

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

LUCAS GÜTLER RODRIGUES

**COMO O SÓDIO MODULA A BIODIVERSIDADE E OS PROCESSOS
ECOLÓGICOS DA RESTINGA?**

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2024**

LUCAS GÜTLER RODRIGUES

**COMO O SÓDIO MODULA A BIODIVERSIDADE E OS PROCESSOS
ECOLÓGICOS DA RESTINGA?**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para a obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Lucas Navarro Paolucci
Coorientadoras: Tathiana Guerra
Sobrinho, Vanessa Soares Ribeiro

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

R696c
2024
Rodrigues, Lucas Gütlér, 1994-
Como o sódio modula a biodiversidade e os processos ecológicos da restinga? / Lucas Gütlér Rodrigues. – Viçosa, MG, 2024.

1 tese eletrônica (60 f.): il. (algumas color.).

Inclui anexo.

Orientador: Lucas Navarro Paolucci.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral, 2024.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2024.346>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Plantas - Efeito do sal. 2. Ecologia das restingas.
I. Paolucci, Lucas Navarro, 1984-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

CDD 22. ed. 577.27538224

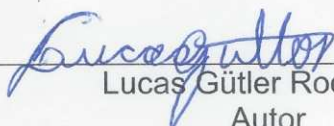
LUCAS GÜTLER RODRIGUES

**COMO O SÓDIO MODULA A BIODIVERSIDADE E OS PROCESSOS
ECOLÓGICOS DA RESTINGA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 01 de março de 2024.

Assentimento:



Lucas Gütlér Rodrigues
Autor

gov.br

Documento assinado digitalmente
LUCAS NAVARRO PAOLUCCI
Data: 12/03/2024 17:08:38-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Lucas Navarro Paolucci
Orientador

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pela oportunidade de ter cursado o doutorado, disponibilizando recursos que foram primordiais para o desenvolvimento deste estudo.

Ao coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Ricardo Campos, por todo o suporte prestado quando foi necessário.

À Universidade Federal de Viçosa, por propiciar esse ambiente de formação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, pela bolsa concedida.

Aos integrantes do Laboratório de Sistemática e Ecologia de insetos da UFES, Pedro Sanders, Lucas Almeida, Douglas Marcelino, pela ajuda em campo e pela amizade.

Ao Laboratório de alimentos da UFES e a Prof. Maísa, pela ajuda nas análises de defesas químicas da planta. Desculpas por quase destruir seu laboratório rs.

Aos integrantes do ECOTROP, por todas as discussões ecológicas nesses anos de convivência.

À minha dupla Nayara e Niumaique, meus grandes amigos, por todas nossas vivências e momentos de diversão. Sou muito grato por ter vocês. Que nossa amizade prevaleça acima de qualquer coisa.

Ao José Eduardo e Jeferson, vocês foram essenciais nessa reta final. Compartilhar um pouco das dificuldades desse período deixou as coisas mais leves.

À minha grande amiga Dayanne Correia, que mesmo de longe se fez perto. Day, sua amizade desde a graduação é muito importante pra mim. Precisamos colocar nossas viagens em prática, vou deixar isso registrado aqui viu rsrs.

Ao povão da sala 249, por todos os momentos de descontração.

Ao meu orientador Lucas Paolucci, por ter topado essa orientação. Sei que foi difícil, mas foi de grande aprendizado pra mim.

À Tathiana Sobrinho, por estar desde a graduação comigo. Eu tenho grande admiração pela excelente profissional que você é.

Aos membros da banca, por terem aceitado contribuir para a melhoria desse trabalho.

A todos aqueles que, de alguma forma, contribuíram para esta realização. Muito obrigado!

RESUMO

GÜTLER, Lucas Rodrigues, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2024. **Como o sódio modula a biodiversidade e os processos ecológicos da restinga?** Orientador: Lucas Navarro Paolucci. Coorientadoras: Tathiana Guerra Sobrinho, Vanessa Soares Ribeiro.

A restinga é um ecossistema composto por diferentes mosaicos vegetacionais, o solo é abundante em sal, formando um gradiente salino que aliado a outros componentes do solo, estruturam essas comunidades vegetais. Em ambientes com baixa disponibilidade natural de sódio, a suplementação deste elemento tem efeitos positivos sobre a diversidade de herbívoros e decompositores, potencializando alguns processos ecossistêmicos. Além disso, a disponibilidade de nutrientes influencia o comportamento e o sucesso de forrageamento dos organismos, e pode ajudar a compreender como as comunidades se moldam e se organizam. Entender os efeitos do sódio em um ambiente naturalmente salino pode fornecer informações sobre o papel do sódio em interações ecológicas onde esse recurso não é limitante. Neste trabalho, investigamos como o gradiente salino na restinga afeta processos ecológicos (herbivoria, decomposição e predação) testando as seguintes hipóteses: o aumento no teor de sódio do solo promove aumento de sódio foliar; o aumento na concentração de sódio foliar promove maior herbivoria, abundância de herbívoros e de predadores, além de diminuir defesas físicas e químicas nas plantas; testamos ainda se o aumento no teor de sódio do solo promove maior predação de herbívoros invertebrados e se o aumento no teor de sódio do solo promove aumento de decompositores e na decomposição. Além disso, investigamos as respostas da comunidade de formigas à suplementação de recursos essenciais (sal e açúcar) entre níveis tróficos e estratos de habitats. Para testar os efeitos do sódio, demarcamos 34 pontos amostrais no ambiente de restinga – demarcados pela presença da espécie vegetal *Pera glabrata*. Em cada ponto amostral coletamos dados do solo, dados vegetais e dados da fauna, além de disponibilizar nutrientes essenciais. Não encontramos relação entre o aumento do teor de sódio do solo e os processos ecossistêmicos analisados, nem em relação aos mecanismos propostos. Em relação à suplementação de recursos essenciais, também não encontramos efeito do teor de sódio do solo sobre a preferência alimentar das

espécies de formigas. Mas a comunidade de formigas respondeu aos tipos de recursos e ao estrato do habitat, em que houve preferência pelo recurso açúcar em ambos os níveis tróficos. Juntos, esses resultados demonstram como a escassez ou abundância de recursos moldam as comunidades biológicas em um ambiente naturalmente rico em sódio.

Palavras-chave: Fatores edáficos, salinidade, herbivoria, predação, recursos, restrição.

ABSTRACT

GÜTLER, Lucas Rodrigues, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, March, 2024. **How does sodium modulate biodiversity and ecological processes in restinga?** Advisor: Lucas Navarro Paolucci. Co-advisor: Tathiana Guerra Sobrinho, Vanessa Soares Ribeiro.

The restinga is an ecosystem made up of different vegetation mosaics, the soil is abundant in salt, forming a saline gradient that, together with other soil components, structures these plant communities. In environments with low natural sodium availability, supplementation of this element has positive effects on the diversity of herbivores and decomposers, enhancing some ecosystem processes. Furthermore, nutrient availability influences the behavior and foraging success of organisms, and can help understand how communities shape and organize themselves. Understanding the effects of sodium in a naturally saline environment can provide insight into the role of sodium in ecological interactions where this resource is not limiting. In this work, we investigated how the saline gradient in the restinga affects ecological processes (herbivory, decomposition and predation) by testing the following hypotheses: the increase in soil sodium content promotes an increase in leaf sodium; the increase in leaf sodium concentration promotes greater herbivory, abundance of herbivores and predators, in addition to reducing physical and chemical defenses in plants; We also tested whether an increase in soil sodium content promotes greater predation by invertebrate herbivores and whether an increase in soil sodium content promotes an increase in decomposers and decomposition. Furthermore, we investigated ant community responses to supplementation of essential resources (salt and sugar) across trophic levels and habitat strata. To test the effects of sodium, we demarcated 34 sampling points in the restinga environment – demarcated by the presence of the plant species *Pera glabrata*. At each sampling point we collect soil data, plant data and fauna data, in addition to providing essential nutrients. We found no relationship between the increase in soil sodium content and the ecosystem processes analyzed, nor in relation to the proposed mechanisms. Regarding the supplementation of essential resources, we also found no effect of soil sodium content on the feeding preference of ant species. But the ant community responded to the types of resources and the habitat stratum, with a preference

for the sugar resource at both trophic levels. Together, these results demonstrate how resource scarcity or abundance shape biological communities in a naturally sodium-rich environment.

Keywords: Edaphic factors, salinity, herbivory, predation, resources, coastal plain.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	10
OBJETIVOS	12
Objetivo geral	12
Objetivos específicos	12
Capítulo 1: Mais sal não promove processos ecossistêmicos em ambientes florestais costeiros	17
Resumo:	17
Abstract:	18
INTRODUÇÃO	19
MATERIAIS E MÉTODO	21
Área de estudo	21
Desenho amostral.....	21
Análises estatísticas.....	25
DISCUSSÃO	26
Capítulo 2: Mais açúcar, por favor: limitação por carboidrato modula comunidades de formigas em ambientes costeiros	35
Resumo:	35
Abstract:	36
INTRODUÇÃO	37
MATERIAIS E MÉTODO.....	39
Área de estudo	39

Desenho amostral.....	39
Análises dos dados.....	41
RESULTADOS.....	42
DISCUSSÃO	45
REFERÊNCIAS.....	49
CONCLUSÃO GERAL	56
ANEXOS	57

INTRODUÇÃO GERAL

As restingas são ecossistemas costeiros formados pela deposição de sedimento de fluvio-marinho e são constantemente supridas de sal pelo *spray* marinho (Suguo & Tessler, 1984). A vegetação desse ambiente tende a se tornar mais densa à medida em que se distancia do mar, formando fisionomias que variam desde herbáceas, arbustivas a arbóreas (Souza et al., 2016). As condições e características do solo como: a solução (água) do solo, composição de elementos minerais e orgânicos, pH, e granulometria são os fatores edáficos que mais influenciam a estruturação de comunidades vegetais (Magnago et al., 2012; Tuomisto et al., 1995). Na restinga, os componentes minerais do solo são fatores chaves para a determinação das comunidades vegetais (Magnago et al., 2012), as quais variam geograficamente, formando um gradiente edáfico (Magnago et al., 2012). Esses gradientes podem influenciar a comunidade animal, já que modulam as comunidades vegetais. Desta forma, podemos esperar que interações ecológicas entre animais e plantas também sejam moduladas por gradientes edáficos, com consequências potenciais para o funcionamento deste ecossistema.

