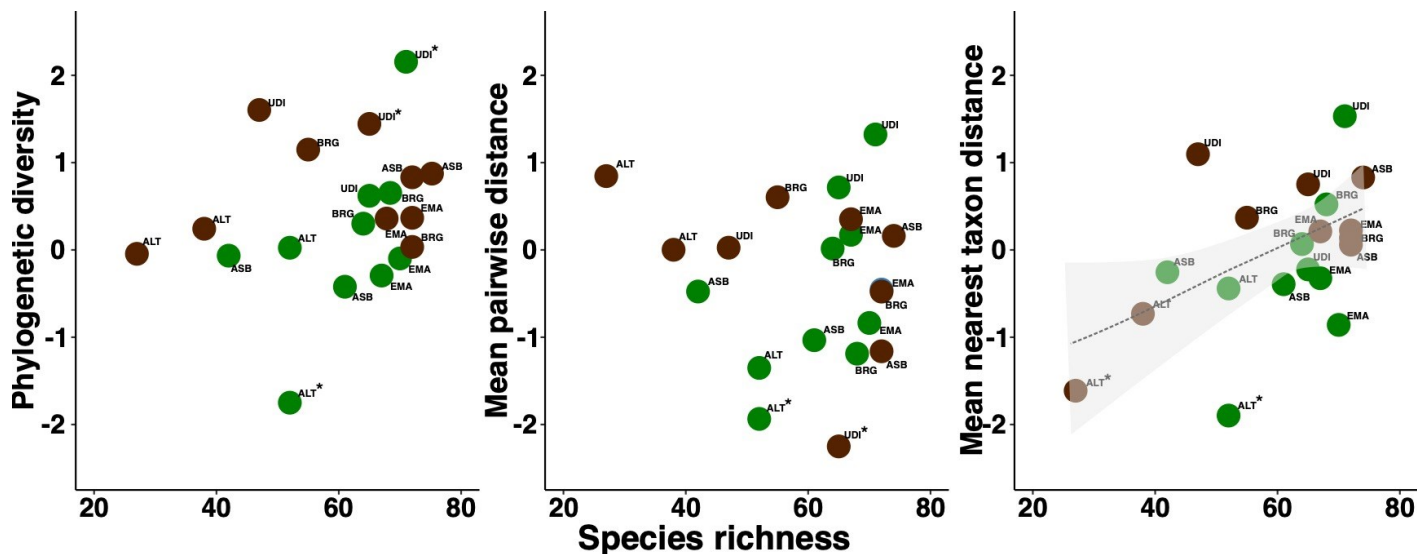


212
 213 Figura 4: Percent of total number of species collected in each site that was found only in forests
 214 or savannas or in both sites.
 215

216 *Phylogenetic alpha diversity*

217 Phylogenetic alpha diversity did not differ significantly between forests and savannas and
 218 this was true for all the three metrics we analyzed (ses.PD: $\chi^2= 2.06$, $df=1$, $P = 0.15$; ses.MPD:
 219 $\chi^2= 0.12$, $df=1$, $P = 0.73$; ses.MNTD: $\chi^2= 1.24$, $df= 1$, $P = 0.26$). Similarly, we did not find a
 220 significant relationship between species richness with either ses.PD ($\chi^2= 0.71$, $df=1$, $P = 0.40$) or
 221 ses.MPD ($\chi^2=1.36$, $df=1$, $P = 02.4$). However, there was a positive and significant relationship
 222 between species richness and ses.MNTD ($\chi^2= 4.78$, $df= 1$, $P = 0.029$), and this relationship was
 223 independent of the type of habitat (species richness x habitat interaction: $\chi^2= 0.12$, $df= 1$, $P =$
 224 0.73) (Figure 5).

225



226

227 Figure 5: Relationship between taxonomic and phylogenetic alpha diversity (SES.PD, SES.MPD,
 228 and SES.MNTD) of forest (green symbols) and savanna (symbols in brown) ant communities.
 229 Communities showing a non-random phylogenetic structure are highlighted with an asterisk.

230

231 Most of the ant communities I sampled presented a random phylogenetic structure, with
 232 the exception of a few communities sampled at ALT and UDI which showed a significant
 233 clustered structure (Figure 5).

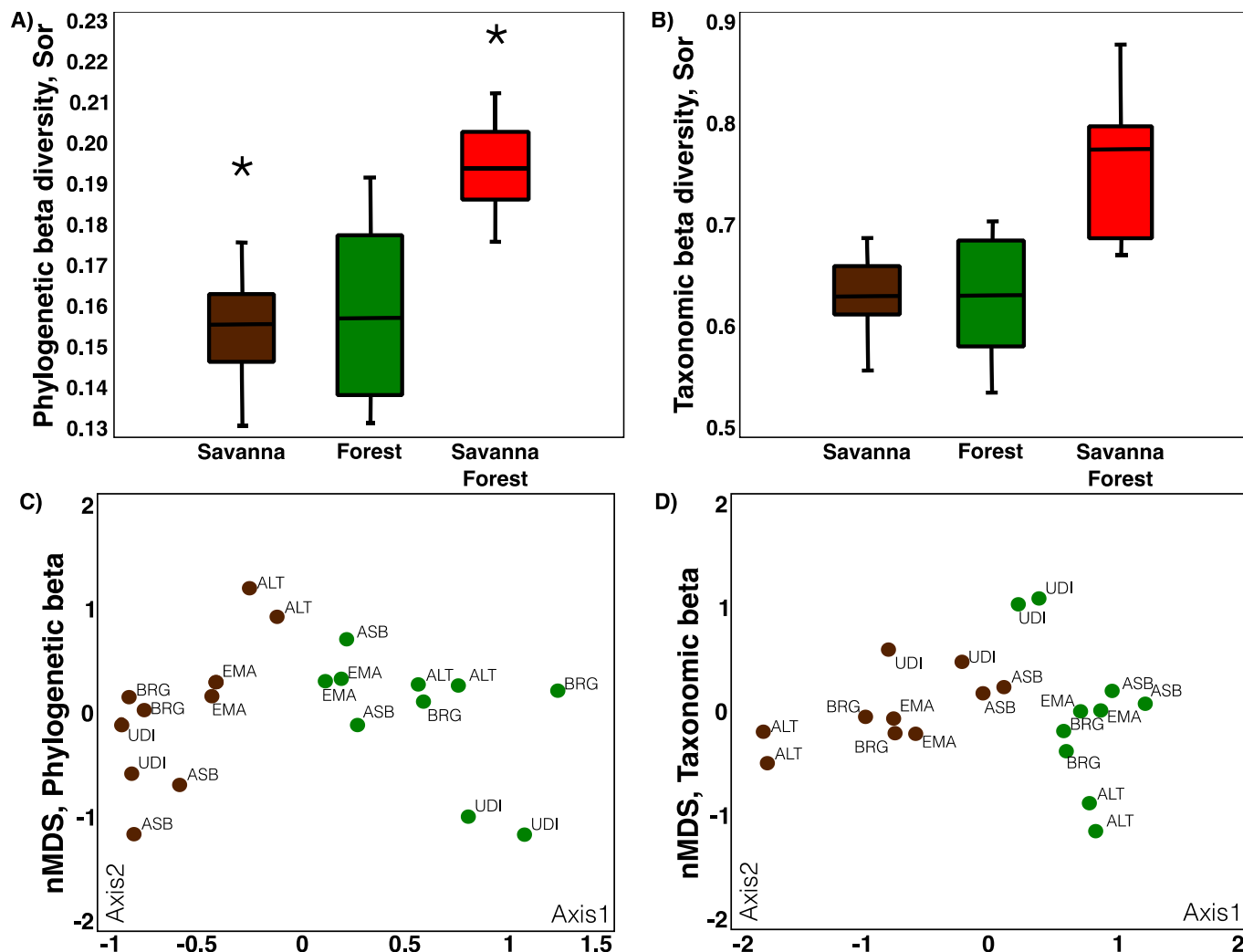
234

235 *Taxonomic and Phylogenetic Beta Diversity*

236 Forest and savanna ant communities were both taxonomically and phylogenetically
 237 distinct from each other, as illustrated by the ordination analyses (Figure 6-C and D). I found
 238 that, on average, the taxonomic or the phylogenetic dissimilarity between communities from
 239 different types of habitat (savanna or forest) was 21-24% greater than between communities
 240 from the same type of habitat (Figure 6-A and B). I also found that the phylogenetic dissimilarity
 241 between any two communities was much smaller than the taxonomic dissimilarity between these
 242 same communities (Figure 6-A and B).

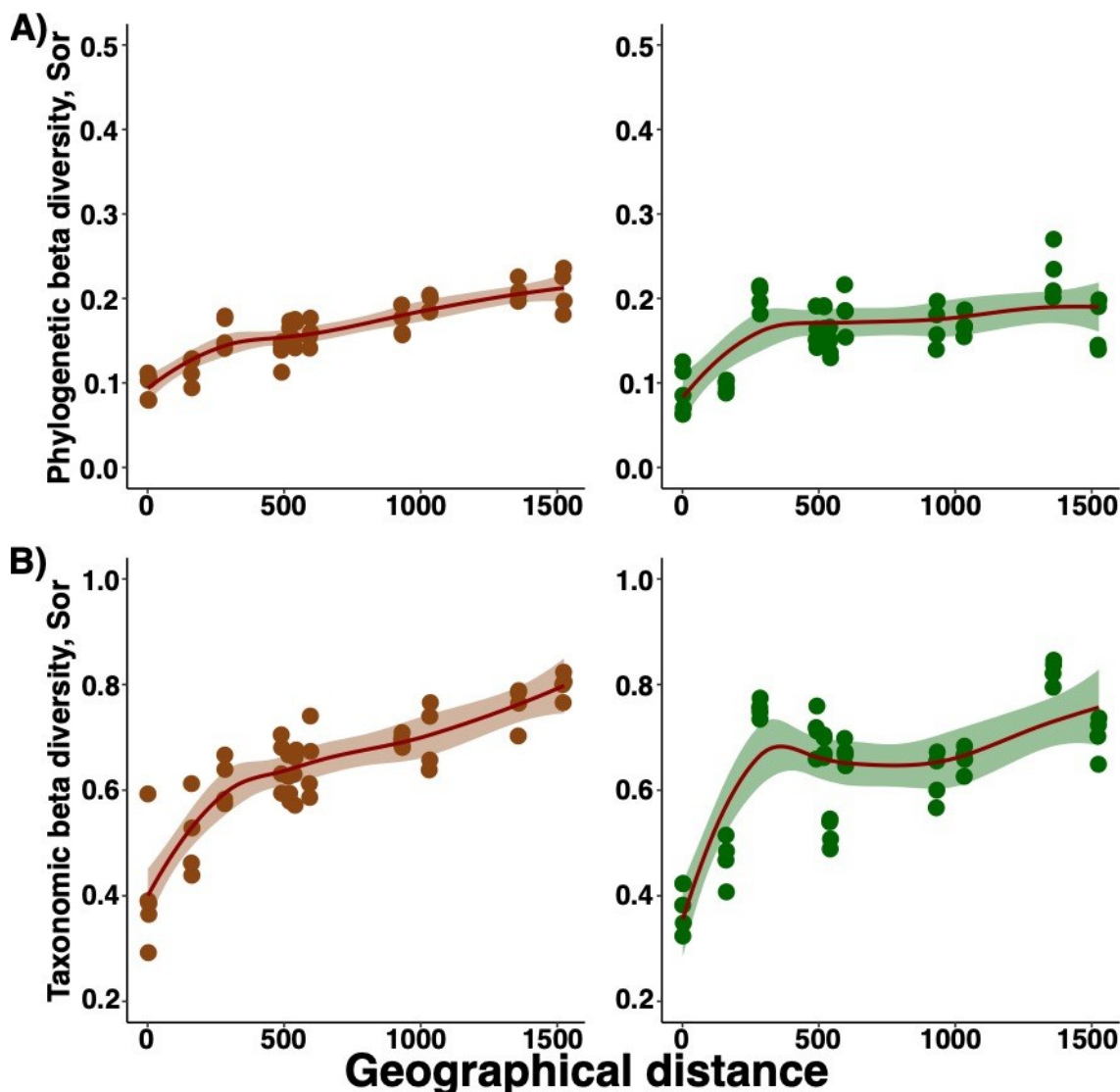
243

244



245
 246 Figure 6: Phylogenetic (A) and Taxonomic (B) dissimilarities between the savanna and forest
 247 communities. Nonmetric multidimensional scaling ordination-plots of the forest (green symbols)
 248 and savanna (symbols in brown) communities according to their phylogenetic (C) or taxonomic
 249 (D) dissimilarities (Sorensen index).
 250

251 Results of the Mantel tests showed that both the taxonomic and phylogenetic dissimilarity
 252 between any two communities increased as the geographic and environmental (climatic)
 253 distances between these communities increased. However, the correlation was stronger for the
 254 savanna than for the forest communities (Figure 7, Table 1). Furthermore, when the influence of
 255 environmental distance was partialled out, geographic distance was no longer significantly
 256 correlated with the taxonomic or phylogenetic dissimilarity of the forest communities, whereas
 257 for the savanna communities the correlation was still significant (Figure 8, Table 1).