Dentre os fatores edáficos, a salinidade, devido aos crescentes impulsos de sal oriundos de vias rodoviárias, irrigação, aumento do nível do mar (Daliakopoulos et al., 2016; Qadir et al., 2014), tem sido foco de estudos ecológicos. Isso se deve ao fato de que plantas não requerem sódio em seu metabolismo, pois este elemento pode ser tóxico, levando à formação de espécies reativas de oxigênio (NRC, 2005). Além disso, a salinidade pode ser um fator de estresse que diminui a capacidade de sintetizar defesas físicas e químicas contra herbívoros (White, 1969; 1984). Contudo, as plantas possuem adaptações para lidar com o excesso de sódio, entre elas o direcionamento de sal para diferentes partes vegetativas (Yuan et al., 2019), inflorescências (Welti & Kaspari, 2021), nectários extraflorais (Kaspari, 2020) e para sementes durante seu estágio de formação (Li et al., 2011). O direcionamento do sódio para esses órgãos reprodutivos é também um mecanismo de atração de polinizadores e dispersores (Kaspari, 2020; Welti & Kaspari, 2021), além de exercer um papel fundamental na vitalidade da semente, aumentando seu peso e o conteúdo de compostos de armazenamento, como proteína, amido e ácidos

graxos (Guo et al., 2015). Ainda, a salinidade pode aumentar o número de flores, diminuir a esterilidade e melhorar a qualidade da semente (Bravo et al., 2010; 2012).

Animais, por outro lado, necessitam de sódio para seu metabolismo, sendo atraídos por recursos enriquecidos com esse elemento. Abelhas têm fortes preferências por água enriquecida com NaCl (Bonoan et al., 2017; Lau & Nieh, 2016), diversas espécies de animais procuram por “lambidas de sal” (Tracy & Naughton, 1995), e até mesmo recorrem ao canibalismo como forma de manter o equilíbrio iônico (Simpson et al., 2006). Isso ocorre porque os animais necessitam de níveis de sódio 100 a 1.000 vezes maiores do que as plantas (Cromack et al., 1977; Frausto da Silva & Williams, 2001) – que é essencial para o funcionamento das bombas de sódio-potássio, equilíbrio osmótico, atividade muscular e funções do sistema nervoso (Frausto da Silva & Williams, 2001). As formigas, por exemplo, são frequentemente limitadas por sódio (Clay et al., 2017; Kaspari et al., 2020; Roeder et al., 2018). Assim, a deficiência desse nutriente pode limitar o desempenho dos organismos, influenciando na sobrevivência, crescimento e reprodução (Kaspari, 2020). A disponibilidade desse recurso varia geograficamente, diminuindo para o interior dos continentes (Stallard & Edmond, 1981), se tornando um recurso limitante em alguns ambientes (Kaspari et al., 2020).

A disponibilidade de nutrientes no ambiente influencia o comportamento e o sucesso de forrageamento dos organismos, e pode ajudar a compreender como as comunidades se moldam e se organizam (Sternler & Elser, 2002). As formigas possuem uma ecologia nutricional altamente heterogênea, sendo consideradas herbívoras, granívoras, necrófagas, predadoras e onívoras (Blüthgen & Feldhaar, 2010; Griffiths et al., 2018; Wills & Landis, 2018). Essa variação nos hábitos alimentares é refletida pela disponibilidade de nutrientes em seus respectivos habitats (Kaspari & Yanoviak, 2001; Ness et al., 2009), tornando-as um táxon modelo para estudar estratégias de utilização de recursos. As respostas da comunidade de formigas ao uso de recursos como proteínas, lipídeos, açúcares e sódio já são bastante documentadas para biomas limitados por sódio, como o Cerrado e Floresta Amazônica, (Ribeiro et al., 2019; Kaspari et al., 2008). No entanto, em sistemas como a restinga, onde o sódio é abundante, esse componente pode ser

um forte modulador das estratégias de utilização de recursos, algo ainda a ser explorado.

Em ambientes com limitação de sal, sua suplementação potencializa processos como decomposição, além de aumentar a abundância de organismos decompositores (Kaspari et al., 2014). Morcegos, por exemplo, mostram preferência por fontes de água rica em minerais, especialmente sódio (Bravo et al., 2010); relação parecida foi encontrada para formigas, em que as mesmas são mais atraídas para fontes de sal à medida em que se distanciam de fontes de sal oriundas de rodovias (Kaspari et al., 2010). O suprimento de sódio também aumenta substancialmente a abundância de herbívoros (Kaspari et al., 2016; Welti et al., 2020): há um efeito positivo na densidade de gafanhotos com o aumento de sódio foliar em pastagens (Joern et al., 2012), formando agregações nas fontes desse recurso (Dudley et al., 2012). Essa maior disponibilidade de sódio, ao beneficiar organismos herbívoros e fitófagos, leva também ao aumento nas taxas de dano foliar (Welti & Kaspari, 2021). Contudo, os efeitos desse elemento em ambientes naturalmente salinos são pouco conhecidos, de modo que entender se o aumento na concentração de sal promove processos e interações ecológicas, e/ou modula as estratégias de busca por recursos pelas formigas, podem ajudar a elucidar as possíveis contribuições deste nutriente para o funcionamento do ecossistema restinga.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Investigar como o sódio modula a biodiversidade e os processos ecológicos da restinga.

Objetivos específicos

- i- Investigar se o gradiente de sal na restinga influencia os processos ecológicos de herbivoria, decomposição e predação, e os possíveis mecanismos explicativos para essa influência;
- ii- Investigar como a comunidade de formigas presente na restinga responde à suplementação de recursos essenciais ao longo de um gradiente de aumento no teor de sódio.

REFERÊNCIAS

- Blüthgen, N. & Feldhaar, H. (2010). Food and shelter: how resources influence ant ecology, p. 115_136. In: L. Lach, C. L. Parr & K. L. Abbott (eds.). *Ant Ecology* New York, Oxford University Press, 402 p.
- Bonoan, R. E., Tai, T. M., Tagle Rodriguez, M., Feller, L., Daddario, S. R., Czaja, R. A. et al. (2017). Seasonality of salt foraging in honey bees (*Apis mellifera*). **Ecological Entomology**. 42, 195–201.
- Bravo, A., Harms, K. E. & Emmons, L. H. (2010). Preference for collpa water by frugivorous bats (*Artibeus*): an experimental approach. **Biotropica**. 42, 276–280.
- Bravo, A., Harms, K. E. & Emmons, L. H. (2012). Keystone resource (*Ficus*) chemistry explains lick visitation by frugivorous bats. **J. Mammal**. 93, 1099–1109.
- Clay, N. A., Lehrter, R. J. & Kaspari, M. (2017). Towards a geography of omnivory: Omnivores increase carnivory when sodium is limiting. **Journal Animal Ecology**, 86, 1523–1531.
- Cromack, F. J., Sollins, P., Todd, R. L., Crossley, D. A .J., Fender, W. M., Fogel, R. et al. (1977). Soil microorganism-arthropod interactions: fungi as major calcium and sodium sources. In *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems* (ed Mattson, W.J.). Springer Verlag, New York, NY, pp. 78–84.
- Daliakopoulos, I. N., Tsanis, I. K., Koutroulis, A., Kourgialas, N. N., Varouchakis, A. E., Karatzas, G. P. & Ritsema, C. J. (2016). The threat of soil salinity: A European scale review. **Science of The Total Environment**, 573, 727–739.
- Dudley, R., Kaspari, M. & Yanoviak, S. P. (2012). Lust for salt in the western Amazon. **Biotropica**. 44, 6–9.
- Fischer, M. K. & Shingleton, A. W. (2001). Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. **Functional Ecology**. 15(4), 544-550.
- Frausto da Silva, J. J. R. & Williams, R. J. P. (2001). *The Biological Chemistry of the Elements: the Inorganic Chemistry of Life*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Griffith, D. M., Anderson, T. M. & Hamilton, E.W. (2018). Ungulate grazing drives higher ramet turnover in sodium-adapted Serengeti grasses. **Journal of Vegetation Science**. 28, 815–823.
- Guo, J., Suo, S., & Wang, B. S. (2015). Sodium chloride improves seed vigour of the

- euhalophyte *Suaeda salsa*. **Seed Sci. Res.** 25, 335–344.
- Joern, A., Provin, T. & Behmer, S. T. (2012). Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. **Ecology**, 93,1002–1015.
- Kaspari, M, Chang, C. & Weaver, J. (2010). Salted roads and sodium limitation in a northern forest ant community. **Environmental Entomology**. 35, 543–548.
- Kaspari, M. & Yanoviak, S. P. (2001). Bait Use in Tropical Litter and Canopy Ants- Evidence of Differences in Nutrient Limitation. **Biotropica**. 207–211.
- Kaspari, M. (2020). The seventh macronutrient: How sodium shortfall ramifies through populations, food webs, and ecosystems. **Ecology Letters**, 23(7), 1153–1168.
- Kaspari, M., Clay, N. A., Donoso, D. A. & Yanoviak, S. P. (2014). Sodium fertilization increases termites and enhances decomposition in an Amazonian forest. **Ecology**, 95, 795–800.
- Kaspari, M., Roeder, K. A., Benson, B., Weiser, M. D. & Sanders, N. (2016). Sodium co-limits and catalyzes macronutrients in a prairie food web. **Ecology**, 98, 315–320.
- Lau, P. W. & Nieh, J. C. (2016). Salt preferences of honey bee water foragers. **J. Exp. Biol**, 219, 790–796.
- Li, X., Zhang, X., Song, J., Fan, H., Feng, G., & Wang, B. (2011). Accumulation of ions during seed development under controlled saline conditions of two *Suaeda salsa* populations is related to their adaptation to saline environments. **Plant Soil**. 341, 99–107.
- M. (2020). Salty, mild, and low plant biomass grasslands increase top-heaviness of invertebrate trophic pyramids. **Global Ecology and Biogeography**. 00:1–12.
- Magnago, L. F. S.; Sebastião, V. M.; Schaefer, C. E. G. R. & Neri, A. V. (2012). Restinga forests of the Brazilian coast: richness and abundance of tree species on different soils. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 84(3): 807-822.
- Miranda, V. S., Gütler, L. R., Dutra, S., Sobrinho, T. G. & Alves-Araújo, A. (2022). Extrafloral nectaries of an Atlantic Forest conservation area in Southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**.
- Ness, J.H., Morris, W.F. & Bronstein, J.L. (2009). For ant-protected plants, the best

defense is a hungry offense. **Ecology**. 90,2823–2831.

- NRC (2005). Mineral Tolerance of Animals. National Research Council: The National Academies Press, Washington DC.
- Qadir, M., Quillérou, E., Nangia, V., Murtaza, G., Singh, M., Thomas, R. J., Drechsel, P., & Noble, A. D. (2014). Economics of salt-induced Land degradation and restoration. **Natural Resources Forum**, 38(4), 282–295.
- Ribeiro, L. F., Solar, R. R., Sobrinho, T. G., Muscardi, D. C., Schoereder, J. H. & Andersen, A. N. (2019). Different trophic groups of arboreal ants show differential responses to resource supplementation in a Neotropical savanna. **Oecologia**, 190(2), 433-443.
- Roeder, K. A., Roeder, D. V. & Kaspari, M. (2018). The role of temperature in competition and persistence of an invaded ant assemblage. **Ecological Entomology**. 43, 774–781.
- Simpson, S. J., Sword, G. A., Lorch, P. D. & Couzin, I.D. (2006). Cannibal crickets on a forced march for protein and salt. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 103, 4152–5156.
- Souza, W. O., Machado, J. O., Tognella, M. M. P. & Alves-Araújo, A. (2016). Checklist de Angiospermas do Parque Estadual de Itaúnas, Espírito Santo, Brasil. **Rodriguesia**, 67(3): 571–581.
- Stallard, R. F. & Edmond, J. M. (1981). Geochemistry of the Amazon 1. Precipitation chemistry and the marine contribution to the dissolved load at the time of peak discharge. **Journal of Geophysical Research**. 86:9844-9858.
- Suguió, K. & Tessler, M. G. (1984). Planícies de cordões arenosos Quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: Lacerda L. D., Araujo, D. S. D. & Cerqueira, R. (Orgs), Restingas: origem, estruturas e processos. CEUFF, Universidade Federal Fluminense, Niterói, p. 15-26.
- Tracy, B. F & McNaughton, S. J. (1995) Elemental analysis of mineral lick soils from the Serengeti National Park, the Konza Prairie and Yellowstone National Park. **Ecography**. 18:91–94.
- Tuomisto, H., Pousen, A. D. & Moran, R. C. (1998). Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in western Amazonia. **Biotropica**, 30 (3): 392-399.
- Welti, E. A. R., Kuczynski, L., Marske, K. A., Sanders, N. J., Beurs, K. M. & Kaspari, M. (2020). Salty, mild, and low plant biomass grasslands increase top-heaviness of

invertebrate trophic pyramids. **Global Ecology and Biogeography**, 00, 1–12.

Welti, E. A. R. & Kaspari, M. (2021). Sodium addition increases leaf herbivory and fungal damage across four grasslands. **Functional Ecology**. 00:1–10.

White, T. C. R. (1969) An Index to Measure Weather-Induced Stress of Trees Associated With Outbreaks of Psyllids in Australia. **Ecology**. 50:905–909.

White, T. C. R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation of the availability of nitrogen in stressed food plants. **Oecologia**. 63:93-105.

Wills, B. & Landis, D. (2018). The role of ants in north temperate grass-lands: A review. **Oecologia**, 186, 323–338.

Yuan, F., Guo, J., Shabala, S. & Wang, B. (2019). Reproductive Physiology of Halophytes: Current Standing. **Frontiers in Plant Science**. 9: 1-13.

Capítulo 1: Mais sal não promove processos ecossistêmicos em ambientes florestais costeiros

Resumo:

A disponibilidade de sódio tem implicações substanciais para o desempenho dos organismos, se ramificando nas populações, cadeias alimentares e ecossistemas. A disponibilização desse elemento aumenta a abundância de organismos decompositores e de herbívoros, potencializando os processos desempenhados por eles. Contudo os papéis do sódio em interações e processos ecológicos em ambientes salinos naturais, como os ecossistemas costeiros, são pouco conhecidos. Assim, investigamos o efeito do sódio natural, presente no ecossistema restinga, sobre três processos ecossistêmicos – herbivoria, decomposição e predação. Testamos se esse efeito está relacionado a alguns mecanismos, como: aumento do teor de sódio foliar, aumento de herbívoros e predadores, diminuição das defesas químicas e físicas de plantas, aumento da predação e aumento de organismos decompositores e da decomposição. Não encontramos relação entre o aumento do teor de sódio do solo e os processos ecossistêmicos analisados, e nem com os mecanismos propostos. Esses resultados demonstram que, ao contrário do que ocorre em ambientes limitados por sódio, a restinga está saciada desse elemento em nível ecossistêmico, não havendo efeito sobre os processos-chave que nela ocorrem.

Palavras-chave: Recurso limitante, Salinidade, Herbivoria, Predação, Decomposição.

Abstract:

Sodium availability has substantial implications for the performance of organisms, rippling across populations, food chains and ecosystems. The availability of this element increases the abundance of decomposer organisms and herbivores, enhancing the processes carried out by them. However, the roles of sodium in interactions and ecological processes in natural saline environments, such as coastal ecosystems, are poorly understood. Thus, we investigated the effect of natural sodium, present in the restinga ecosystem, on three ecosystem processes – herbivory, decomposition and predation. We tested whether this effect is related to some mechanisms, such as: increase in leaf sodium content, increase in herbivores and predators, decrease in chemical and physical defenses of plants, increase in predation and increase in decomposer organisms and decomposition. We found no relationship between the increase in soil sodium content and the ecosystem processes analyzed, nor with the proposed mechanisms. These results demonstrate that, contrary to what occurs in sodium-limited environments, the restinga is satiated with this element at an ecosystem level, with no effect on the key processes that occur there.

Keywords: Limiting resource, Salinity, Herbivory, Predation, Decomposition.

INTRODUÇÃO

O sódio é um elemento essencial para os organismos, sendo considerado o sétimo macronutriente devido à sua importância em processos ecossistêmicos (Kaspari et al., 2008). Assim, a disponibilidade desse elemento varia geograficamente, diminuindo da linha da maré em direção ao interior dos continentes, formando um gradiente que vai do excesso à limitação (Kaspari et al., 2020). A baixa disponibilidade de sódio pode limitar o desempenho dos organismos, influenciando na sua sobrevivência, crescimento e reprodução (Kaspari, 2020), com efeitos sobre populações, cadeias alimentares e ecossistemas (Kaspari et al., 2008; Kaspari, 2019; Welti & Kaspari, 2021). Um aumento da oferta desse recurso em locais com baixa disponibilidade natural potencializa processos ecológicos como herbivoria e decomposição (Kaspari et al., 2014; Welti & Kaspari, 2021). Além de alterar a comunidade de plantas e suas interações, estimulando a abundância e atividade de herbívoros e da teia alimentar marrom (Clay et al., 2014; Kaspari et al., 2014). Entretanto, em locais onde a disponibilidade de sódio não é limitante, ainda não se sabe quais seus papéis no funcionamento do ecossistema.