258

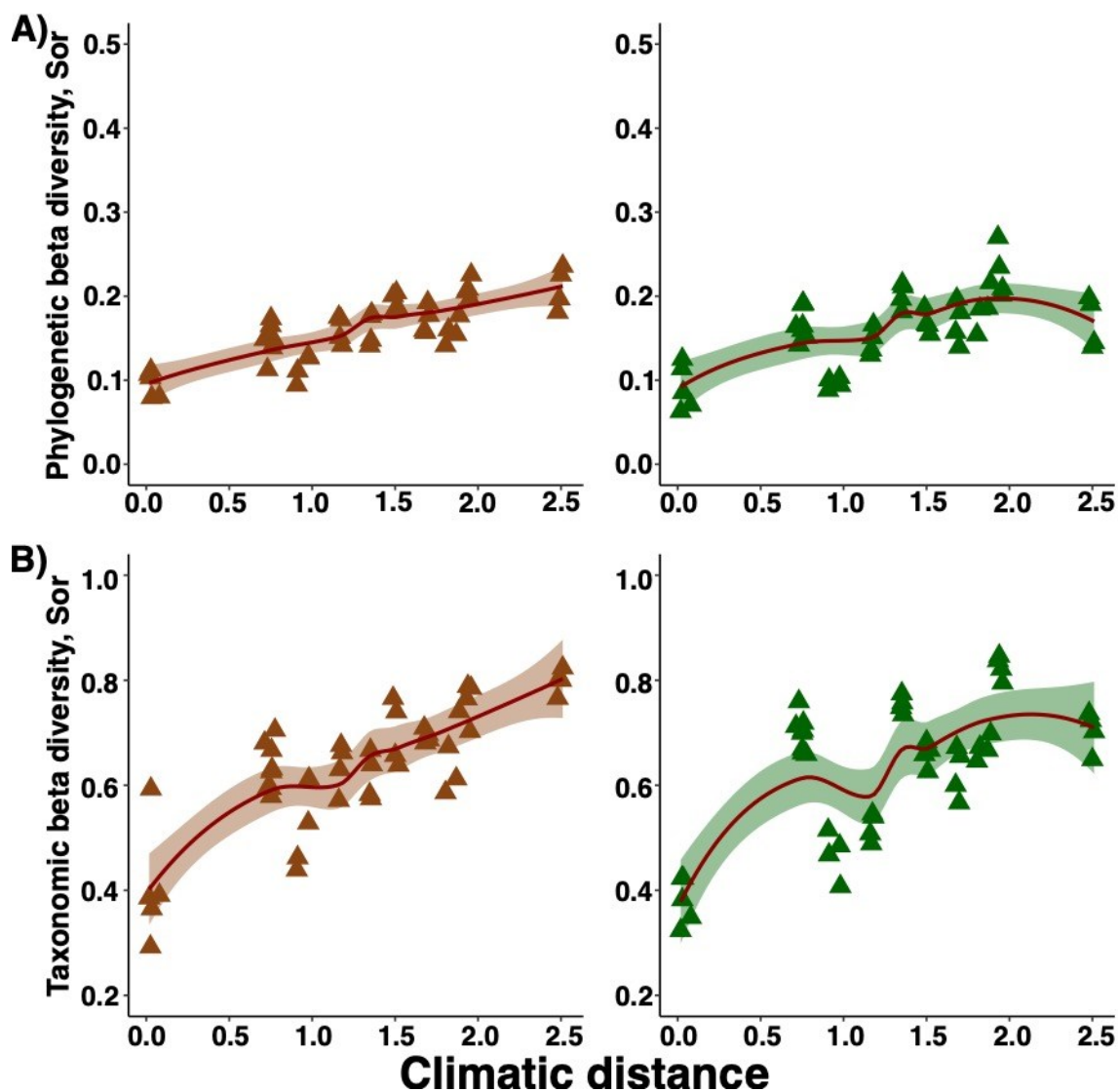
259 Figure 7: Relationship between phylogenetic/taxonomic beta diversity and geographic distance.
 260 Both metrics showed an increase in dissimilarity as the geographic distance between sampling
 261 areas increased.

262

263 Table 1: Mantel and partial Mantel correlations between beta diversity indices and geographical
 264 distance between the sampled ant communities. Values in bold are significant at $P < 0.05$.

	Beta Taxonomic		Beta Phylogenetic	
	Savanna	Forest	Savanna	Forest
Geographic distance	0.800	0.574	0.834	0.312
Climatic distance	0.860	0.634	0.803	0.396
Geographic distance with climatic distance partialled out	0.363	0.071	0.471	-0.062
Climatic distance with geographic distance partialled out	0.368	0.337	0.305	0.264

265



266

267 Figure 8: Relationship between phylogenetic/taxonomic beta diversity and climatic distance.

268 Both metrics showed an increase in dissimilarity as the climatic distance between sampling areas

269 increased.

270

271 **Discussion**

272 Although forest and savannas are habitats with highly contrasting vegetation structures,

273 the results of this study indicate that, overall, they both support a similar number of ant species.

274 This was true both at a regional scale (i.e., considering data from all five sites combined) and at

275 the scale of sites and transects. However, looking at the sites individually, it is clear that the

276 isolated Amazonian savanna site not only has less ant species than the adjacent forest (similarly

277 as detected in previous studies at this site; Vasconcelos, et al. 2010) but also that it has fewer

278 species than the savannas located in the Cerrado biome of central Brazil. Similarly, floristic

279 inventories have shown that the Amazonian savannas have fewer species of plants than the
280 Cerrado savannas (Sanaiotii et al 1997).

281 Forests and savannas, although being similar in terms of species richness, presented
282 distinct ant faunas with the number of species found exclusively in one or the other habitat being
283 greater than 75% in any of the sites we sampled. This is consistent with results from a meta-
284 analysis which showed that forests do not necessarily support more species of plants or animals
285 than the adjacent non-forest habitats, but rather different species (Sabo et al. 2005). Overall, only
286 about one-third of the species collected were found in two habitats sampled. However, I also
287 found that forest and savannas tend to share proportionally more species at higher than at lower
288 latitudes. Concomitantly, I observed a trend towards finding proportionally less species restricted
289 to the forest habitat at higher than at lower latitudes, indicating that more forest species are found
290 in savannas located at higher latitudes. Ant communities in Brazilian savannas show a reversed
291 latitudinal gradient of species richness (Vasconcelos et al., 2018; Vasconcelos et al., 2019), and
292 the results found in here indicate that this pattern may be associated, at least in part, with the fact
293 that the ant fauna from higher latitude savannas contains not only typical savanna species, but
294 also species that usually are associated with forest habitats. This view is reinforced by recent
295 findings which indicate that *Pheidole*, the most diverse ant genera in Neotropical rain forests
296 (Wilson, 2003), also show a reversed latitudinal gradient of species richness in the Cerrado
297 savannas and that several of the species found in southern Cerrado savannas are typically forest
298 species (Neves et al, 2019). Geographic variation in climate and in the structure of the savanna
299 vegetation may be involved with this pattern, since woody encroachment is known to enhance
300 the colonization of open savannas by ant species from more closed habitats (Andersen, 1997).
301 The savannas of ALT were more open than the other savannas I sampled, especially the one in
302 ASB which is located in one of the most productive areas of the Cerrado and which has been
303 protected from fire for more than a decade (Durigan, et al. 2007).

304 Overall, phylogenetic diversity did not differ between forest and savanna habitats and this
305 may well reflect the fact that most ant lineages found in one habitat were also found in the other.
306 In fact, of the 61 ant genera we recorded, 40 were found in both the forest and savanna habitats.
307 The analyses of phylogenetic alpha diversity showed that most of the ant communities I sampled,
308 from both forest and savannas, had a random phylogenetic structure (i.e., observed ses.PD,
309 ses.MPD and ses.MNTD did not differ from random expectations). This indicates that neither

310 environmental filtering nor biotic interactions (interspecific competition) have a strong influence
311 on the structuration of these communities. Exceptions included one forest community from ALT
312 which showed significant clustering with all the three phylogenetic metrics analyzed.

313 Phylogenetic clustering has also been detected in other ant communities around the globe,
314 notably those in wetter habitats (Blaimer et al., 2015; Donoso, 2013). Overall, I did not find a
315 correlation between the phylogenetic and taxonomic diversity of the communities. However, for
316 one metric (mean nearest taxon distance), phylogenetic diversity increased as the taxonomic
317 diversity of the community increased. Communities at the Amazon (ALT) tended to have lower
318 ses.MNTD values than those further south.

319 On average, the level of taxonomic or phylogenetic dissimilarity among the forest
320 communities I sampled was not different from the level of dissimilarity among the savanna
321 communities sampled. Nevertheless, forest and savanna communities were clearly distinct from
322 each other, both taxonomically and phylogenetically, in spite of the fact that communities from
323 the habitat type were more 2,000 km apart from each other. Species from ancient clades, such as
324 species from the genus *Pachycondyla*, *Hypoponera* and *Neoponera*, were more prevalent in
325 forests, whereas species from younger clades (e.g. Camponotini and Solenopsidini) in savannas.

326 Results of the partial Mantel test indicate that the dissimilarity between the sampled
327 savanna communities is related to both the geographic and climatic distance between the
328 sampling sites, suggesting that both stochastic and deterministic factors have an influence in the
329 organization of these communities. The fact that the savanna communities from ALT were
330 largely composed of a subset of the species found in the Cerrado domain, reinforces the idea that
331 stochastic events (dispersal limitation) were involved in the structuration of these isolated
332 communities. In contrast, stochastic events were of little importance in explaining the observed
333 variation in the dissimilarity of the forest communities

334

335

336

337

338

339

340

341 Concluding remarks

342 I did not find differences in ant species richness between adjacent forest and savanna
343 habitats. However, there was variation among sites. ALT was the site with smaller number of
344 savanna species, indicating that the ant community from that site is composed by subset of
345 species from sites of the Cerrado savanna. Of the total species I sampled, just one third was
346 shared between forest and savanna habitats. Nevertheless, there was a latitudinal increase in the
347 proportion of species shared between savannas and forests.

348 Using the phylogenetic approach, I have showed that most ant communities have a
349 random phylogenetic structure, except for ALT. The ant community in ALT has an aggregated
350 phylogenetic structure, which indicates that habitat filtering is the main structuring mechanism at
351 that site. The phylogenetic and taxonomic dissimilarity of the forest and savanna communities I
352 studied increased as the geographic and climatic distance between sampling sites increased. In
353 short, my study indicates that even though forest and savanna habitats have sharp differences in
354 physical structure, and the species inhabiting each of these two habitats are often different, their
355 ant communities have a very similar taxonomic and phylogenetic structure.

356
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372

373 **References**

- 374
375 Andersen, A. N. (1997). Functional groups and patterns of organization in North American ant
376 communities : a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 433–460. Doi:
377 10.1111/j.1365-2699.1997.00137.x.
378
- 379 Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., Edwards, S. V.
380 (2018). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*,
381 2018(10), 1–53. Doi:10.7717/peerj.5644
382
- 383 Antonelli, A., & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics?
384 *Taxon*, 60(2), 403–414. Doi: 10.1002/tax.602010.
385
- 386 Arnan, X. et al. 2016. Data from: Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic
387 ant diversity across the biogeographic regions of Europe. Doi: 10.5061/dryad.c763m
388
- 389 Bacci M., Solomon S E., Mueller, UG., Martins, VG., Carvalho, O.R.A., Vieira, L.G.E., Silva-
390 Pinhati, A.C.O. 2009 Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta* Fabricius (Formicidae:
391 Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and*
392 *Evolution*. 51. 3. 427-437. Doi: 10.1016/j.ympev.2008.11.005.
393
- 394 Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity.
395 *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
396
- 397 Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity.
398 *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808–812. Doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
399
- 400 Blaimer, B. B., Brady, S. G., Schultz, T. R., & Fisher, B. L. (2015). Functional and phylogenetic
401 approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. *Ecography*, 38(9), 901–912.
402 Doi: 10.1111/ecog.01370
403
- 404 Blaimer, B.B., Lloyd, M.W., Guillory, W.X. & Brady, S.G. (2016) Sequence capture and
405 phylogenetic utility of genomic ultraconserved elements obtained from pinned insect specimens.
406 *Plos One*, 11, e0161431. Doi: 10.1371/journal.pone.0161531.
407
- 408 Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown, W.L., Delabie J.H.C.,
409 Silvestre R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: An overview,
410 description, and evaluation, p.122-144. In D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & Schultz T.R.
411 (eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington and
412 London, Smithsonian Institution Press, 280p.
413
- 414 Branstetter , M.G., Longino, J.T. Ultra-conserved element phylogenomics of New World *Ponera*
415 (Hymenoptera: Formicidae) illuminates the origin and phylogeographic history of the endemic
416 exotic ant *Ponera exotica* (2019) *Insect Systematics and Diversity*. 3(2):1. 1-13. doi:
417 10.1093/isd/ixz001.
418