Plantas possuem adaptações para lidar com sódio, como o direcionamento de sal para diferentes partes vegetativas (Yuan et al., 2019), inflorescências (Welti & Kaspari, 2021), nectários extraflorais (Kaspari, 2020) e para sementes durante o estágio de formação (Li et al., 2011). Por outro lado, a presença de sódio nas plantas pode ser um fator de estresse, diminuindo a capacidade de sintetizar defesas físicas e químicas contra herbívoros (White 1969; 1984). Assim, ao acumularem sódio, as plantas enfrentam uma demanda conflitante, onde se beneficiam com polinizadores potenciais, mas se tornam alvo de herbívoros, que ao preferirem tais plantas, podem alterar a comunidade vegetal (Borer et al., 2019). Além disso, a agregação de herbívoros nessas plantas pode gerar aumento no rastreamento pelos seus predadores (Clay et al., 2014; Welti et al., 2019). Esse maior rastreamento pode elevar as taxas de predação, embora esses efeitos sejam mais tardis, já que a atração de predadores pode levar o dobro de tempo (Clay et al., 2014), e ser quase duas vezes menor se comparado a atração de herbívoros (Welti et al., 2019).

A influência do sódio no processo de decomposição e na teia alimentar

marrom já foi bastante investigada em regiões tropicais e subtropicais, no interior dos continentes, onde se presume que o sódio seja um recurso limitante (Clay et al., 2015; Kaspari et al., 2009; Ott et al., 2014). Nesses ambientes, a suplementação de sódio tem sido relatada como o principal mecanismo para a potencialização da decomposição (Kaspari et al., 2014) devido ao aumento da atividade e abundância dos organismos decompositores (Kaspari et al., 2009). A decomposição é um processo chave nos ecossistemas, promovendo a degradação da serapilheira, ciclagem de nutrientes e estabilização de carbono no solo (Milton & Kaspari, 2007; Schneider et al., 2012; Cotrufo et al., 2013). Como esse processo é potencializado pela presença do sal, é crucial compreender como as cadeias alimentares marrons moldam suas atividades em um ambiente menos limitado por sódio, como as restingas.

Restingas são ecossistemas costeiros, formados pela deposição de sedimento arenoso de origem fluvio-marinho e são constantemente supridas de sal pelo ‘spray’ marinho (Suguio & Tessler, 1984). O sódio é um dos principais minerais desse ambiente e pode ser um dos moduladores das comunidades biológicas locais, influenciando na estrutura e funcionamento das restingas (Magnago et al., 2012). Na restinga, a composição dos componentes minerais do solo é o fator mais importante para a estruturação das comunidades vegetais (Magnago et al., 2012), que se torna mais densa à medida que se distancia do mar, formando fisionomias que variam desde herbáceas, arbustivas a arbóreas (Souza et al., 2016).

Nesse estudo, investigamos como o sódio modula processos ecológicos em um sistema onde esse elemento não é limitante. Assim, investigamos se o aumento no teor de sal influencia a herbivoria, decomposição e predação na restinga, e os possíveis mecanismos explicativos para essa influência. Nós investigamos se: i) o aumento no teor de sódio do solo promove aumento de sódio foliar; ii) o aumento na concentração de sódio foliar promove maior herbivoria, abundância de herbívoros e de predadores, além de diminuir defesas físicas e químicas nas plantas; testamos ainda se iii) o aumento no teor de sódio do solo promove maior predação de herbívoros invertebrados. Além disso, iv) testamos se o aumento no teor de sódio do solo promove aumento de decompositores e na decomposição.

MATERIAIS E MÉTODO

Área de estudo

Conduzimos este estudo no Parque Estadual de Itaúnas ($18^{\circ}20'/18^{\circ}25'S$ - $39^{\circ}40'/39^{\circ}42'W$), uma área costeira protegida, localizada no Norte do estado do Espírito Santo, Brasil, que possui uma área total de 3.481 ha (CEPEMAR, 2004). A Unidade de Conservação é coberta principalmente por vegetação de restinga, mas também podem ser encontrados remanescentes de florestas de várzea, dunas, manguezais e áreas úmidas (Souza et al., 2016). A vegetação de restinga apresenta diferentes tipos fitofisionômicos como formações herbáceas, arbustivas ou arbóreas, presentes em solos arenosos (IEMA 2005).

Desenho amostral

Demarcamos 34 pontos, distribuídos ao longo da restinga, visando a contemplar um amplo espectro de gradiente salino (Figura 1). Cada ponto foi demarcado pela presença da espécie *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill., a uma distância mínima de 200 metros entre eles. Essa espécie alcança até 20 m de altura, não apresenta nectários extraflorais, possui ampla distribuição pela restinga, produz e dispersa grande quantidade de sementes (Freitas et al., 2011).

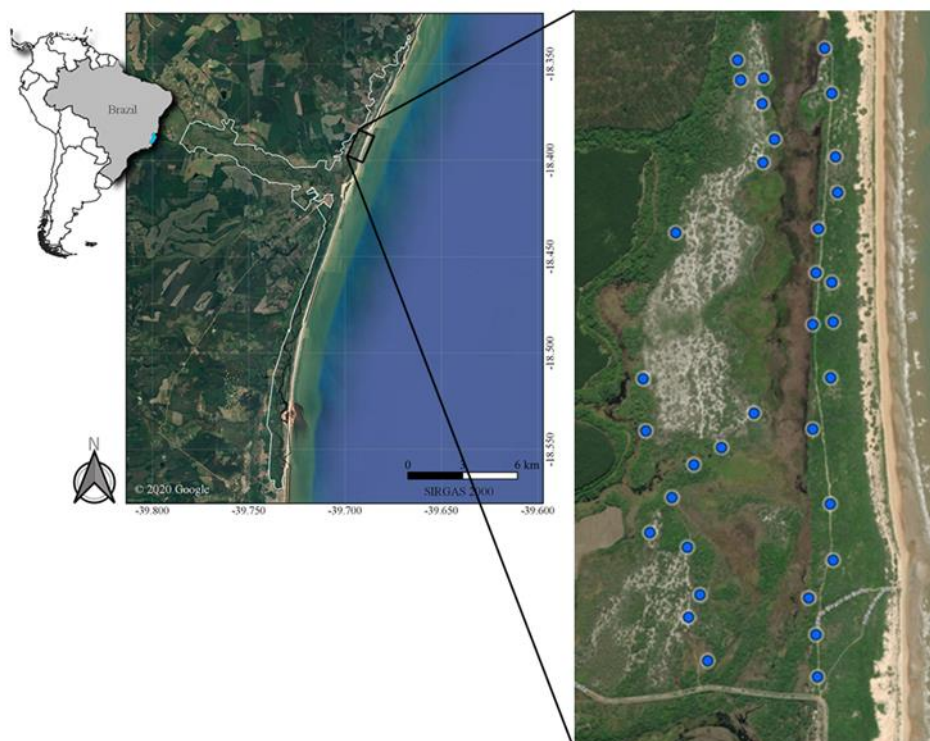


Figura 1: Delimitação do Parque Estadual de Itaúnas – linha branca, com a área de estudo em destaque, demonstrando os 34 pontos amostrais, em azul. Adaptado de Miranda et al., 2022.

Quantificação de sódio no solo

Em cada ponto amostral coletamos uma amostra de solo, usando um tubo de pvc de 20 cm e 2,5 de diâmetro, o qual foi inserido no solo até ser preenchido. Essa amostra foi levada ao Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa para quantificação de sódio pelo método de fotometria de chama com extrator ácido. A quantificação consiste em colocar 10 cm³ de solo num frasco de 50 mL e adicionar 25,0 mL de água. A amostra é agitada por 5,0 min a 200 rpm e deixada em repouso por 30 a 60 min. Para a dosagem, é feita a pipetagem de ± 10 mL do sobrenadante em um Becker. A leitura é feita nesse extrato, utilizando um espectrofotômetro de emissão em chama (Manual de análises químicas- Laboratório de Solos UFV).

Dados vegetais

Para quantificar o teor de sódio foliar, coletamos em cada ponto amostral 10 folhas de *P. glabrata*. Essas folhas foram secas e enviadas ao Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa para quantificação de sódio pelo método de fotometria de chama com extrator ácido. A quantificação consiste em secar e triturar as folhas, colocar o material num frasco de 50 mL e adicionar 25,0 mL de H₂O. A amostra é agitada por 5,0 min a 200 rpm e deixada em repouso por 30 a 60 min. Para a dosagem, é feita a pipetagem de ± 10 mL do sobrenadante em um Becker. A leitura é feita nesse extrato, utilizando um espectrofotômetro de emissão em chama (Manual de análises químicas - Laboratório de Solos UFV).

Para estimar a herbivoria, coletamos 50 folhas de cada indivíduo de *P. glabrata*. As árvores amostradas tinham entre 2 e 10 m de altura. Escolhemos um galho de cada árvore a uma distância de 5 m, do qual coletamos as primeiras 50 folhas da base para o ápice (Kozlov et al., 2015). Armazenamos as folhas em sacos de papel e prensamos para secagem. Após a secagem, digitalizamos e processamos as folhas utilizando o software GIMP, para delimitar as bordas de cada folha. Utilizando o pacote “EBImage” do programa

R (Pau et al., 2010), contabilizamos a área foliar perdida e a área total de cada folha. Quantificamos a herbivoria em cada árvore calculando a proporção de perda de área foliar de cada folha, dividindo a área foliar consumida pela área foliar total. Por fim, calculamos a proporção média por árvore, dividindo o somatório da proporção de herbivoria entre as folhas pelo número total de folhas.

Para estimar a defesa física das plantas, usamos como ‘proxy’ a área foliar específica (SLA). Mensuramos a SLA, usando uma folha de cada indivíduo de *P. glabrata* (a folha utilizada não possuía dano foliar). Retiramos e pesamos dois discos de 16 mm de cada folha, já seca. Dividimos a área pelo peso de cada disco, e obtivemos a SLA como a média dos dois discos (Zvereva et al., 2020).