- 419 Cadotte, M. W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S. W., Cleland, E., & Oakley, T. H.
420 (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness,
421 abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 13(1), 96–105. Doi: 10.1111/j.1461-
422 0248.2009.01405.x
- 423
- 424 Cadotte, M.W. 2017 Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms.
425 *Ecology Letters*, 20:8. Doi: 10.1111/ele.12796.
- 426
- 427 Campos , R.I., Vasconcelos, H.L., Andersen, A.N., Frizzo, T.L.M., Spina, K.C. (2011) Multi-
428 scale ant diversity in savanna woodlands: na intercontinental comparison. *Austral Ecology*. 36,
429 983-992. Doi: 10.1111/j.1442-9993.2011.02255.x.
- 430
- 431 Carnaval, A. C., Waltari, E., Rodrigues, M. T., Rosauer, D. F., VanDerWal, J., Damasceno, R.,
432 ... Moritz, C. (2014). Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex
433 biome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141461. Doi:
434 10.1098/rspb.2014.1461
- 435
- 436 Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. a., & Kembel, S. W. (2009). The merging of
437 community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715.
438 Doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- 439
- 440 Chao, A., Chiu, C.-H., & Jost, L. (2010). Phylogenetic diversity measures based on Hill
441 numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558),
442 3599–3609. Doi: 10.1098/rstb.2010.0272
- 443
- 444 Daly, D.C. Cameron, K.M., Stevenson, D.W. 2001. Plant systematics in the age of genomics.
445 *Plant Physiol* 127:1328-1333. Doi: 10.1104/pp.010788.
- 446
- 447 Del Toro, I., Ribbons R., Pelini, S. The little things that run the world revisited: A review of ant-
448 mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*
449 17: 133-146.
- 450
- 451 Donoso, D. A. (2013). Assembly mechanisms shaping tropical litter ant communities.
452 *Ecography*, (37), 490–499. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00253.x
- 453
- 454 Durigan, G., Siqueira, M. F. De, Antonio, G., & Correa, D. (2007). Threats to the cerrado
455 remnants of the State of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola*, 64(August), 355–363. Doi:
456 10.1590/S0103-90162007000400006
- 457
- 458 Echeverría-Londoño, S., Enquist, B. J., Neves, D. M., Violle, C., Boyle, B., Kraft, N. J. B., ...
459 Kerkhoff, A. J. (2018). Plant functional diversity and the biogeography of biomes in North and
460 South America. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(DEC), 1–12.
461 Doi:10.3389/fevo.2018.00219
- 462

- 463 Faircloth BC, McCormack JE, Crawford NG, Harvey MG, Brumfield RT, Glenn TC.
464 Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary
465 timescales. *Syst Biol.* 2012;61(5):717-726. Doi:10.1093/sysbio/sys004
466
- 467 Faircloth, B. 2013. Illumiprocessor: a trimmomatic wrapper for parallel adapter and quality
468 trimming. *dx*. Doi:10.6079/j6079ill
469
- 470 Faircloth, B.C. 2016. PHYLUCE is a software package for the analysis of conserved genomic
471 loci. *Bioinformatics.* 32: 786-788. Doi: 10.1093/bioinformatics/btv646.
472
- 473 Feng, G., Zhang, J. L., Pei, N. C., Rao, M. De, Mi, X. C., Ren, H. B., & Ma, K. P. (2012).
474 Comparison of phylobetadiversity indices based on community data from Gutianshan forest plot.
475 *Chinese Science Bulletin*, 57(6), 623–630. Doi:10.1007/s11434-011-4869-1
476
- 477 Fenker, J., Tedeschi, L. G., Pyron, R. A., & Nogueira, C. de C. (2014). Phylogenetic diversity,
478 habitat loss and conservation in South American pitvipers (Crotalinae: Bothrops and
479 *Bothrocophias*). *Diversity and Distributions*, 20(10), 1108–1119. Doi: 10.1111/ddi.12217
480
- 481 Fernández, F. (2003). Introducción a las hormigas de la región Neotropical. In Director (Vol.
482 19). Retrieved from <http://antbase.org/ants/publications/20978/20978.pdf>
483
- 484 Fick, S.E. and R.J. Hijmans, 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for
485 global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315. Doi:
486 10.1002/joc.5086.
487
- 488 Fogarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review.
489 *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244. Doi: 10.1023/A:1008891901953.
490
- 491 Graham, C. H., & Fine, P. V. a. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and
492 evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(12), 1265–1277. Doi:
493 10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x
494
- 495 Hijmans, R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones, P.G. and Jarvis, A. 2005. Very high resolution
496 interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:
497 1965-1978. Doi: 10.1002/joc.1276
498
- 499 D.T. Hoang, O. Chernomor, A. von Haeseler, B.Q. Minh, L.S. Vinh (2018) UFBoot2: Improving
500 the ultrafast bootstrap approximation. *Mol. Biol. Evol.*, 35:518–522. Doi:
501 10.1093/molbev/msx281
502
- 503 Holldobler, B. Wilson, E.O., 1990. *The Ants*. Cambridge, Harvard University Press, 732p.
504
- 505 Hughes, C. E., Pennington, R. T., & Antonelli, A. (2013). Neotropical Plant Evolution:
506 Assembling the Big Picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), 1–18.
507 Doi:10.1111/boj.12006
508

- 509 Jesovnik, A., Sosa-Calvo, J., Lloyd, M., Branstetter, M.G., Fernández, F., Schultz, T.R. (2017)
 510 Phylogenomic species delimitation and host-symbiont coevolution in the fungus-farming ant
 511 genus *Sericumyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae): ultraconserved elements (UCEs) resolve
 512 a recent radiation. *Systematic Entomology*. 42: 523-542. Doi: 10.1111/syen.12228.
 513
- 514 Kembel S, Cowan P, Helmus M, Cornwell W, Morlon H, Ackerly D, Blomberg S, Webb C
 515 (2010). "Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology." *Bioinformatics*, 26, 1463–
 516 1464. Doi: 10.1093/bioinformatics/btq166.
 517
- 518 Klunk, C.L., Giehl, E.L.H., Lopes, B.C., Marcineiro, F.R., Rosumek, F.B. Simple does not mean
 519 poor: grasslands and forests harbor similar ant species richness and distinct composition in
 520 highlands of southern Brazil. *Biota Neotropica* 18(3):e20170507. Doi:10.1590/1676-0611-bn-
 521 2017-0507.
 522
- 523 Kumar, D., & Scheiter, S. (2019). Biome diversity in South Asia - How can we improve
 524 vegetation models to understand global change impact at regional level? *Science of the Total*
 525 *Environment*, 671, 1001–1016. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.03.251
 526
- 527 Lach, L., Parr, C.L. & Abbott, K.L. (eds.) 2010. *Ant Ecology*. New York, Oxford University
 528 Press, 429p. Doi: 10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001.
 529
- 530 Lanfear, R, Calcott, B., Ho SYW, Guindon S (2012) Partition Finder: combined selection of
 531 partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and*
 532 *Evolution* 29(6): 1695-1701. Doi: 10.1093/molbev/mss020.
 533
- 534 Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T, Calcott B. (2016) PartitionFinder2: New
 535 methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological
 536 phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 34(3):772-773. Doi:
 537 10.1093/molbev/msw260.
 538
- 539 Lefcheck J.S., Byrnes, J.E.K., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J.N., Eisenhauer, N., Hensel, M.J.,
 540 Hector, A., Cardinale, B.J., Duffy, J.E. 2015. Biodiversity enhances ecosystem
 541 multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature communications*, 6:1, 6936. Doi:
 542 10.1038/ncomms7936.
 543
- 544 Leprieur, F., Albouy, C., de Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R., & Mouillot, D. (2012).
 545 Quantifying phylogenetic beta diversity: Distinguishing between "true" turnover of lineages and
 546 phylogenetic diversity gradients. *PLoS ONE*, 7(8). Doi: 10.1371/journal.pone.0042760
 547
- 548 Liu, C., Gunard, B., Blanchard, B., Peng, Y. Q., & Economo, E. P. (2016). Reorganization of
 549 taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation.
 550 *Ecological Monographs*, 86(2), 215–227. Doi: 10.1890/15-1464.1
 551
- 552 Liu, C., Sarnat, E.M., Friedman, N.R., Hita Garcia, F., Darwell, C., Booher, D., Kubota, Y.,
 553 Mikheyev, A.S. and Economo, E.P. (2020), Colonize, radiate, decline: Unraveling the dynamics
 554 of island community assembly with Fijian trap-jaw ants. *Evolution*. Doi:10.1111/evo.13983

- 555
 556 Lopes, C.T., Vasconcelos, H.L. 2008. Evaluation of three methods for sampling ground-dwelling
 557 ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology*, 37(4): 399-405. Doi: 10.1590/S1519-
 558 566X2008000400007.
 559
- 560 Melo, W. A., Freitas, C. G., Bacon, C. D., & Collevatti, R. G. (2018). The road to evolutionary
 561 success: Insights from the demographic history of an Amazonian palm. *Heredity*, 121(2), 183–
 562 195. Doi: 10.1038/s41437-018-0074-1
 563
- 564 Bui Quang Minh, Minh Anh Thi Nguyen, Arndt von Haeseler, Ultrafast Approximation for
 565 Phylogenetic Bootstrap, *Molecular Biology and Evolution*, Volume 30, Issue 5, May 2013,
 566 Pages 1188–1195, Doi: 10.1093/molbev/mst024
 567
- 568 Moreau, C. S. 2008. Unraveling the Evolutionary History of the Hyperdiverse Ant Genus
 569 Pheidole (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 224-239.
 570 10.1016/j.ympev.2008.02.020.
 571
- 572 Morrone, J. J. (2014). Cladistic biogeography of the Neotropical region: Identifying the main
 573 events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics*, 30(2), 202–214. Doi:
 574 10.1111/cla.12039
 575
- 576 Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. a, & Kent, J. (2000).
 577 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. Doi:
 578 10.1038/35002501
 579
- 580 Ndiribe, C., Pellissier, L., Antonelli, S., Dubuis, A., Pottier, J., Vittoz, P., ... Salamin, N. (2013).
 581 Phylogenetic plant community structure along elevation is lineage specific. *Ecology and*
 582 *Evolution*, 3(15), 4925–4939. Doi: 10.1002/ece3.868
 583
- 584 Neves, K., Moura, M.R., Maravalhas, J., Pacheco, R., Pie, M.R., Schultz, T.R., Vasconcelos,
 585 H.L. Functional richness shows spatial scale dependency in Pheidole ant assemblages from
 586 Neotropical savannas. *Ecology and Evolution*. 00:1-8. Doi: 10.1002/ece3.5672.
 587
- 588 Nguyen, L.T., Schmidt, H.A., Haeseler, A. von, Minh, B.Q. (2015) IQ-TREE: A fast and
 589 effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Mol. Biol. Evol.*,
 590 32:268-274. Doi: 10.1093/molbev/msu300.
 591
- 592 Oksanen, J., Blanchet F.G., Kindt, R., Legendre P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L.,
 593 Solymos P., Stevens, M.H.H., Wagner H. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R
 594 package version 2.3-0.
 595
- 596 Oliveira-Filho, A.T. and Ratter, J.A. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da região dos
 597 cerrados e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o quaternário tardio. In Rodrigues,
 598 R.R. and Leitão Filho, H.F. (Eds.) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo:
 599 EDUSP, FAPESP. p. 73-39.
 600

- 601 Oliveira-Filho, A.T.; Ratter, J.A. 2002 Vegetation physiognomies and wood flora of the biome
602 Cerrado. In: Oliverira, P.S.; Marquis, R.J. (eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural*
603 *history of a neotropical Savanna*. New York: Columbia Univeristy Press, 2002. p. 91-120. Doi:
604 10.7312/oliv12042-007.
- 605
606 Pennington R.T., Lehmann, C., Rowland, L.M. 2018. Tropical savannas and dry forests. *Current*
607 *Biology* 28(9):541-545. Doi: 10.1016/j.cub.2018.03.014. Doi: 10.1016/j.cub.2018.03.014.
- 608
609 Price, S.L., Powell, S., Kronauer, D.J., Tran, L.A., Pierce, N.E., Wayne, R.K. 2014. Renewed
610 diversification is associated with new ecological opportunity in the Neotropical turtle ants.
611 *J.Evol.Biol.* 27:242-258. Doi: 10.1111/jeb.12300.
- 612
613 Ratter, J.A. 1992. Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. In P.A. Furley; J.
614 Proctor & J.A. Ratter (eds.) *Dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall. London.
- 615
616 Ratter, J.A. Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the
617 Brazilian cerrado vegetation III: comparison pf the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh*
618 *Journal of Botany* 60:57-109. Doi: 10.1017/S0960428603000064.
- 619
620 R Core Team. 2017. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for
621 Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.
- 622
623 Ranzi, A., 2000. *Paleontologia da Amazônia: megafauna do Pleistoceno*. Florianópolis: UFSC.
- 624
625 Sabo J.L., Sponseller, R., Dixon, M.D. 2005. Riparian zones increase regional species richness
626 by harboring different, not more, species. *Ecology* 86(1): 56-62. Doi: 10.1890/04-0668.
- 627
628 Sanaiotti, T.M. Bridgewater, S., Ratter, J.A. 1997. A floristic study of the savanna vegetation of
629 the State of Amapa, Brazil, and suggestions for its conservation. *Boletim do Museu Paraense*
630 *Emilio Goeldi (Serie Botanica)* 13(1):329.
- 631
632 Schmidt, F. A., Ribas, C. R., Sobrinho, T. G., Ubaidillah, R., Schoereder, J. H., Clough, Y., &
633 Tscharntke, T. (2017). Similar alpha and beta diversity changes in tropical ant communities,
634 comparing savannas and rainforests in Brazil and Indonesia. *Oecologia*, 185(3), 487–498. Doi:
635 10.1007/s00442-017-3960-y
- 636
637 Simon, M.F., Grether, R.; Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E.
638 2009. Recent assembly of the Cerrado a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution
639 of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 106(48): 20359-
640 20364. Doi: 10.1073/pnas.0903410106.
- 641
642 Smith, M. A., Hallwachs, W., & Janzen, D. H. (2014). Diversity and phylogenetic community
643 structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, 37(8), 720–731. Doi:
644 10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x
- 645
646 Soltis, D.E., Soltis, P.S. 2000. Contributions of plant molecular systematics to studies of

- 647 molecular evolution. *Plant Mol Biol.* 42:45-75. Doi: 10.1023/A:1006371803911.
648
- 649 Southwood, T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52, 3-18.
650 Souza-Neto, A. C., Cianciaruso, M. V., & Collevatti, R. G. (2016). Habitat shifts shaping the
651 diversity of a biodiversity hotspot through time: Insights from the phylogenetic structure of
652 Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*, 43(2), 340–350. Doi:
653 10.1111/jbi.12634
654
- 655 Ströher, P.R., Meyer, A.L.S., Zarza, E., McCormack, J., Pie, M.R. Phylogeography of ants from
656 the Brazilian Atlantic Forest. *Organisms, Diversity and Evolution* 19: 435-445. Doi:
657 10.1007/s13127-019-00409-z.
658
- 659 Victor A Tagliacollo, Robert Lanfear, Estimating Improved Partitioning Schemes for
660 Ultraconserved Elements , *Molecular Biology and Evolution*, Volume 35, Issue 7, July 2018,
661 Pages 1798–1811. Doi: 10.1093/molbev/msy069
662
- 663 Vasconcelos, H.L., Maravalhas, J. B., Feitosa, R. M., Pacheco, R., Neves, K. C., & Andersen, A.
664 N. (2018). Neotropical savanna ants show a reversed latitudinal gradient of species richness, with
665 climatic drivers reflecting the forest origin of the fauna. *Journal of Biogeography*, 45(1). Doi:
666 10.1111/jbi.13113
667
- 668 Vasconcelos, Heraldo L., Maravalhas, J. B., Neves, K. C., Pacheco, R., Vieira, J., Camarota, F.
669 C., Araújo, G. M. (2019). Congruent spatial patterns of ant and tree diversity in Neotropical
670 savannas. *Biodiversity and Conservation*, 28(5), 1075–1089. Doi: 10.1007/s10531-019-01708-9
671
- 672 Vasconcelos, Heraldo L., Vilhena, J. M. S., Facure, K. G., & Albernaz, A. L. K. M. (2010).
673 Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest.
674 *Journal of Biogeography*, 37(3), 432–440. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02230.x
675
- 676 Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O., & Gering, J. C. (2002). The additive partitioning
677 of species diversity: Recent revival of an old idea. *Oikos*, 99(1), 3–9. Doi: 10.1034/j.1600-
678 0706.2002.990101.x
679
- 680 Ward P.S., 2007. Phylogeny, classification and species-level taxonomy of ants. *Zootaxa*. 1668.
681 549-563. Doi: 10.11646/zootaxa.1668.1.26.
682
- 683 Webb, C. O. (2000). Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities : An
684 Example for Rain Forest Trees. 156(2), 145–155. Doi: 10.1086/303378.
685
- 686 Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and
687 Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. Doi:
688 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.
689
- 690 Williams, J.L., Zhang, Y.M., Lloyd, M.W., LaPolla, J.S., Schultz, T.R. and Lucky, A. (2020),
691 Global domination by crazy ants: phylogenomics reveals biogeographical history and invasive

- 692 species relationships in the genus *Nylanderia* (Hymenoptera: Formicidae). *Syst Entomol.*
693 doi:10.1111/syen.12423
694
695 Wilson E.O. 2003. *Pheidole in the New World: A dominant, hyperdiverse and genus*. Harvard
696 University Press, Cambridge, MA.

CAPÍTULO 2

Organização funcional e filogenética de comunidades de formigas em um gradiente vegetacional no Cerrado.

1 **Introdução**

2 Entender como a estrutura das comunidades biológicas varia ao longo de gradientes
3 ambientais e os fatores associados à esta variação são questões bastante relevantes para a
4 ecologia de comunidades (Reisch et al 2018). Devido a esta importância, as abordagens usadas
5 para entender a diversidade das espécies têm se desenvolvido nos últimos anos.

6 O uso de informações como a riqueza, abundância e composição das espécies
7 representam apenas uma parte do que é necessário para compreender os padrões de diversidade.
8 Além destas informações, existem outras características das espécies que devem ser
9 consideradas, como por exemplo, a sua morfologia, função ecossistêmica e as relações de
10 parentesco com outras espécies (Arnan et al 2016). Por isso, com a finalidade de melhorar o
11 entendimento da estrutura das comunidades, os estudos mais recentes têm-se dedicado à análise
12 de padrões e mecanismos que envolvem a diversidade funcional (FD) e filogenética (PD).

13 A diversidade funcional é um componente chave da biodiversidade pois fornece uma
14 ligação entre as características das espécies (morfológicas, fisiológicas ou comportamentais) e o
15 gradiente ambiental, o nicho que ocupam, e o papel que estas espécies desempenham no
16 ambiente (Swenson 2014). Já a diversidade filogenética é uma medida da comunidade baseada
17 nas relações filogenéticas entre as espécies. Através desta medida pode-se identificar a estrutura
18 filogenética da comunidade, além de ser possível avaliar os padrões filogeográficos e o tempo de
19 diversificação e origem das espécies (Webb et al 2000; Cavender-Bares et al 2006). Embora
20 estas sejam informações que trazem contribuições ao estudo das comunidades, é necessário
21 cautela quanto a interpretação dos padrões oferecidos pelas métricas de PD e FD.

22 Isso se deve primeiramente ao fato de que o conjunto de dados necessários para estas
23 métricas não estão bem definidos para muitos grupos de espécies, sendo plantas a mais notória
24 exceção (Violle et al 2014; Kimball et al 2016). Quanto aos traços funcionais, é necessário
25 definir um conjunto de traços que sejam comuns para todas as espécies da comunidade em estudo e,
26 ainda, deve-se garantir que estes traços estejam associados às condições ambientais e funções
27 ecológicas que as espécies desempenham nos ecossistemas (Laureto et al 2015). No que se refere
28 às informações moleculares, é necessário avaliar os métodos utilizados para reconstruir a
29 filogenia das espécies assim como a disponibilidade de dados (número de espécies
30 sequenciadas). É preciso que haja critérios quanto a escolha dos métodos evolutivos, pois uma
31 vez que a árvore filogenética é composta por diferentes espécies, e estas possuem diferentes

32 tempos de diversificação, não é possível que um único modelo seja suficiente para reconstruir as
33 relações entre elas (Smith et al 2020). A preocupação com as abordagens de traços e filogenética
34 sugerem a necessidade de encontrar uma alternativa que permita estimar relações ecológicas
35 entre as espécies, e ao mesmo tempo lidar com a limitação de ambas as fontes de informação. A
36 maneira encontrada foi considerar que FD e PD são métricas complementares e assim
37 transformar estas duas métricas em uma única, conhecida como Distância Funcional-
38 Filogenética (FPDist, Cadotte et al 2013). Desta forma, as medidas de diversidade das
39 comunidades podem ser ponderadas diferencialmente por informações funcionais e filogenéticas.

40 Essa complementariedade tem papel importante na compreensão dos fatores ecológicos e
41 evolutivos envolvidos na estruturação das comunidades biológicas. Por exemplo, os traços
42 medidos podem ser um produto da evolução, e conseqüentemente estarão relativamente
43 conservados através do tempo. Se isso é verdade, significa que estes traços correspondem bem à
44 filogenia, significando que as medidas de traço e filogenia explicam padrões ecológicos similares
45 (Cavender-Bares et al 2006, Cadotte et al 2013). Por outro lado, os traços podem ser
46 selecionados através de pressões bióticas e abióticas, ou seja, após estas espécies terem se
47 divergido do seu ancestral comum, elas estariam sofrendo pressões adaptativas. Sendo assim, os
48 diferentes traços poderiam apresentar diferentes graus de conservatismo ou
49 convergência/divergência ao longo da filogenia. Por fim, a filogenia e os traços medidos
50 poderiam estar representando diferentes aspectos da ecologia das espécies componentes da
51 comunidade (Cavender-Bares et al 2006, Cadotte et al 2013). Diante disto, a combinação destas
52 informações torna possível medir a dissimilaridade entre as espécies considerando as
53 contribuições da FD, da PD e de ambas combinadas (FPDist).

54 Compreender os padrões de estrutura das comunidades requer um detalhamento
55 específico sobre o sistema em questão. Existem três fatores que devem ser considerados: a) o
56 padrão dominante de estruturação da comunidade (se disperso, aleatório ou agregado), b) o
57 padrão dominante da evolução dos traços (se divergente, convergente ou conservado) e c)
58 certificar que os traços medidos estão mesmo refletindo o que ocorre dentro da comunidade
59 (Cadotte et al 2013). O uso de FPDist fornece recursos que auxiliam visualizar e medir estes
60 padrões de forma que os três fatores acima sejam incluídos.

61 Em comparação às outras métricas existentes, a FPDist ainda tem sido pouco utilizada.
62 Entretanto alguns autores defendem que o seu uso deveria ser mais frequente (Swenson 2019).

63 Com o uso da FPDist foi possível identificar divergências nos traços funcionais de espécies de
64 répteis em ecorregiões da América do norte (Burbrink & Myers 2015), determinar a influência
65 do tamanho e isolamento de ilhas na estruturação de comunidades de aves (Si et al 2017), e o
66 efeito da altitude (Kitagawa et al 2018) e do tipo de habitat (Miatto & Batalha 2018) na
67 estruturação de comunidades vegetais. Aqui utilizei a FPDist para avaliar eventuais mudanças
68 nos padrões de estruturação da comunidade de formigas ao longo de um gradiente natural de
69 cobertura vegetal no sudeste brasileiro. Este gradiente envolve quatro tipos vegetacionais,
70 variando desde uma savana aberta até uma floresta fechada e, portanto, representa um gradiente
71 de aumento na biomassa arbórea e de diminuição na cobertura de gramíneas. O solo, a
72 incidência de incêndios e a profundidade do lençol freático são os principais determinantes deste
73 gradiente (Pinheiro & Monteiro 2010). Os solos das formações savânicas são em geral mais
74 pobres do que os de formações florestais (Oliveira Filho & Ratter 2000; 2002; Pinheiro &
75 Monteiro 2010). A supressão do fogo facilita a transição de ambientes savânicos em florestais
76 (Durigan & Ratter 2016; Gomes et al 2020), enquanto a transição entre floresta seca (cerradão) e
77 floresta semidecidual depende da disponibilidade de água no solo (Pinheiro & Monteiro 2010).

78 Vários estudos recentes avaliaram como os gradientes ambientais influenciam a
79 diversidade funcional e filogenética de comunidades de formigas (Silva & Brandão 2014; Arnan
80 et al 2014; Blaimer et al 2015; Arnan et al 2016; Drose et al 2019). Entretanto, estes trabalhos
81 analisaram estas duas métricas de forma independente, apesar destas serem complementares,
82 aumentando assim nosso poder de compreensão dos mecanismos envolvidos na estruturação das
83 comunidades. Estudos prévios ao longo do gradiente campo-savana-floresta na região do
84 domínio do Cerrado no Brasil central, mostram mudanças marcantes na composição de espécies
85 de formigas a despeito da pouca variação na riqueza taxonômica na maior parte deste gradiente
86 (Pacheco & Vasconcelos 2012). Entretanto, não há estudos que tenham avaliado como a
87 diversidade funcional e filogenética das comunidades de formigas eventualmente varia em
88 função de mudanças na cobertura vegetal. Tradicionalmente, traços morfológicos têm sido
89 amplamente utilizados em estudos sobre a diversidade funcional de comunidades de formigas,
90 dada a relação conhecida ou presumida destes traços com suas funções (Parr et al 2017, Neves et
91 al 2019). Sabe-se também que estes traços morfológicos tendem a responder a variações na
92 estrutura do habitat, de forma que formigas que ocupam habitats estruturalmente mais simples
93 tendem a ter características morfológicas distintas (e.g., patas mais longas e olhos posicionados

94 mais dorsalmente) do que aquelas que ocupam habitats mais complexos (Gibb & Parr 2013). Por
95 outro lado, estudos filogenéticos demonstraram que a diversidade de comunidades de formigas
96 possui uma relação positiva com a complexidade dos habitats (Drose et al 2019). Isto sugere que
97 em alguns casos os traços morfológicos e a filogenia podem não necessariamente estar revelando
98 padrões ecológicos similares. Estudos demonstram que nestes casos, quando tem seu sinal testado
99 ao longo da filogenia, os traços morfológicos podem apresentar uma ausência de sinal ou um
100 sinal filogenético fraco (Blaimer et al. 2015).