Para quantificar as defesas químicas, coletamos cinco folhas de *P. glabrata* em cada ponto, as quais foram armazenadas em sacos plásticos e congeladas. Em laboratório, as folhas foram pesadas, trituradas em um mixer junto com 20 ml de acetona 80% por cinco minutos, e após isso cada amostra foi centrifugada por 10 minutos a -5°C em uma rotação de 3.500 rpm. O líquido em suspensão foi filtrado e armazenado em tubo falcon. Esse processo foi feito em triplicata para total extração dos compostos e o volume final das soluções foi tomado.

Quantificamos o teor de fenólicos totais pelo método descrito por Roesler et al., (2007), usando o reagente de Folin-Ciocalteu. Já os taninos condensados foram quantificados segundo método proposto por Price et al., (1978).

Amostragem de artrópodes e funções ecossistêmicas

Para estimar a abundância de artrópodes, selecionamos um galho de cada árvore de *P. glabrata*, o qual foi vertido dentro de um guarda-chuva entomológico com um pote no fundo. Sacudimos o galho 10 vezes para que os artrópodes caíssem. Após, os artrópodes presentes no pote foram acondicionados sacos plásticos contendo álcool. Em laboratório, foram contabilizadas as proporções de herbívoros e predadores em cada árvore.

Para estimativa da predação, em cada ponto amostral dispomos no solo um conjunto de três cupins vivos colados com cola branca em papel filtro, distante um metro entre si, formando um triângulo. Avaliamos durante 15 minutos a ocorrência de predação dos cupins por formigas (mordidas ou puxões nas antenas e/ou patas).

Para estimar a abundância de decompositores, amostramos cupins adaptando o método de transecção de Jones & Eggleton (2000). O método consiste na demarcação de um transecto medindo 100×2 m, que é dividido em vinte seções de 5×2 m. Em cada seção são feitos doze buracos no solo, e a coleta de cupins é realizada ativamente por 30 minutos por dois coletores examinando toda a madeira morta, serapilheira, solo e árvores quanto à presença de cupins. Como nossos pontos amostrais eram separados, realizamos o mesmo método, mas usamos uma seção por ponto amostral. Assim, demarcamos em cada ponto amostral uma seção de 5×2 m, que foi subdividida em quatro subparcelas de $1 \times 2,5$ m, e em cada subparcela foram feitos três buracos para acessar cupins subterrâneos. Coletamos cupins ativamente durante 15 minutos em cada subparcela, sendo um coletor por subparcela, totalizando uma hora de coleta ativa por ponto. Os cupins coletados foram armazenados em frascos contendo álcool e depois contabilizados.

Para quantificar a taxa de decomposição, dispusemos quatro blocos de madeira de *Pinus* sp. $9 \times 6 \times 5$ cm, envoltos em malha sintética com trama de 400 micron, em cada ponto amostral. Esses blocos foram secos a 60°C durante 96 horas e pesados. Cada bloco foi identificado, sendo separados em dois tipos (um com acesso a invertebrados, contendo quatro furos de 2 cm e outro totalmente fechado sem acesso para invertebrados). Os blocos foram dispostos nos pontos amostrais em pares, sendo dois com acesso e dois sem acesso. Os blocos permaneceram em campo por 14 meses, de março de 2022 a maio de 2023. Após a retirada, nós secamos os blocos a 60°C durante 96 horas e pesamos novamente. A proporção média de massa perdida foi tomada como o peso inicial menos o peso final dividido pelo peso inicial de cada conjunto de blocos, sendo essa nossa medida de decomposição (Griffiths et al., 2020).

Análises estatísticas

Para testar se o teor de sódio foliar aumenta com o teor de sódio no solo, construímos um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição normal, usando o teor de sódio do solo como variável explicativa e o teor de sódio foliar como variável resposta. Para testar se a herbivoria aumenta com o teor de sódio foliar, realizamos um GLM com distribuição beta, usando os pacotes `betareg` (Cribari-Neto & Zeileis, 2010) e `lmerTest` (Hothorn et al., 2018), com o teor de sódio foliar como variável explicativa e a proporção de herbivoria como variável resposta. Os resultados da herbivoria são mostrados no texto como porcentagem em vez de proporção para facilitar a interpretação. Para testar se a proporção de herbívoros e predadores aumenta com o teor de sódio foliar, ajustamos GLMs com distribuição quasibinomial, usando o teor de sódio foliar como variável explicativa e a proporção de herbívoros e proporção de predadores como variáveis respostas.

Para testar se as defesas das plantas diminuem com o aumento do teor de sódio foliar, realizamos três GLMs com distribuição normal, usando sempre o teor de sódio foliar como variável explicativa e a SLA, os teores de taninos condensados e fenólicos totais como variáveis respostas.

Para testar se a predação aumenta com o teor de sódio do solo, realizamos um GLM com distribuição binomial ajustada para quasibinomial, usando o teor de sódio do solo como variável explicativa e a proporção de predação (número de cupins predados, dividido pelo número total de cupins) como variável resposta.

Para verificar se a decomposição aumenta com o teor de sódio do solo, realizamos um modelo linear misto (GLMM) com distribuição beta, usando o pacote `glmmTMB` (Brooks et al., 2017). Usamos o teor de sódio do solo e os tipos de acesso aos blocos (aberto e fechado) como variáveis explicativas, a proporção de massa perdida como variável resposta e os pontos como fator aleatório. Para testar se a abundância de cupins aumenta com o teor de sódio no solo, usamos distribuição binomial negativa com o pacote `MASS` (Venables & Ripley, 2002). Procedemos às análises no software R (R Core Team, 2023), verificando os pressupostos dos modelos com o auxílio do pacote `Dharma` (Hartig & Lohse, 2022).

RESULTADOS

O teor de sódio no solo da restinga variou entre 0,1 e 94,64 mg/dm³ (22,89±18,24) (Tabela 1), mas não afetou a concentração de sódio foliar (DF: 28,29; F: 0,87; P: 0,35; Sódio foliar: 0,17±0,01). A herbivoria não variou em função do teor de sódio do solo (DF: 1; Chi: 0,11; P: 0,72; Herbivoria: 0,02±0,002). Da mesma forma, não houve resposta da abundância de herbívoros, nem de predadores, em relação ao sódio foliar (DF: 33,32; F: 3,21; P: 0,08; Herbívoros: 0,09±0,017 e DF: 33,32; F: 1,59; P: 0,21; Predadores: 0,76 ± 0,02, respectivamente). Além disso, não houve redução da defesa física, estimada pela SLA, em relação ao sódio foliar (DF: 33,22; F: 0,07; P: 0,78; SLA: 7,44±0,12). As defesas químicas representadas pelos taninos condensados e fenólicos totais também não responderam ao sódio foliar (DF: 33,32; F: 0,53; P: 0,46; Taninos: 216,196±10,51 e DF: 33,32; F: 0,57; P: 0,45; Fenóis: 66,81±5,20, respectivamente). A predação de cupins não diferiu em função do teor de sódio do solo (DF: 29,28; F: 0,41; P: 0,52; Predação: 0,20±0,04).

Em relação à decomposição, não encontramos efeito do teor de sódio do solo (DF: 1; Chi: 0,27; P: 0,59; Decomposição: 0,38±0,035), nem diferenças entre o tipo de acesso aos blocos (DF:1; Chi: 0,01; P: 0,90; Aberto: 0,39±0,037; Fechado: 0,36±0,034). Também não encontramos respostas da abundância de cupins à variação no teor de sódio do solo (DF: 29,28; Chi: 0,38; P: 0,53; Cupins: 124,38±15,85).

DISCUSSÃO

Ao contrário do que esperávamos, não encontramos evidências de que em ambientes naturalmente salinos o sódio module processos e interações ecológicas. Esses resultados são opostos aos obtidos quando há fertilização desse nutriente em ambientes limitados por sódio, onde há aumento de danos foliares e abundância de herbívoros (Welti & Kaspari, 2021), e da decomposição e decompositores (Kaspari et al., 2014). Em ambientes onde o sódio é limitante, os pulsos pontais desse recurso parecem direcionar as comunidades biológicas, estimulando as atividades que desempenham. Ao contrário disso, a constante deposição de sódio pelo ‘spray’ marinho em

ecossistemas costeiros parece não ter o mesmo efeito.

Mesmo o teor salino do solo em nosso estudo tendo apresentado ampla variação, esses valores são inferiores aos registrados para restingas no sul do Brasil, por exemplo. Amostras de solo em ambientes de restinga usando o mesmo método de quantificação, mostram que os teores de sódio alcançam até 360 mg/dm³ (Cardoso & Schoereder, 2014), quase quatro vezes o teor máximo que registramos. A ação desse sódio natural parece não ter a mesma influência sobre processos e interações biológicas como ocorre nos ambientes com limitação de sódio em que se usa a fertilização desse recurso (Clay et al., 2015; Welti & Kaspari, 2021). No caso de locais com baixo teor de sódio, a fertilização em longo prazo pode imputar mudanças na composição da comunidade vegetal, com efeitos em cascata para as espécies e funções do ecossistema (Borer et al., 2014; Bui, 2013; Griffith et al., 2017). Porém nossos resultados demonstram que a deposição contínua vinda do mar parece não exercer tais mudanças.