101 Até o presente momento, os estudos sobre a diversidade funcional e filogenética para
102 comunidades de formigas analisaram ambas métricas de forma independente. Além disso, o
103 cálculo destas métricas são baseados em filogenias construídas a partir de uma parte do genoma
104 das espécies, na maioria das vezes representados por um pequeno número de fragmentos de
105 genes mitocondriais e nucleares (Blaimer et al. 2015; Arnan et al 2016; Drose et al. 2019). Para
106 este presente trabalho, irei apresentar padrões de diversidade de comunidades de formigas
107 utilizando a métrica combinada de FPDist que foi calculada a partir de uma filogenia
108 reconstruída através de técnicas filogenômicas, mais especificamente, através do uso de
109 Elementos Ultra-Conservados (UCEs). Desta forma, o presente estudo teve como objetivo
110 responder as seguintes questões: (1) Os traços funcionais avaliados são filogeneticamente
111 conservados (ou seja, possuem um sinal filogenético positivo)? (2) Existem diferenças na
112 distâncias funcional-filogenética das comunidades de formigas que habitam diferentes tipos de
113 ambientes savânicos e florestais (e que em conjunto representam um gradiente de aumento na
114 cobertura arbórea)? (3) Os padrões de estruturação das comunidades estudadas diferem de um
115 padrão aleatório? (4) A importância relativa das distâncias funcionais e filogenéticas na
116 estruturação das comunidades de formigas difere entre habitats com diferentes níveis de
117 cobertura arbórea?

118

119 **Material e métodos**

120 **Área de estudo**

121 O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Santa Bárbara, uma reserva biológica
122 com área de 2715 ha, localizada em Águas de Santa Bárbara, São Paulo, Brasil (22 ° 48 'S, 49 °
123 14' W), próximo ao extremo sul da região do Cerrado. A altitude varia entre 600 e 680 m e o
124 clima é classificado como Cwa de Koppen, caracterizado por um verão quente e um inverno seco

125 (Alvares et al 2013; Brando & Durigan 2005). A vegetação local é caracterizada como um
126 mosaico de pastagens, savanas e florestas. Nas últimas três décadas, houve um aumento na
127 biomassa de árvores em toda a área da Estação Ecológica, associada às políticas de combate a
128 incêndios (Abreu et al. 2017). As amostragens ocorreram entre dezembro de 2014 e dezembro de
129 2016. As formigas foram amostradas em quatro tipos de vegetação, representando um gradiente
130 crescente de biomassa arbórea. Eu amostréi espécies de formigas na savana aberta (campo
131 cerrado), na savana fechada (cerrado sensu stricto), na floresta seca (cerradão) e na floresta
132 semidecídua.

133

134 **Métodos de amostragem**

135 Foram estabelecidos três transectos de amostragem (aproximadamente 380m de
136 comprimento) em de cada tipo de vegetação, mantendo uma distância mínima de pelo menos 1
137 km entre cada transectos. Eu utilizei dois métodos de amostragem. Primeiramente, amostras de
138 folhas foram coletadas aleatoriamente ao longo de cada transecto, a fim de formar uma amostra
139 composta de 8 L de serapilheira peneirada. Na maioria dos casos, esse volume de serapilheira
140 peneirada foi obtido após a coleta de cerca de 50 folhas de serapilheira de aproximadamente 0,25
141 m² cada. A serapilheira foi peneirada através de uma malha de 0,8 cm e depois transferida para
142 um extrator Winkler (Bestelmeyer et al., 2000). Em segundo lugar, ao longo de cada transecto,
143 instalei 10 parcelas distribuídas em intervalos de 40 m. Cada parcela continha quatro armadilhas
144 sem isca, dispostas em um quadrante de aproximadamente 2,5 × 2,5 m. As armadilhas
145 permaneceram no campo por 48 horas.

146 As formigas foram classificadas em morfoespécies e, sempre que possível, identificadas
147 usando as chaves taxonômicas disponíveis ou por comparação com espécimes previamente
148 identificados por taxonomistas de formigas que foram depositados na Coleção Zoológica da
149 Universidade Federal de Uberlândia (UFU) no Brasil. As espécies coletadas neste estudo foram
150 depositadas na Coleção da UFU.

151

152 **Traços morfológicos**

153 Eu medi 10 traços morfológicos (Tabela 1) de pelo menos cinco espécimes de cada
154 espécie, exceto em espécies raras; nesse caso, medimos todos os poucos espécimes disponíveis.
155 Sempre que possível, os indivíduos medidos eram de diferentes transectos. Todos os traços

156 (exceto WL) foram relativizados como a razão entre a característica correspondente e o tamanho
 157 do corpo (WL). Todas as medidas de características foram padronizadas para média zero e
 158 variância unitária para obter uma matriz de distância funcional usando a distância euclidiana.
 159

160 Tabela 1: Dez características morfológicas das formigas utilizadas neste estudo, a abreviação
 161 dada a cada característica e uma descrição do significado funcional das características. As
 162 funções presumidas foram baseadas na literatura disponível (Weiser & Kaspari, 2006; Gibb et al
 163 2015; Martello et al 2018)

Traço morfológico	Abreviação	Função presumida
Medida de Weber	WL	WL é relacionado ao tamanho total da espécie de formiga e correlacionado com vários comportamentos ecológicos, como o uso de recursos
Largura da cabeça	HWA/HW	HWA e HW são relacionados com o tamanho de orifícios que uma formiga operária pode atravessar. Medida correlacionada com comportamento de nidificação. HWA é a medida da cabeça acima dos olhos e HW é a medida da cabeça através dos olhos.
Distância inter-ocular	IO	IO refere-se a percepção de complexidade do habitat e com a performance visual de predadores.
Clípeo	CL	CL é relacionado com a utilização do açúcar como fonte de recurso alimentar.
Pecíolo	PL	PL é relacionado com a posição trófica e comportamento predador
Olho	EL	EL é relacionado com comportamento de forrageamento e navegação em formigas.
Fêmur	FL	FL refere-se à eficiência em locomoção e forrageamento
Mandíbula	ML	ML pode apresentar efeitos importantes no tipo de recurso alimentar consumido
Escapo	SL	SL é importante para a percepção de informações quimiosensoriais.

164

165 **Análises dos dados**

166 **Sinal filogenético**

167 As análises foram realizadas usando a árvore filogenética apresentada no Capítulo 1.
 168 Testei se havia um sinal filogenético positivo ou negativo em cada característica funcional
 169 usando a estatística K de Blomberg (Blomberg et al 2003). Esta estatística considera que quando
 170 valor de $K > 1$ indica um sinal filogenético positivo, o que significa que espécies intimamente
 171 relacionadas têm características mais semelhantes do que o esperado no modelo de movimento
 172 browniano (Blomberg's et al 2003). Quando valor de $K < 1$ indica um sinal filogenético negativo,

173 o que significa que espécies estreitamente relacionadas são mais divergentes em suas
 174 características do que o esperado no modelo de movimento browniano, enquanto valores de K
 175 próximos a 0 indicam uma ausência de sinal filogenético, de modo que espécies estreitamente
 176 relacionadas não são mais semelhantes em suas características do que espécies distantes
 177 (Blomberg et al 2003). A significância dos valores de K observados foi avaliada através de testes
 178 de randomização que produziram uma distribuição nula de 9999 valores de K. Os cálculos foram
 179 realizados usando o pacote 'phytools' (Revell 2012) no R 3.3.3 (R Core Team 2017).

180

181 **Distância funcional-filogenética par-a-par**

182 Para calcular a matriz de distância filogenética funcional, usei três matrizes: (1) a matriz
 183 da comunidade (locais como linhas e espécies como colunas), (2) a matriz funcional (espécies
 184 como linhas e características como colunas) e (3) a matriz filogenética, representada pela
 185 distância par-a-par entre todas as espécies que compõem as comunidades.

186 Em seguida, calculei a distância funcional-filogenética par-a-par entre as espécies
 187 seguindo a equação (Cadotte et al 2013):

188

$$189 \quad \mathbf{FPDist} = (a\mathbf{PDist}^p + (1 - a)\mathbf{FDist}^p)^{1/p}$$

190

191 FDist é a distância funcional, PDist é a distância filogenética e 'a' e 'p' são parâmetros de
 192 ponderação. O parâmetro 'a' (0 a 1) ajusta as contribuições das distâncias funcionais e
 193 filogenéticas. Quando o valor desse parâmetro é definido como zero, isso indica que a distância
 194 funcional tem uma importância maior; quando ajustado para um, a distância filogenética é mais
 195 importante; finalmente, se o parâmetro estiver configurado para 0.5, significa que ambas as
 196 distâncias (funcionais e filogenéticas) têm o mesmo peso na equação. O parâmetro de
 197 ponderação 'p' é usado para atender às restrições matemáticas de uma métrica de distância e deve
 198 ser igual ou superior a um (Cadotte et al 2013). Conduzi essa análise no R (R Development Core
 199 Team 2017), usando o pacote 'pez' (Pearse et al 2015).

200

201 **Distância funcional-filogenética média (MFPD)**

202 As análises foram realizadas usando os dados coletados em cada transecto como uma
 203 unidade de amostragem (daqui em diante uma comunidade). Eu calculei as distâncias médias da

204 diversidade funcional-filogenética (MFPDs) entre espécies coletadas no mesmo transecto,
 205 definindo o parâmetro 'a' para três valores diferentes (Tabela 1). Em todos os casos, definimos o
 206 parâmetro 'p' como 2, para obter uma distância euclidiana das distâncias funcionais e
 207 filogenéticas combinadas. Comparei as MFPDs médias entre savanas abertas, savanas fechadas,
 208 florestas secas e florestas semidecíduas usando a Análise de Variância. Também realizei a
 209 simplificação do modelo usando contrastes planejados, para testar a hipótese de que os MFPDs
 210 diferem entre savanas e florestas.

211

212 Tabela 2: Parâmetro de ponderação 'a' para ajustar as contribuições das distâncias funcionais e
 213 filogenéticas na métrica de diversidade da MFPD

a	Parâmetros
0	Apenas distancias funcionais foram consideradas
0.5	Distancias funcional e filogenética foram consideradas
1	Apenas distancias filogenéticas foram consideradas

214

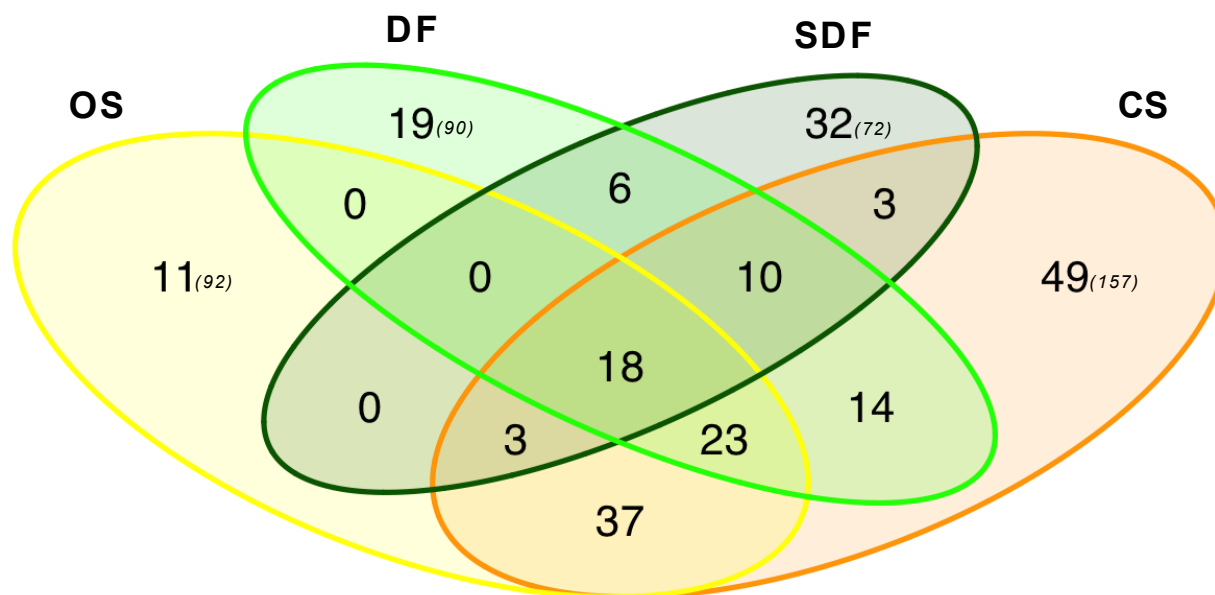
215 Para verificar a estrutura da comunidade, calculamos as MFPDs para todo o range de
 216 parâmetros de ponderação 'a' (intervalos de 0,1) e plotamos essas distâncias em relação a 'a'. As
 217 distâncias observadas para MFPD foram comparadas com modelos nulos, o que me permitiu
 218 identificar se as comunidades têm uma estrutura agrupada, o que significa que as espécies que
 219 compõem a comunidade estão mais próximas umas das outras. Ou se são compostas por espécies
 220 distantes, resultando em uma estrutura dispersa. Finalmente, a comunidade pode apresentar uma
 221 estrutura aleatória, o que significa que as distâncias observadas (MFPDs) não diferem dos
 222 modelos nulos (Cadotte et al. 2013). O modelo nulo consistiu na randomização da identidade das
 223 espécies, enquanto a riqueza de espécies de cada comunidade foi preservada. O pool de espécies
 224 é representado por todas as espécies amostradas neste estudo. A métrica MFPD foi obtida através
 225 do software R (R Development Core Team 2015), usando o pacote 'pez' (Pearse et al 2015).

226

227 **Resultados**

228 No total, amostramos 256 espécies pertencentes a 53 gêneros de formiga. Entretanto, obtive
 229 informações moleculares e de traços morfológicos para 225 espécies, as quais estão
 230 representando cerca de 87,9% da amostragem total. Sendo assim, os resultados apresentados
 231 neste capítulo são referentes apenas as espécies para as quais foi possível a obtenção de ambas
 232 informações (morfológica e molecular). Das 225 espécies estudadas, 92 foram amostradas em

233 savana aberta (OS), 157 em savana fechada (CS), 90 em floresta seca (DF) e 72 espécies foram
 234 coletadas em floresta estacional semidecídua (SDF). Encontrei variação quanto a porcentagem de
 235 espécies exclusivas de cada habitat, que variou entre 11,9 a 44,4 %. Sendo que a savana aberta e
 236 a floresta semidecídua foram, respectivamente, os habitats que apresentaram a menor e a maior
 237 porcentagem de espécies exclusivas (Figura 1).



238
 239 Figura 1: Diagrama de Venn representando o número de espécies exclusivas e compartilhadas
 240 entre os habitats que estão representando formações savânicas (Savana aberta – OS e Savana
 241 fechada – CS) e florestais (Floresta seca – DF e Floresta estacional semidecidual – SDF). Os
 242 números entre parênteses referem-se ao número total de espécies coletados em cada um dos
 243 habitats.
 244

245 Referente a análise de sinal filogenético, todos os traços obtiveram valores K de
 246 Blomberg menores do que 1 (Sinal filogenético negativo). Entretanto, apenas 6 dos 10 traços
 247 medidos apresentaram valores de K significativos.
 248

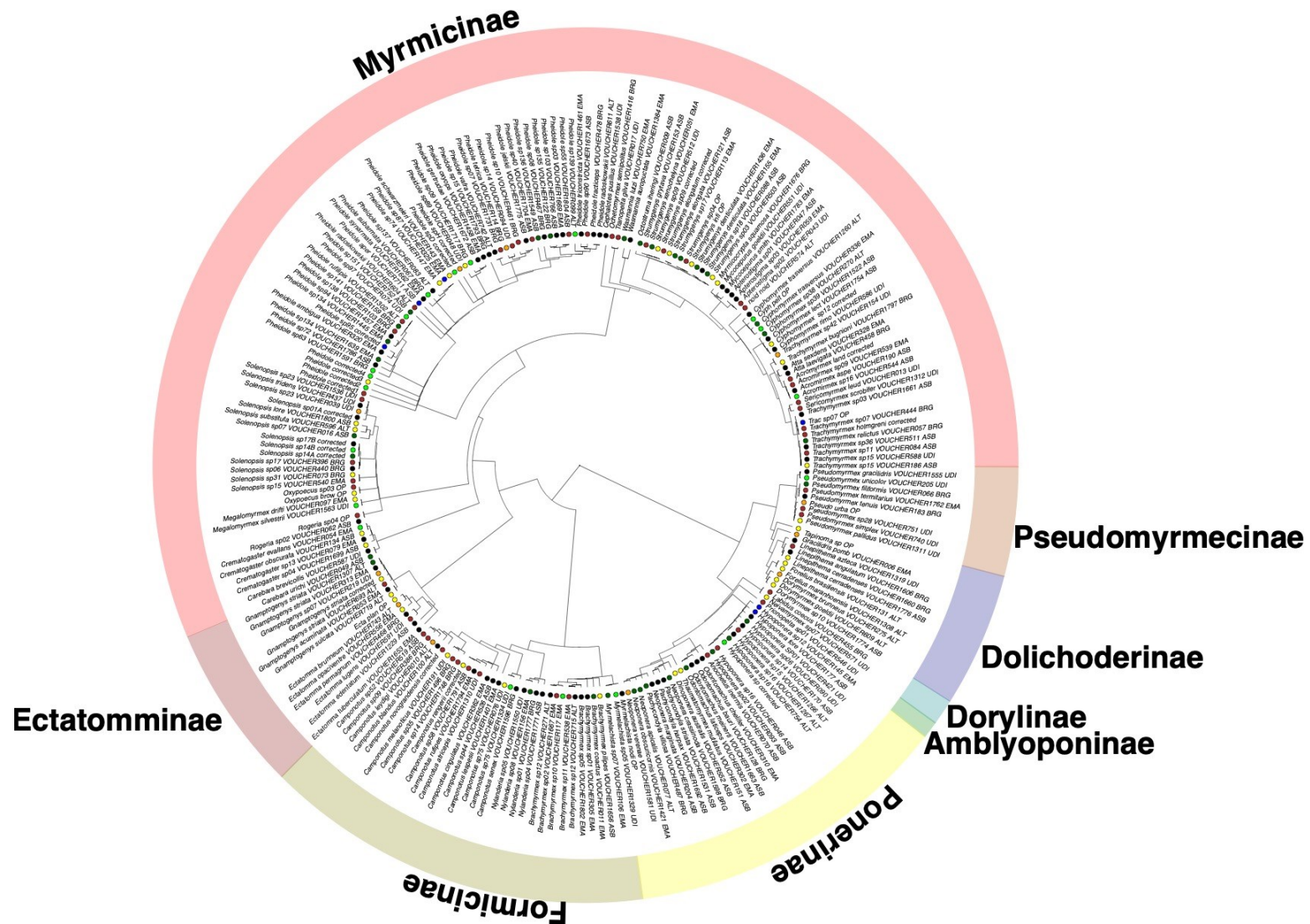


Figura 2: Árvore filogenética representando as espécies amostradas em quatro tipos de vegetação. As cores dos círculos junto ao nome das espécies representam qual o habitat de ocorrência. Laranja: savana aberta; Marron: savana fechada; Verde: floresta seca; Verde escuro: floresta semidecídua; Amarelo: espécies compartilhadas entre as savanas; Azul: espécies compartilhadas entre as florestas; Preto: demais compartimentos.

250 Tabela 3: Estatística K de Blomberg para dez traços funcionais. O valor de p são baseados em
 251 randomizações. Os valores significativos estão em negrito.

Traço funcional	K	p
WL	0.09	0.001
HWA	0.023	0.001
HW	0.026	0.001
IO	0.030	0.001
CL	0.009	0.183
ML	0.007	0.607
SL	0.018	0.001
EL	0.006	0.75
FL	0.017	0.001
PL	0.010	0.185

252

253 Calculei a MFPD de acordo com três ponderações para o parâmetro 'a'. Não houve
 254 diferenças significativas para nenhum destes parâmetros, quando foram comparados os quatro
 255 tipos de habitats (Tabela 4, Figura 3). Apesar dos dados não apresentarem significância, para
 256 todos os parâmetros de 'a', nota-se uma tendência das distâncias variarem de acordo com a
 257 estrutura da vegetação destes habitats (Figura 3).

258

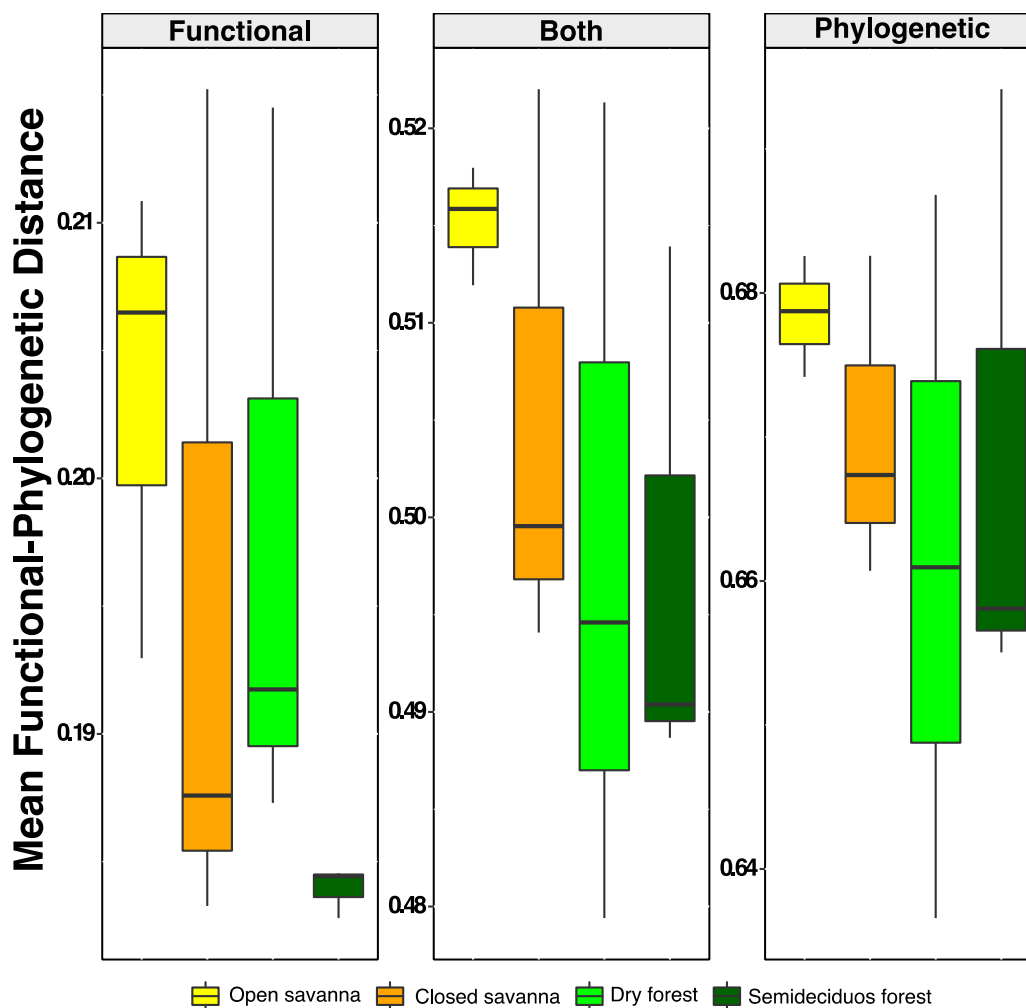
259 Tabela 4: Valores médios e desvio padrão de MFPD de acordo com os três valores para
 260 parâmetro 'a'.

a	Savana aberta	Savana fechada	Floresta seca	Floresta semidecídua	F	p
0	0.21±0.012	0.21±0.022	0.21±0.018	0.18±0.002	2.306	0.15
0.5	0.51±0.015	0.51±0.010	0.49±0.016	0.49±0.007	3.442	0.07
1	0.67±0.015	0.67±0.002	0.64±0.015	0.65±0.01	3.159	0.08

261

262 As curvas de MFPD plotadas contra o parâmetro 'a' demonstraram que as distâncias
 263 filogenéticas foram maiores do que as distâncias funcionais (Figura 4). Entre as 12 comunidades
 264 amostradas, 10 apresentaram valores de MFPD que não se diferenciaram significativamente do
 265 modelo nulo (Figura 4). Já para uma das comunidades amostradas na savana aberta e uma na
 266 savana fechada houve diferenças em relação ao modelo nulo. Para a comunidade da savana
 267 aberta os valores observados de 'a' foram em geral maiores do que os gerados pelo modelo nulo,
 268 notadamente quando $a < 0.5$ (Figura 4B). Isto indica que esta comunidade possui uma estrutura
 269 dispersa composta, principalmente, por espécies funcionalmente distintas. Valores de $a < 0.5$
 270 indicam uma maior importância para as distâncias funcionais.

271



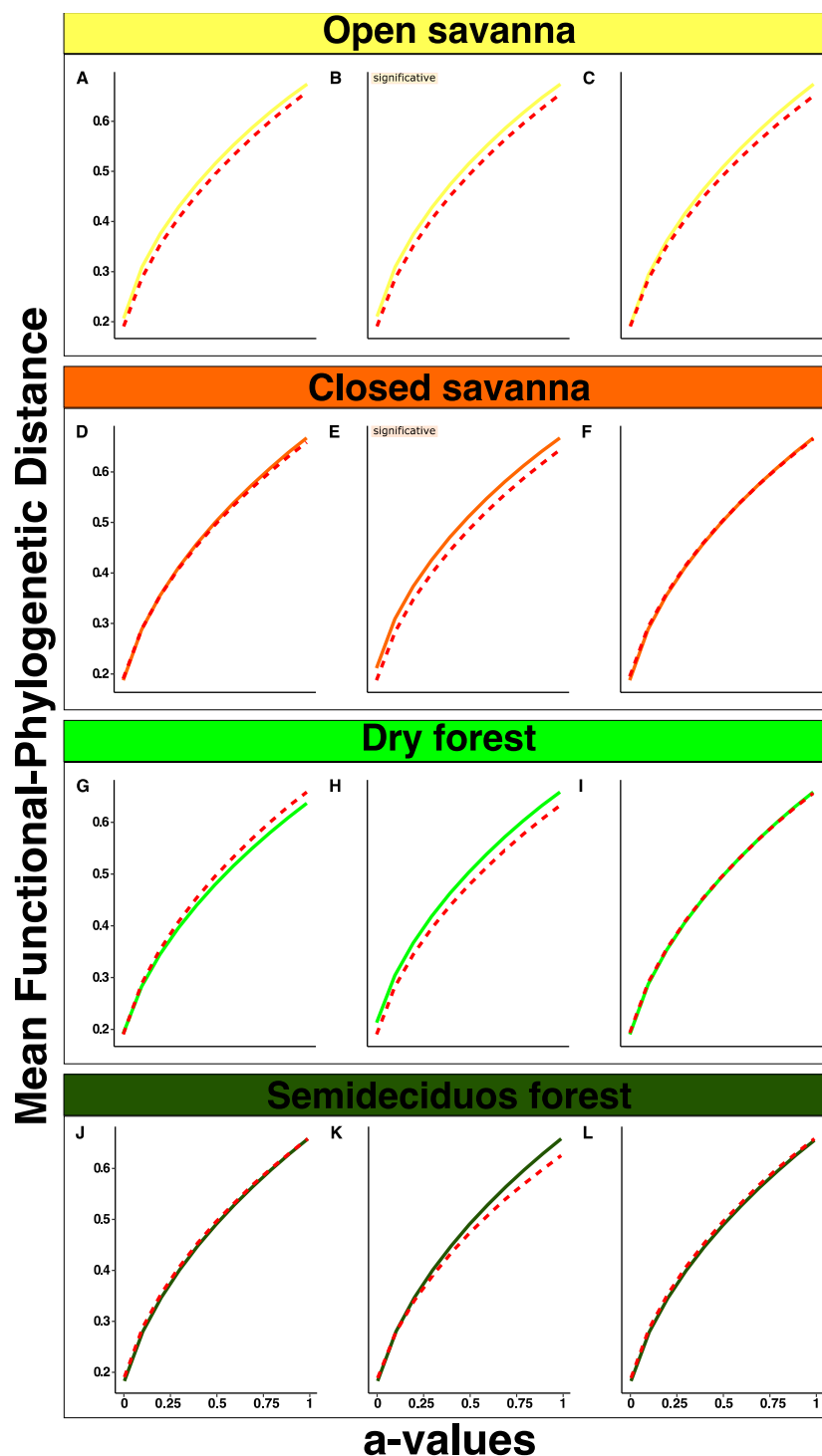
272

273 Figura 3: Box plot representando os valores das distâncias funcional-filogenética de
 274 comunidades de formigas amostradas em habitats savânicos e florestais.