A disponibilidade de sódio no ambiente de restinga não induz uma maior absorção pelas plantas de *P. glabrata*, diferentemente do que acontece com gramíneas e ervas de ambientes limitados em sódio, onde é feita a fertilização de Na⁺ (Welti & Kaspari, 2021). Plantas submetidas à fertilização com Na⁺ chegam a ter concentrações de nove a 17 vezes maiores do que plantas sem fertilização (Welti & Kaspari, 2021). Esse aumento na concentração de sódio nos tecidos pode aumentar a disponibilidade de macronutrientes como N e P (Borer et al., 2019; Kaspari et al., 2017), despertando a atração dos herbívoros que são limitados em relação a esses nutrientes. Essa maior atração de herbívoros não ocorre na restinga, pois as plantas mantêm o sódio em níveis baixos, não elevando o interesse dos consumidores e, por sua vez, o consumo foliar. Como os herbívoros não são mais atraídos para as plantas em locais com maior concentração de sódio no solo, isso não gera um agregamento desses organismos, o que provocaria maior rastreamento pelos predadores, como era esperado (Kaspari et al., 2020). Logo, o aumento no número de predadores e na predação também não é observado. Além disso, predadores podem acumular de 10 a 100 vezes mais sódio em seus tecidos que os herbívoros (Kaspari et al., 2020). Assim, em um

ambiente naturalmente salino, como as restingas, os predadores estariam saciados em relação ao sódio, mantendo um equilíbrio nutricional adequado desse nutriente.

As plantas de *P. glabrata* não reduziram seus mecanismos de defesa como era esperado, apesar de que o excesso de sal pode representar uma condição estressante, que deixaria as plantas mais suscetíveis. Plantas em solos com altas concentrações de sais enfrentam diminuição do potencial osmótico e hídrico, diminuindo a disponibilidade de água em sua zona radicular (Li et al., 2015). Além disso, esse acúmulo de sais causa desequilíbrios de nutrientes, alteração do metabolismo, alterações hormonais, dano oxidativo e inibição da fotossíntese (Li et al., 2015; Zhao et al., 2021). As plantas halófitas possuem mecanismos para permitir a sobrevivência em condições salinas, dentre eles ajuste osmótico, exclusão/inclusão e compartimentação iônica, resposta de defesa antioxidante e adaptações morfológicas e anatômicas (Arif et al., 2020; Zhang et al., 2013). Essas plantas podem ajustar seus mecanismos de sobrevivência em conjunto com mecanismos de defesas, não ficando assim suscetíveis a herbívoros. Por exemplo, o acúmulo de fenóis no citoplasma ou vacúolo de plantas halófitas é uma estratégia relacionada com o ajustamento osmótico, que é um mecanismo de tolerância a salinidade (Zeng et al., 2015), mas que ao mesmo tempo confere proteção à planta por ser um mecanismo de defesa química.

O fato de a herbivoria não ter respondido ao teor de sódio foliar pode ser devido à manutenção no número de herbívoros. O aumento nos danos foliares observado em plantas fertilizadas com sódio é ocasionado pelo aumento dos organismos que as consomem (Welti & Kaspari, 2020), elevando o consumo foliar em até 50%. Os herbívoros direcionam o consumo para plantas com alto teor de sódio muito provavelmente por estarem limitados por esse nutriente (Doughty et al., 2016; Kaspari et al., 2008; Welti et al., 2019). Como na restinga os herbívoros estariam saciados pela alta disponibilidade de sódio, essa dinâmica de mais herbívoros causando mais danos foliares não foi observada.

No nosso estudo, a decomposição também não foi modulada pelo teor de sódio natural. Restingas abrigam uma alta diversidade de organismos decompositores: ~25 espécies de cupins (Vasconcellos et al., 2005), mas essa fauna parece não ser estimulada pela presença do sódio, ou até mesmo pode estar sendo afetada negativamente pela disponibilidade dele. Estudos que avaliam a decomposição em ambientes limitados por sal, encontraram um aumento de 20 vezes na abundância de cupins (Clay et al., 2015) após tratamento com sódio. A adição de sódio impulsiona um comportamento rápido de busca pelo Na entre os organismos da teia alimentar marrom (Arms et al., 1974; Barrows, 1974; Kaspari et al., 2008). Por exemplo, organismos detritívoros são recrutados apenas um dia após a adição de sódio em uma floresta do interior do Peru (Clay et al., 2015). Ao contrário disso, em ambientes costeiros com alta disponibilidade de sódio, nenhum efeito das adições de Na foram relatados na decomposição (Clay et al., 2015), e nesses ambientes, as comunidades de macroinvertebrados parecem ser menos eficientes na degradação da matéria (Risch et al., 2016). Além disso, concentrações de sal a 0,5% demonstraram ser tóxicas para as comunidades microbianas, mesmo em ambientes que são limitados por sódio (Jia et al., 2015). Tudo isso indica que as cadeias alimentares marrons de ambientes costeiros, como as restingas, enfrentam certa toxicidade pela alta disponibilidade de sódio, impedindo a execução plena de suas funções ecológicas.

Nossos resultados demonstram que, ao contrário do que ocorre em ambientes limitados por sódio, a restinga está saciada desse elemento em nível ecossistêmico, não havendo efeito sobre os processos-chave que nela ocorrem. Entretanto, é preciso salientar que ambientes costeiros estão cada vez mais suscetíveis a mudanças climáticas, as quais mudarão a disponibilidade de sódio devido às projeções de aumento dos níveis dos mares (Daliakopoulos et al., 2016). Essa expansão da disponibilidade de sódio pode chegar a níveis tóxicos que afetarão processos estruturadores de ecossistemas, como herbivoria e decomposição, modificando a produtividade de plantas, ciclo de carbono, e levando inclusive à perda de biodiversidade (Kaspari et al., 2014; Prather et al., 2018; Koerner et al., 2018).

REFERÊNCIAS

- Arif, Y., Singh, P., Siddiqui, H., Bajguz, A. & Hayat, S. (2020). Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. **Plant Physiology and Biochemistry**, 156, 64–77.
- Arms, K., Feeny, P. & Lederhouse, R. C. (1974). Sodium: stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*. **Science**, 185, 372–374.
- Barrows, E. M. (1974). Aggregation behavior and response to sodium chloride in females of a solitary bee, *Augochlora pura* (Hymenoptera: Halictidae). **Florida Entomologist**, 57, 189–193.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., et al. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. **Nature**, 508(7497), 517–520.
- Borer, E. T., Lind, E. M., Firn, J., Seabloom, E. W., Anderson, T. M., Bakker, E. S. et al. (2019). More salt, please: global patterns, responses, and impacts of foliar sodium in grasslands. **Ecology Letters**, 22, 1136–1144.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A. et al. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. **The R Journal**, 9(2), 378–400.
- Bui, E. N. (2013). Soil salinity: A neglected factor in plant ecology and biogeography. **Journal of Arid Environments**, 92, 14–25.
- Cardoso, D. C. & Schoereder, J. H. (2014). Biotic and abiotic factors shaping ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in Brazilian coastal sand dunes: The case of Restinga in Santa Catarina. **Florida Entomologist**, 97(4), 1443–1450.
- CEPEMAR. (2004). Serviços de consultoria em Meio Ambiente. Plano de manejo do Parque Estadual de Itaúnas, Vitória, 55p.
- Clay, N. A., Donoso, D. A. & Kaspari, M. (2014). Urine as an important source of sodium increases decomposition in an inland but not coastal tropical forest. **Oecologia**, 2014, 1–9.
- Clay, N. A., Lehrter, R. J. & Kaspari, M. (2017). Towards a geography of omnivory: Omnivores increase carnivory when sodium is limiting. **Journal of Animal Ecology**, 86, 1523–1531.
- Clay, N. A., Yanoviak, S. P. & Kaspari, M. (2014b). Short-term sodium inputs attract microbi-detritivores and their predators. **Soil Biology and Biochemistry**, 75, 248–253.
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K. & Paul, E. (2013). The microbial efficiency–matrix stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic

matter? **Global Change Biology**, 19, 988–995.

- Cribari-Neto, F. & Zeileis, A. (2010). Regressão Beta em R. **Journal of Statistical Software**, 34, 1–24.
- Daliakopoulos, I. N., Tsanis, I. K., Koutroulis, A., Kourgialas, N. N., Varouchakis, A. E., Karatzas, G. P. & Ritsema, C. J. (2016). The threat of soil salinity: A European scale review. **Science of The Total Environment**, 573, 727–739.
- Freitas, J. R., Figueiredo, R. A., Nadai, I. C. & Hardman, L. (2011). Aspectos da ecologia reprodutiva de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. Ex Baill. (Euphorbiaceae) em uma área de Cerrado no estado de São Paulo. **Revista Árvore**, 35(6), 1227–1234.
- Griffith, M. B. (2014). Natural variation and current reference for specific conductivity and major ions in wadeable streams of the conterminous USA. **Freshwater Science**, 33, 1–17.
- Hartig, F. & Lohse, L. (2022). DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. University of Regensburg.
- Hothorn, T., Zeileis, A., Farebrother, R. W., Cummins, C., Millo, G. & Mitchell, M. (2018). lmtest: Testando modelos de regressão linear. <https://CRAN.R-project.org/package=lmtest>.
- Instituto Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos. Parque Estadual de Itaúnas. Disponível em: <https://iema.es.gov.br/PEI>. Acesso em: 12 Set. 2021.
- Jia, Y., Kong, X., Weiser, M. D., Lv, Y., Akbar, S., Jia, X., et al. (2015). Sodium limits litter decomposition rates in a subtropical forest: additional tests of the sodium ecosystem respiration hypothesis. **Applied Soil Ecology**, 93, 98–104.
- Joern, A., Provin, T. & Behmer, S. T. (2012). Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. **Ecology**, 93.
- Jones, D. T. & Eggleton, P. (2000). Sampling termite assemblages in tropical forests: Testing a rapid biodiversity assessment protocol. **Journal of Applied Ecology**, 37(1), 191–203.
- Kaspari, M. & Yanoviak, S. (2008). The biogeography of litter depth in tropical forests: evaluating the phosphorus growth rate hypothesis. **Functional Ecology**, 22, 919–923.
- Kaspari, M. & Yanoviak, S. P. (2009). Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. **Ecology**, 90, 3342–3351.
- Kaspari, M. (2014). Road salt offers insights into the connections between diet and neural development. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 111, 10033–10034.
- Kaspari, M. (2020). The seventh macronutrient: How sodium shortfall ramifies through populations, food webs, and ecosystems. **Ecology Letters**, 23(7), 1153–1168.