275

276 Já para a comunidade amostrada na savana fechada (Fig. 4E), os valores observados de 'a' foram
 277 maiores que o modelo nulo para os parâmetros de 0 até 0.7. Isto significa que esta comunidade
 278 também é estruturalmente dispersa, porém diferentemente da comunidade de savana aberta, além
 279 da contribuição da distância funcional, a distância filogenética também possui certa contribuição
 280 na estrutura destas comunidades. As espécies que compõe esta comunidade tendem a ser
 281 funcional e filogeneticamente dissimilares. Em relação às formações florestais, nenhuma das
 282 comunidades de formigas destes habitats apresentaram valores observados significativamente
 283 diferentes dos modelos nulos. Entretanto, observamos uma tendência dessas comunidades serem
 284 filogeneticamente agrupadas (Figura 4 G-L).

285



286

287 Figura 4: Distância funcional-filogenética média (MFPD) em função do parâmetro ‘a’ para 12
 288 comunidades de formigas amostradas em formações savânicas e florestais. As linhas sólidas dos
 289 gráficos representam os valores observados, e as linhas tracejadas em vermelho são os modelos
 290 nulos. Valores significativos situados abaixo da curva do modelo nulo representam comunidades
 291 estruturalmente agrupadas, e os valores significativos acima da curva do modelo nulo são ditas
 292 como comunidades estruturalmente dispersas.
 293

294 **Discussão**

295 Dos traços morfológicos analisados, quatro (comprimentos do clípeo, mandíbula, olho e
296 pecíolo) apresentaram divergência randômica em relação a semelhança entre as espécies, seis
297 apresentaram sinal filogenético negativo, enquanto nenhum deles apresentou sinal filogenético
298 positivo. A ausência de sinal filogenético a um dado traço morfológico frequentemente ocorre
299 quando o traço determina a diversidade dentro do habitat e, portanto, as espécies estão sujeitas a
300 rápidas taxas evolutivas devido a radiações adaptativas (Blomberg et al 2003). Os comprimentos
301 de mandíbula, olho, clípeo e pecíolo são medidas relacionadas ao hábito alimentar das espécies,
302 e por isso possuem uma capacidade maior de variação (labilidade) do que os demais traços. A
303 labilidade do traço esta associada a capacidade de especialização das espécies sob diferentes
304 condições do habitat (Savage & Cavender-Bares 2012). No caso deste trabalho, é possível que as
305 condições ambientais estejam contribuindo com a labilidade dos traços das espécies que foram
306 amostradas ao longo deste gradiente vegetacional.

307 O sinal filogenético negativo que foi encontrado para o comprimento de corpo, cabeça,
308 escapo, fêmur e também para a posição dos olhos indica convergência filogenética. A
309 convergência dos traços indica que espécies filogeneticamente distantes são mais similares para
310 estes traços do que esperado ao acaso (Blomberg et al 2003). O sinal filogenético negativo não é
311 um fenômeno comum entre os estudos de comunidades de formigas (Donoso 2014; Liu et al
312 2016). Entretanto, há outros trabalhos que também identificaram sinal filogenético negativo para
313 traços morfológicos das espécies de formigas (Blaimer et al 2015). Neste estudo, os autores
314 sugeriram que o sinal filogenético negativo é um indicativo de que os traços investigados não
315 foram importantes para a estruturação da comunidade de formigas (Blaimer et al 2015). Pode ser
316 que esta seja a mesma explicação para a convergência de traços identificada neste estudo. Como
317 foi demonstrado, as distâncias filogenéticas foram maiores do que as distâncias funcionais em
318 todos os habitats, e isto pode estar relacionado a ausência de importância dos traços na
319 estruturação das comunidades (Cadotte et al 2013).

320 De forma geral, não houve diferenças significativas para a distância funcional-
321 filogenética média (MFPD) entre os habitats. Apesar disto, houve uma tendência de diminuição
322 de MFPD conforme o aumento da cobertura arbórea, sugerindo que as comunidades de formigas
323 tendem ser menos diversas funcional e filogeneticamente em habitats de maior densidade
324 arbórea. Outros estudos sobre a diversidade de espécies de formigas entre habitats florestais e

325 vegetações abertas demonstraram que habitats florestais são capazes de abrigar mais diversidade
326 funcional do que em habitats abertos (Arnan et al 2014). Porém, no que se diz respeito à
327 diversidade filogenética há autores que apontam uma similaridade desta diversidade entre
328 savanas e florestas (Dröse et al 2019). Entretanto, estes trabalhos utilizaram as métricas de
329 diversidade funcional e filogenética de forma independente, diferentemente da métrica
330 empregada neste estudo, a qual torna possível considerar a dependência existente entre estas
331 informações. E assim, através da ponderação (valores de 'a') destas duas informações nas
332 relações par-a-par entre espécies, foi possível identificar que todos os habitats são semelhantes
333 para ambas diversidades.

334 Dois dos habitats estudados demonstraram uma tendência de se diferenciarem dos demais
335 quanto as suas diversidades funcional-filogenética médias. A savana aberta apresentou maiores
336 distâncias de MFPD quando os três parâmetros de α (0, 0.5 e 1) foram analisados, sugerindo que
337 este habitat é funcional-filogeneticamente mais diverso que os demais habitats. Até o momento,
338 não existe estudos que analisaram as diversidades funcionais e filogenéticas da comunidade de
339 formigas em savanas abertas. Entretanto, estudos sobre a diversidade taxonômica indicam que,
340 comparado aos habitats de maior complexidade de vegetação, as savanas abertas tendem a ser
341 mais pobres em espécies (Vasconcelos & Vilhena 2006, Neves et al 2013). Isto pode ser
342 influência das condições abióticas mais restritas (ex. ambiente mais aberto, árido e sujeito a
343 queimadas frequentes) e também pela carência de locais de nidificação que está associada à
344 baixa densidade arbórea das savanas abertas (Lopes & Vasconcelos 2006). Entretanto, o que foi
345 observado neste trabalho foi uma tendência oposta para a MFPD onde a savana aberta tendeu a
346 abrigar maior diversidade funcional-filogenética do que habitats mais complexos. Ou seja, apesar
347 de menor densidade arbórea, este habitat também representa boa parte da diversidade funcional e
348 filogenética que foi medida através deste gradiente vegetacional. Por outro lado, foi observado
349 que quando foi dada maior importância para as distâncias funcionais, a floresta estacional
350 semidecídua apresentou a menor MFPD do que os demais habitats. Este resultado pode ser
351 explicado pela presença de espécies de serapilheira nos solos de habitats florestais (e.g.,
352 *Hypoponera*, *Octostruma*). Na Mata Atlântica, já foi demonstrado que espécies de formigas
353 nidificadoras de serapilheira tendem a apresentar características morfológicas semelhantes (Silva
354 & Brandão, 2014). Mais especificamente, apesar de serem espécies de gêneros distintos, elas
355 compartilham de características morfológicas similares (ex. tamanho corporal, posição e

356 tamanho de olhos). Assim, o compartilhamento de características morfológicas entre as espécies
357 pode gerar baixos índices diversidade funcional para estas comunidades. A presença de material
358 orgânico em solos de habitats florestais é uma das principais características que os diferenciam
359 de habitats savânicos, onde a matéria orgânica no solo é praticamente inexistente. E por isto não
360 foi registrada alta frequência destas espécies nas savanas.

361 Para as análises de estrutura, a maioria das comunidades exibiram padrão aleatório de
362 estruturação. Exceto em duas comunidades, uma amostrada na savana aberta e outra na savana
363 fechada, os valores observados diferiram do modelo nulo quando foi dada maior importância
364 para a distância funcional e quando ambas as distâncias (funcional e filogenética) foram
365 equivalentes. Na savana fechada, os valores baixos e intermediários de 'a', indicaram um padrão
366 disperso da comunidade. Sugerindo que a estrutura dispersa desta comunidade é devido à
367 caracteres funcionais medidos e não medidos das espécies (Cadotte et al 2013). Ou seja, outras
368 medidas funcionais que não foram incluídas nas análises também são informativas (Cadotte et al
369 2013). Este resultado é congruente ao que apresentei referente análise de sinal filogenético, em
370 que o sinal filogenético negativo pode indicar que os traços não possuem papel importante no
371 processo de estruturação das comunidades.

372 Na savana aberta, quando $a < 0.5$ indicou que a comunidade de formigas possui padrão
373 disperso de estruturação, indicando que as espécies desta comunidade tendem a segregar
374 funcionalmente. A organização das comunidades não envolve apenas um único fator, mas sim a
375 contribuição de vários (Webb et al.2002). Como por exemplo, a relação entre os processos
376 ecológicos atuantes na comunidade e a convergência dos traços das espécies (Webb et al. 2002,
377 Cadotte et al 2013). Esta relação pode conduzir a estruturação da comunidade de duas formas,
378 caso uma comunidade seja composta principalmente por espécies de traços convergentes e esta
379 mesma comunidade tem a filtragem de habitat como o principal processo ecológico atuante,
380 espera-se que esta comunidade tenha estrutura filogeneticamente dispersa e funcionalmente
381 agregada. Por outro lado, a presença de espécies de traços convergentes e onde a competição é o
382 principal processo ecológico, isto pode gerar um padrão filogeneticamente aleatório e
383 funcionalmente disperso nas comunidades (Webb et al. 2002). Destes padrões citados, apenas
384 um foi identificado nos resultados. Na savana aberta, quando MFPD foi plotado contra os
385 parâmetros de 'a', os baixos valores de 'a' indicaram dispersão funcional, enquanto os altos
386 indicaram padrão filogenético aleatório para esta comunidade. Sugerindo que a competição foi o

387 principal processo atuante nesta comunidade. Em geral, para habitats com condições similares
388 aos da savana aberta é esperado que as condições abióticas sejam mais importantes do que a
389 competição durante a montagem das assembleias (Mayfield & Lebine 2010). Entretanto, a
390 dispersão funcional entre espécies de formigas não é um fenômeno incomum em habitats
391 abertos. Já foi demonstrado que comunidades de espécies de *Pheidole* amostradas em áreas de
392 savanas tendem a ser dispersas funcionalmente (Neves et al 2019).

393 Entretanto, estes padrões não foram identificados para as demais comunidades, e isto
394 pode indicar um balanço entre as atuações da filtragem de habitat e competição na estruturação
395 destas comunidades. Ou seja, múltiplos processos de estruturação podem estar ocorrendo nas
396 comunidades e os traços das espécies estão sendo selecionados de diferentes formas ao longo
397 deste gradiente de cobertura vegetal. Resultado similar a este foi encontrado para comunidades
398 de espécies de plantas que foram amostradas ao longo de um gradiente de fertilidade do solo. Os
399 autores apontaram que as comunidades ao longo deste gradiente eram estruturadas por diferentes
400 processos simultaneamente (Miatto & Batalha, 2019).

401 Em suma, os resultados aqui apresentados indicam não haver diferenças significativas em
402 relação a distância funcional-filogenética (MFPD) entre os habitats estudados, ainda que estes
403 apresentem diferenças quanto a riqueza e composição de espécies. Isto sugere que as espécies de
404 tais habitats apresentam similaridade quanto a caracteres morfológicos e filogenéticos. Mesmo
405 não havendo dissimilaridades entre estes habitats, o uso de forma complementar das informações
406 funcionais e filogenéticas (FPDist) permitiu identificar a importância relativa destas fontes de
407 informações na estruturação das comunidades de formigas. Desta forma, ressalta-se a
408 necessidade da inclusão de informações que não sejam apenas de caráter taxonômico nos estudos
409 de padrões de organização das espécies de formigas.