- Kaspari, M., Chang, C. & Weaver, J. (2010). Salted roads and sodium limitation in a northern forest ant community. **Ecological Entomology**, 35, 543–548.
- Kaspari, M., Clay, N. A., Donoso, D. A. & Yanoviak, S. P. (2014). Sodium fertilization increases termites and enhances decomposition in an Amazonian forest. **Ecology**, 95, 795–800.
- Kaspari, M., Roeder, K. A., Benson, B., Weiser, M. D. & Sanders, N. (2016). Sodium co-limits and catalyzes macronutrients in a prairie food web. **Ecology**, 98, 315–320.
- Kaspari, M., Welti, E. A. R. & deBeurs, K. M. (2019). The nutritional geography of ants: gradients of sodium and sugar limitation across North American grasslands. **Journal of Animal Ecology**, 89, 276–284.
- Kaspari, M., Wright, J., Yavitt, J., Harms, K., Garcia, M. & Santana, M. (2008). Multiple nutrients regulate litterfall and decomposition in a tropical forest. **Ecology Letters**, 11, 35–43.
- Kaspari, M., Yanoviak, S. & Dudley, R. (2008). On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 105, 17848–17851.
- Kaspari, M., Yanoviak, S. P., Dudley, R., Yuan, M. & Clay, N. A. (2009). Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical forest. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 106, 19405–19409.
- Koerner, S. E., Smith, M. D., Burkepille, D. E., Hanan, N. P., Avolio, M. L., Collins, S. L., et al. (2018). Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. **Nature Ecology & Evolution**, 2(12), 1925–1932.
- Kozlov, M. V., Lanta, V., Zverev, V. & Zvereva, E. L. (2015). Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. **Global Ecology and Biogeography**, 24(10), 1126–1135.
- Li, X. F., Ni, Z. M., Wu, Y. Y., et al. (2015). Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and leaf cell structure of ‘Yinhong’ grape seedlings. **Acta Ecologica Sinica**, 35(13), 4436–4444.
- Li, X., Zhang, X., Song, J., Fan, H., Feng, G. & Wang, B. (2011). Accumulation of ions during seed development under controlled saline conditions of two *Suaeda salsa* populations is related to their adaptation to saline environments. **Plant Soil**, 341, 99–107.
- Magnago, L. F. S., Sebastião, V. M., Schaefer, C. E. G. R. & Neri, A. V. (2012). Restinga forests of the Brazilian coast: richness and abundance of tree species on different soils. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(3), 807–822.
- Milton, Y. & Kaspari, M. (2007). Bottom-up and top-down regulation of decomposition in a

- tropical forest. **Oecologia**, 153, 163–172.
- Ott, D., Digel, C., Klarner, B., Maraun, M., Pollierer, M., Rall, B.C., et al. (2014). Litter elemental stoichiometry and biomass densities of forest soil invertebrates. **Oikos**, 123, 1212–1223.
- Pau, G., Fuchs, F., Sklyar, O., Boutros, M. & Huber, W. (2010). “EBImage – um pacote R para processamento de imagens com aplicações para fenótipos celulares.” *Bioinformática*, 26 (7), 979–981.
- Prather, C. M., Laws, A., Cuellar, J., Reihart, R., Gawkins, K. & Pennings, S. (2018). Seeking salt: Herbivorous prairie insects can be co-limited by macronutrients and sodium. **Ecology Letters**, 21.
- Price, M. L., Van Scoyoc, S. & Butler, L. G. (1978). A critical evaluation of the vanillin reaction as an assay for tannin in sorghum grain. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 26, 1214-1218.
- R Development Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Risch, A. C., Zimmermann, S., Ohashi, M., Finer, L., Kho, L. K. & Schütz, M. (2016). First evidence that the sodium ecosystem respiration (SER) hypothesis may also hold for a coastal tropical rainforest. **Applied Soil Ecology**, 108, 92–95.
- Roesler, R., Malta, L. G., Carrasco, L. C., Holanda, R. B., Sousa, C. A. S. & Pastore, G. M. (2007). Atividade antioxidante de frutas do cerrado. *Ciência e Tecnologia de Alimentos*, 27, 53–60.
- Schneider, T. K. M., Keiblinger, E., Schmid, K., Sterflinger-Gleixner, G., Ellersdorfer, B., Roschitzki, A., Richter, L., Eberl, S., Zechmeister-Boltenstern & Riedel, K. (2012). Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. **The ISME Journal**, 6, 1749–1762.
- Simpson, S. J., Sword, G. A., Lorch, P. D. & Couzin, I. D. (2006). Cannibal crickets on a forced march for protein and salt. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 103, 4152–4156.
- Souza, W. O., Machado, J. O., Tognella, M. M. P. & Alves-Araújo, A. (2016). Checklist de Angiospermas do Parque Estadual de Itaúnas, Espírito Santo, Brasil. *Rodriguesia*, 67(3), 571–581.
- Suguio, K. & Tessler, M. G. (1984). Planícies de cordões arenosos Quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: Lacerda LD, Araujo DSD, and Cerqueira R (Orgs), Restingas: origem, estruturas e processos. CEUFF, Universidade Federal Fluminense, Niterói, p. 15-26.

- Tracy, B. F. & McNaughton, S. J. (1995) Elemental analysis of mineral lick soils from the Serengeti National Park, the Konza Prairie and Yellowstone National Park. **Ecography**, 18, 91–94.
- Vasconcellos, A., Melo, A. C. S., Vasconcelos, E. M. & Bandeira, A. G. (2005). Cupins de duas florestas de restinga do nordeste brasileiro. *Iheringia, Sér. Zool.*, 95 (2), 127-131.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002). Efeitos aleatórios e mistos. Em Venables WN, & Ripley BD (Eds.), *Estatísticas aplicadas modernas com S. Estatística e Computação*, pp. 271–300. Springer.
- Welti, E. A. R., Kuczynski, L., Marske, K. A., Sanders, N. J., Beurs, K. M. & Kaspari, M. (2020). Salty, mild, and low plant biomass grasslands increase top-heaviness of invertebrate trophic pyramids. **Global Ecology and Biogeography**, 00, 1–12.
- Welti, E. A., Sanders, N. J., de Beurs, K. M. & Kaspari, M. (2019). A distributed experiment demonstrates widespread sodium limitation in grassland food webs. **Ecology**, e02600.
- Welti, E. A. R., Prather, R. M. & Kaspari, M. (2021). Sodium addition increases leaf herbivory and fungal damage across four grasslands. **Functional Ecology**, 00, 1–10.
- White, T. C. R. (1969). An Index to Measure Weather-Induced Stress of Trees Associated With Outbreaks of *Psyllids* in Australia. **Ecology**, 50, 905–909.
- White, T. C. R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. **Oecologia**, 63, 93-105.
- Yuan, F., Guo, J., Shabala, S. & Wang, B. (2019). Reproductive Physiology of Halophytes: Current Standing. **Frontiers in Plant Science**, 9, 1-13.
- Zeng, Y., Li, L., Yang, R., Yi, X. & Zhang, B. (2015). Contribution and distribution of inorganic ions and organic compounds to the osmotic adjustment in *Halostachys caspica* response to salt stress. **Science Reports**, 9;5:13639.
- Zhang, J. L. & Shi, H. (2013). Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. **Photosynth. Res.**, 115, 1–22.
- Zhao, S., Zhang, Q., Liu, M., Zhou, H., Ma, C. & Wang, P. (2021). Regulation of plant responses to salt stress. **Int. J. Mol. Sci.**, 22, 4609.
- Zvereva, E. L., Paolucci, L. N. & Kozlov, M. V. (2020). Top-down factors contribute to differences in insect herbivory between saplings and mature trees in boreal and tropical forests. **Oecologia**, 193, 167–76.