410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421

422 **Referências Bibliográficas**

- 423
- 424 Abreu, R. C. R., Hoffmann, W. A., Vasconcelos, H. L., Pilon, N. A., Rossatto, D. R., & Durigan,
425 G. (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*,
426 3(8), e1701284. Doi: 10.1126/sciadv.1701284
- 427
- 428 Arnan, X. et al. 2014. Ant functional responses along environmental gradients. – *J. Anim. Ecol.*
429 83: 1398–1408. Doi: 10.1111/1365-2656.12227.
- 430
- 431 Arnan, X. et al. 2016. Data from: Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic
432 ant diversity across the biogeographic regions of Europe. Doi: 10.5061/dryad.c763m
- 433
- 434 Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown, W.L., Delabie J.H.C.,
435 Silvestre R. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: An overview,
436 description, and evaluation, p.122-144. In D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & Schultz T.R.
437 (eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington and
438 London, Smithsonian Institution Press, 280p.
- 439
- 440 Blaimer, B. B., Brady, S. G., Schultz, T. R., & Fisher, B. L. (2015). Functional and phylogenetic
441 approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. *Ecography*, 38(9), 901–912.
442 Doi: 10.1111/ecog.01370.
- 443
- 444 Blomberg, S.P., Garland, T., JR. and Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in
445 comparative data behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717-745. doi:10.1111/j.0014-
446 3820.2003.tb00285.x
- 447
- 448 Brando, P.M., Durigan, G. Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo
449 State, Brazil). *Plant Ecol* 175, 205–215 (2005). Doi: 10.1007/s11258-005-0014-z
- 450
- 451 Burbrink, F.T. and Myers, E.A. (2015), Both traits and phylogenetic history influence
452 community structure in snakes over steep environmental gradients. *Ecography*, 38: 1036-1048.
453 doi:10.1111/ecog.01148
- 454
- 455 Cadotte, M., Albert, C. H., & Walker, S. C. (2013). The ecology of differences: Assessing
456 community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, 16(10), 1234–1244.
457 Doi: 10.1111/ele.12161
- 458
- 459 Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant
460 communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109– S122. Doi:
461 10.1890/0012-9658(2006)87[109:PSOFPC]2.0.CO;2.
- 462
- 463 Dalle Laste, K.C., Durigan G. and Andersen, A.N. (2018) Biodiversity responses to land-use and
464 restoration in a global biodiversity hotspot: Ant communities in Brazilian Cerrado. *Austral*
465 *Ecology*. doi:10.1111/aec.12676.
- 466
- 467 Donoso, D. A. (2013). Assembly mechanisms shaping tropical litter ant communities.

- 468 Ecography, (37), 490–499. Doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00253.x
469
- 470 Dröse, W., Podgaiski, L. R., Dias, C. F., & De Souza Mendonça, M. (2019). Local and regional
471 drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: A taxonomic and
472 phylogenetic approach. PLoS ONE, 14(4), 1–20. Doi: 10.1371/journal.pone.0215310
473
- 474 Durigan, G. and Ratter, J.A. (2016), The need for a consistent fire policy for Cerrado
475 conservation. J Appl Ecol, 53: 11-15. doi:10.1111/1365-2664.12559
476
- 477 Gibb, H., & Parr, C. L. (2013). Does Structural Complexity Determine the Morphology of
478 Assemblages? An Experimental Test on Three Continents. PLoS ONE, 8(5), 1–7. Doi:
479 10.1371/journal.pone.0064005
480
- 481 Gibb, H., Sanders, N.J., Dunn, R.R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., Parr, C.L. (2015)
482 Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. Proceedings of the
483 Royal Society B, 282, 20150418. Doi: 10.1098/rspb.2015.0418.
484
- 485 Gomes, L., Miranda, H. S., Silvério, D. V., & Bustamante, M. M. C. (2020). Effects and
486 behaviour of experimental fires in grasslands, savannas, and forests of the Brazilian Cerrado.
487 Forest Ecology and Management, 458, 117804. Doi:10.1016/j.foreco.2019.117804
488
- 489 Kimball, S., Funk, J. L., Spasojevic, M. J., Suding, K. N., Parker, S., and Goulden, M.
490 L.. 2016. Can functional traits predict plant community response to global
491 change? Ecosphere 7(12):e01602. Doi: 10.1002/ecs2.1602
492
- 493 Kitagawa, R., Koide, D., & Mori, A. S. (2018). Different trends in phylogenetic and functional
494 structure of plant communities along an elevation gradient. Ecological Research, 33(6), 1233–
495 1243. Doi: 10.1007/s11284-018-1638-5
496
- 497 Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: an
498 overview of its history and applicability. Natureza & Conservação, 13(2), 112–116. Doi:
499 10.1016/j.ncon.2015.11.001
500
- 501 Liu, C., Gu??nard, B., Blanchard, B., Peng, Y. Q., & Economo, E. P. (2016). Reorganization of
502 taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation.
503 Ecological Monographs, 86(2), 215–227. Doi:10.1890/15-1464.1
504
- 505 Lopes, C.T.L & Vasconcelos, H.L.(2008) Evaluation of Three Methods for Sampling Ground-
506 Dwelling Ants in the Brazilian Cerrado. Neotropical Entomology, 37(August), 399–405. Doi:
507 10.1590/S1519-566X2008000400007.
508
- 509 Martello, F., de Bello, F., Morini, M. et al. Homogenization and impoverishment of taxonomic
510 and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. Sci Rep 8, 3266 (2018).
511 Doi:10.1038/s41598-018-20823-1
512

- 513 Mayfield, M.M. and Levine, J.M. (2010), Opposing effects of competitive exclusion on the
514 phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13: 1085-1093. Doi:10.1111/j.1461-
515 0248.2010.01509.x
- 516
- 517 Miatto, R. C., & Batalha, M. A. (2018). Are the cerrado and the seasonal forest woody floras
518 assembled by different processes despite their spatial proximity? *Journal of Plant Ecology*, 11(5),
519 740–750. Doi: 10.1093/jpe/rtx044
- 520
- 521 Neves F.S., Queiroz-Dantas, K.S. da Rocha, W.D. & Delabie, J.H.C. (2013) Ants of three
522 adjacent habitats of a transition region between the Cerrado and Caatinga biomes: the effects of
523 heterogeneity and variation in canopy cover. *Neotrop. Entomol.* 42(23): 258-268. Doi:
524 10.1007/s13744-013-0123-7.
- 525
- 526 Neves, K., Moura, M.R., Maravalhas, J., Pacheco, R., Pie, M.R., Schultz, T.R., Vasconcelos,
527 H.L. Functional richness shows spatial scale dependency in Pheidole ant assemblages from
528 Neotropical savannas. *Ecology and Evolution*. 00:1-8. Doi: 10.1002/ece3.5672.
- 529
- 530 Oliveira-Filho, A.T. and Ratter, J.A. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da região dos
531 cerrados e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o quaternário tardio. In Rodrigues,
532 R.R. and Leitão Filho, H.F. (Eds.) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo:
533 EDUSP, FAPESP. p. 73-39.
- 534
- 535 Oliveira-Filho, A.T.; Ratter, J.A. 2002 Vegetation physiognomies and wood flora of the biome
536 Cerrado. In: Oliverira, P.S.; Marquis, R.J. (eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural*
537 *history of a neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91-120. Doi:
538 10.7312/oliv12042-007.
- 539
- 540 Pacheco, R.P.N and Vasconcelos, H.L. (2012) Habitat diversity enhances ant diversity in a
541 naturally heterogeneous Brazilian landscape. *Biodivers. Conserv.* 21, 797-809. Doi:
542 10.1007/s10531-011-0221-y.
- 543
- 544 Parr, C. L., Dunn, R. R., Sanders, N. J., Weiser, M. D., Photakis, M., Bishop, T. R., ... Gibb, H.
545 (2017). GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae).
546 *Insect Conservation and Diversity*, 10(1), 5–20. Doi: 10.1111/icad.12211
- 547
- 548 Pearse W.D., Marc W. Cadotte, Jeannine Cavender-Bares, Anthony R. Ives, Caroline M. Tucker,
549 Steve C. Walker, Matthew R. Helmus, pez: phylogenetics for the environmental
550 sciences, *Bioinformatics*, Volume 31, Issue 17, 1 September 2015, Pages 2888–2890. Doi:
551 10.1093/bioinformatics/btv277
- 552
- 553 Pinheiro, MHO and Monteiro R. Contribution to the discussions on the origin of the cerrado
554 biome: Brazilian savanna. 2010 *Braz. J. Biol.* V. 70. N 1. P 95-102. Doi: 10.1590/S1519-
555 69842010000100013.
- 556
- 557 Ratter, J.A. 1992. Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. In P.A. Furley; J.
558 Proctor & J.A. Ratter (eds.) *Dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall. London.

- 559
560 Ratter, J.A. Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the
561 Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh*
562 *Journal of Botany* 60:57-109. Doi: 10.1017/S0960428603000064.
563
- 564 Revell, L.J. (2012), phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other
565 things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 217-223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x
566
- 567 Riesch, R., Plath, M., & Bierbach, D. (2018). Ecology and evolution along environmental
568 gradients. *Current zoology*, 64(2), 193–196. Doi:10.1093/cz/zoy015
569
- 570 R Core Team. 2017. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for
571 Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.
572
- 573 Savage, J.A. and Cavender-Bares, J.C (2012) Habitat specialization and the role of trait lability
574 in structuring diverse willow (genus *Salix*) communities. *Ecology*, 93(8), 138-150. Doi:
575 10.1890/11-0406.1.
576
- 577 Si, X., Cadotte, M. W., Zeng, D., Baselga, A., Zhao, Y., Li, J., ... Ding, P. (2017). Functional
578 and phylogenetic structure of island bird communities. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 532–
579 542. Doi:10.1111/1365-2656.12650.
580
- 581 Silva RR, Brandão CRF (2014) Ecosystem-Wide Morphological Structure of Leaf-Litter Ant
582 Communities along a Tropical Latitudinal Gradient. *PLoS ONE* 9(3): e93049.
583 Doi:10.1371/journal.pone.0093049
584
- 585 Smith, S. D., Pennell, M. W., Dunn, C. W., & Edwards, S. V. (2020). Phylogenetics is the New
586 Genetics (for Most of Biodiversity). *Trends in Ecology & Evolution*, 35(5), 415–425.
587 Doi:10.1016/j.tree.2020.01.005
588
- 589 Swenson, N.G. (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. Springer. 212p. ISBN 978-1-
590 4614-9542-0. Doi: 10.1007/978-1-4614-9542-0
591
- 592 Swenson, N.G. (2019) *Phylogenetic Ecology: A history, critique and remodeling*. University of
593 Chicago Press. 240p. ISBN: 978022-6671505. Doi: 10.7208/chicago/9780226671642.001.0001.
594
- 595 Vasconcelos, H.L. & Vilhena, J.M. (2006) Species turnover and vertical partitioning of ant
596 assemblages in the Brazilian Amazon: a comparison of forest and savannas. *Biotropica* 38(1):
597 100-106. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00113.x.
598
- 599 Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and
600 promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38),
601 13690 LP – 13696. Doi:10.1073/pnas.1415442111
602
- 603 Weiser, M.D. & Kaspari, M. (2006) Ecological morphospace of New Worlds ants. *Ecological*
604 *Entomology* 31: 131-142. Doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00759.

605

606 Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and
607 Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. Doi:
608 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Conclusão geral

Em ambos os capítulos demonstrei que as comunidades de formigas amostradas ao longo de um gradiente vegetacional e as comunidades de habitats florestais e savânicos podem se diferenciar quanto à riqueza e composição de espécies, porém tais comunidades são similares em relação a suas diversidades funcionais e filogenéticas. Ou seja, entre as espécies destas comunidades está havendo um compartilhamento de caracteres morfológicos e filogenéticos. Quanto ao resultado da estrutura destas comunidades, a maioria apresentou um padrão aleatório de estruturação. Porém, encontrei algumas comunidades com distribuição agregada e dispersa, sugerindo que a filtragem de habitat e a competição possam estar exercendo papel importante dentro destas comunidades.

Outro resultado importante deste estudo foi em relação a contribuição dos traços morfológicos na organização das comunidades. Através da análise de sinal filogenético e o fato das distâncias filogenéticas terem sido maiores do que as distâncias funcionais, indicam que os traços medidos neste estudo não correspondem à estrutura destas comunidades. Isto sugere que provavelmente traços não medidos das espécies possuem maior contribuição na organização das comunidades do que aqueles apresentados neste estudo.

De forma geral, estes resultados indicam a necessidade em realizar mais estudos sobre a organização das comunidades de formigas de cada um destes habitats. E assim, garantir quais são os processos ecológicos atuantes nestas comunidades. E também, verificar se os traços não medidos neste estudo correspondem melhor à estrutura das comunidades do que aqueles que apresentei.

Através deste estudo, propus ressaltar a importância da inclusão de múltiplas informações (taxonômica, funcional e filogenética) sobre as espécies para compreender melhor o padrão de organização das comunidades. E assim, mesmo que de forma geral, este estudo tenha indicado que as comunidades não se diferem quanto suas diversidades funcionais e filogenéticas, foi possível identificar que para algumas dessas comunidades, as distâncias funcionais contribuem mais para os padrões de estruturação. E também, foi demonstrado a necessidade de identificar se o conjunto de traços funcionais adotados são correspondentes ou não à organização destas comunidades.