Capítulo 2: Mais açúcar, por favor: limitação por carboidrato modula comunidades de formigas em ambientes costeiros

Resumo:

A disponibilidade de nutrientes no ambiente influencia o comportamento de forrageamento dos organismos, e pode ajudar a compreender como as comunidades se moldam e se organizam. Nós investigamos como a comunidade de formigas presente na restinga responde à suplementação de recursos essenciais ao longo de um gradiente de aumento do teor de sódio. Para isso, prevemos que i- a abundância e a riqueza de espécies de formigas responda negativamente ao recurso sódio e positivamente ao recurso açúcar à medida que o teor de sódio no solo aumenta; ii- a abundância de formigas consumidoras de açúcar aumenta no recurso sódio no estrato arbóreo, à medida em que o teor de sódio do solo aumenta; e iii- a abundância de formigas predadoras aumenta no recurso açúcar e no estrato epigeico à medida que o teor de sódio do solo aumenta. Disponibilizamos os recursos açúcar, sal e água nos estratos epigeico e arbóreo em 28 pontos amostrais distribuídos pela restinga no Parque estadual de Itaúnas-ES. Não encontramos efeito do teor de sódio do solo sobre a preferência alimentar das espécies de formigas, entretanto, a comunidade de formigas respondeu aos tipos de recursos e ao estrato do habitat, ocorrendo maior riqueza e abundância de formigas em açúcar e no estrato epigeico. Em relação aos níveis tróficos, tanto as formigas consumidoras de açúcar quanto as predadoras são mais atraídas para o açúcar, o que pode indicar limitação desse recurso. Espécies consumidoras de açúcar são mais limitadas no estrato arbóreo, e espécies predadoras no estrato epigeico. A baixa disponibilidade de plantas com estruturas secretoras de açúcar impõem limitações nutricionais para a comunidade de formigas desse ambiente. Essas limitações podem gerar maiores taxas de competição e partição temporal entre as espécies, e limitar os benefícios de proteção que as formigas oferecem para as plantas.

Palavras-chave: Ecologia nutricional, Forrageamento, Uso de recursos, Salinidade.

Abstract:

The availability of nutrients in the environment influences the foraging behavior of organisms, and can help to understand how communities are shaped and organized. We investigated how the ant community present in the restinga responds to the supplementation of essential resources along a gradient of increasing sodium content. To achieve this, we predict that i- the abundance and richness of ant species responds negatively to the sodium resource and positively to the sugar resource as the sodium content in the soil increases; ii- the abundance of sugar-consuming ants increases in the sodium resource in the arboreal stratum, as the sodium content of the soil increases; and iii- the abundance of predatory ants increases in the sugar resource and in the epigeic stratum as the sodium content of the soil increases. We made sugar, salt and water resources available in the epigeic and arboreal strata at 34 sampling points distributed across the restinga in the Itaúnas-ES State Park. We found no effect of soil sodium content on the feeding preference of ant species, however, the ant community responded to the types of resources and the habitat stratum, with greater richness and abundance of ants occurring in sugar and in the epigeic stratum. Regarding trophic levels, both sugar-consuming and predatory ants are more attracted to sugar, which may indicate a limitation of this resource. Sugar-consuming species are more limited in the arboreal stratum, and predatory species in the epigeic stratum. The low availability of plants with sugar-secreting structures imposes nutritional limitations on the ant community in this environment. These limitations can generate higher rates of competition and temporal partitioning between species, and limit the protection benefits that ants offer to plants.

Keywords: Nutritional ecology, Forage, Resource use, Salinity.

INTRODUÇÃO

O equilíbrio nutricional garante a maximização do desempenho dos organismos (Tilman, 1982). Assim, as diferentes necessidades nutricionais dos organismos mantêm os ecossistemas funcionais, através de interações ecológicas e ciclos de nutrientes (Tilman et al. 2014). A disponibilidade de nutrientes no ambiente influencia o comportamento e o sucesso de forrageamento dos organismos, e pode ajudar a compreender como as comunidades se moldam e se organizam (Sternner & Elser, 2002). Assim, os organismos tendem a direcionar seu forrageamento para recursos e macronutrientes que são essenciais para o seu crescimento e metabolismo (Stephens & Krebs, 2019).

As formigas constituem um grupo diverso de organismos, amplamente distribuído e abundante nos ecossistemas terrestres, que participam de diversas interações ecológicas e funções ecossistêmicas (Baccaro et al., 2015). As formigas possuem dietas variadas, sendo consideradas herbívoras, granívoras, necrófagas, predadoras e onívoras (Blüthgen & Feldhaar, 2010; Griffiths et al., 2018; Wills & Landis, 2018). Essa variação nos hábitos alimentares é refletida pela disponibilidade de nutrientes em seus respectivos habitats (Kaspari & Yanoviak, 2001; Ness et al., 2009), tornando-as um táxon modelo para estudar estratégias de utilização de recursos. As espécies herbívoras/consumidoras de açúcar são mais limitadas em sódio e proteínas (Davidson, 1997; Kaspari, 2020), já as espécies predadoras são limitadas por lipídios e açúcares (Kaspari & Yanoviak, 2001; Wilder et al., 2013). Essas diferenças nas necessidades nutricionais também podem ser observadas em nível de estratos de habitats, onde as formigas da serapilheira possuem facilidade em acessar proteínas e sódio (Kaspari et al., 2012), mas enfrentam restrições no acesso a açúcares. Já formigas arborícolas dispõem de exsudatos vegetais que são ricos em açúcar, mas possuem limitações de acesso ao sódio (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Blüthgen et al., 2004; Nepi et al., 2012).

Dentre os recursos essenciais usados pelas formigas, açúcar e sódio estão entre os mais importantes. Recursos açucarados são responsáveis pelo aumento do fitness, fornecendo maior tolerância térmica e aumentando a função imunológica (Bujan & Kaspari, 2017; Kay et al., 2014). Já o sódio,

regula processos metabólicos com o equilíbrio osmótico, a atividade muscular e funções do sistema nervoso (Da Silva & Williams, 2001). Formigas obtêm açúcares de nectários das plantas ou através de insetos que produzem ‘honeydew’ (Fisher & Shingleton, 2001). Já o sódio é obtido por meio de canibalismo, predação ou pelo uso de solos ricos em sal (Simpson et al., 2006; Tracy & McNaughton, 1995). A disponibilidade desses recursos varia no espaço e no tempo; por exemplo, formigas usam mais o açúcar e menos o sódio em ambientes mais secos, menos produtivos e com altas temperaturas (Lasmar et al., 2021). Formigas são mais atraídas para iscas salgadas em locais com baixa disponibilidade de sódio (Kaspari et al., 2008; 2009); o mesmo acontece em rodovias, onde as formigas usam mais NaCl em relação à sacarose, à medida que se distanciam das estradas — que são fontes de sal (Kaspari et al., 2010).

Restingas são ecossistemas costeiros que possuem alta sazonalidade de temperatura, solos arenosos pobres em nutrientes e altamente salinos (Araújo & Lacerda, 1987; Maun, 2009). As altas temperaturas e ventos constantes elevam a evapotranspiração, aumentando a salinidade do solo (Pammenter, 1984). Os solos possuem baixa capacidade de retenção de água e nutrientes por serem pobres em argila e matéria orgânica (Scarano, 2002). Nesse ambiente, a entrada de nutrientes ocorre pela deposição aérea, sendo a vegetação a principal forma de retê-los e disponibilizá-los (Hay & Lacerda, 1984; Mantovani & Iglesias, 2001). Entretanto essa disponibilização ocorre em baixas quantidades para alguns nutrientes essenciais como, por exemplo, açúcares, já que apenas 12,7% das plantas possuem nectários extra-florais (Miranda et al., 2022). Essas características, por serem muito extremas, podem influenciar o forrageamento dos organismos.

As respostas da comunidade de formigas ao uso de recursos como proteínas, lipídeos, açúcares e sódio já são bastante documentadas para biomas limitados por sódio, como o Cerrado e Floresta Amazônica, (Ribeiro et al., 2019; Kaspari et al., 2008). No entanto, em sistemas como a restinga, onde o sódio é abundante, esse componente pode ser um forte modulador das estratégias de utilização de recursos. Neste estudo, investigamos como a comunidade de formigas presente na restinga responde à suplementação de recursos essenciais ao longo de um gradiente de aumento no teor de sódio.

Assim, esperamos que, i- a abundância e a riqueza de espécies de formigas respondam negativamente ao recurso sódio e positivamente ao recurso açúcar à medida que o teor de sódio no solo aumenta; ii- a abundância de formigas consumidoras de açúcar aumente no recurso sódio no estrato arbóreo, à medida em que o teor de sódio do solo aumenta; e iii- a abundância de formigas predadoras aumente no recurso açúcar e no estrato epigeico à medida que o teor de sódio do solo aumenta.

MATERIAIS E MÉTODO

Área de estudo

Conduzimos o estudo no Parque Estadual de Itaúnas (18°20'/18°25'S-39°40'/39°42'W), uma área costeira protegida localizada no norte do Estado do Espírito Santo-Brasil, com área de 3.481 ha (CEPEMAR, 2004). A área é coberta principalmente por vegetação de restinga, mas também podem ser encontrados remanescentes de florestas de várzea, dunas, manguezais e áreas úmidas (Souza et al., 2016). A vegetação de restinga apresenta diferentes tipos fitofisionômicos como formações herbáceas, arbustivas ou arbóreas, presentes em solos arenosos (IEMA 2005).

Desenho amostral

Demarcamos 34 pontos, distribuídos ao longo da restinga, visando a contemplar um amplo espectro do gradiente salino (Fig. 1). Cada ponto foi demarcado pela presença da espécie *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill., a uma distância mínima de 200 metros entre eles. Essa espécie alcança até 20 m de altura, não apresenta nectários extraflorais, possui ampla distribuição pelo ambiente de restinga, produz e dispersa grande quantidade de sementes (Freitas et al., 2011). Todos os pontos amostrais foram dispostos na formação florestal inundável, fisionomia caracterizada por estratos bem delimitados e árvores com mais de 12 metros de altura (Pereira & Menezes, 2023).

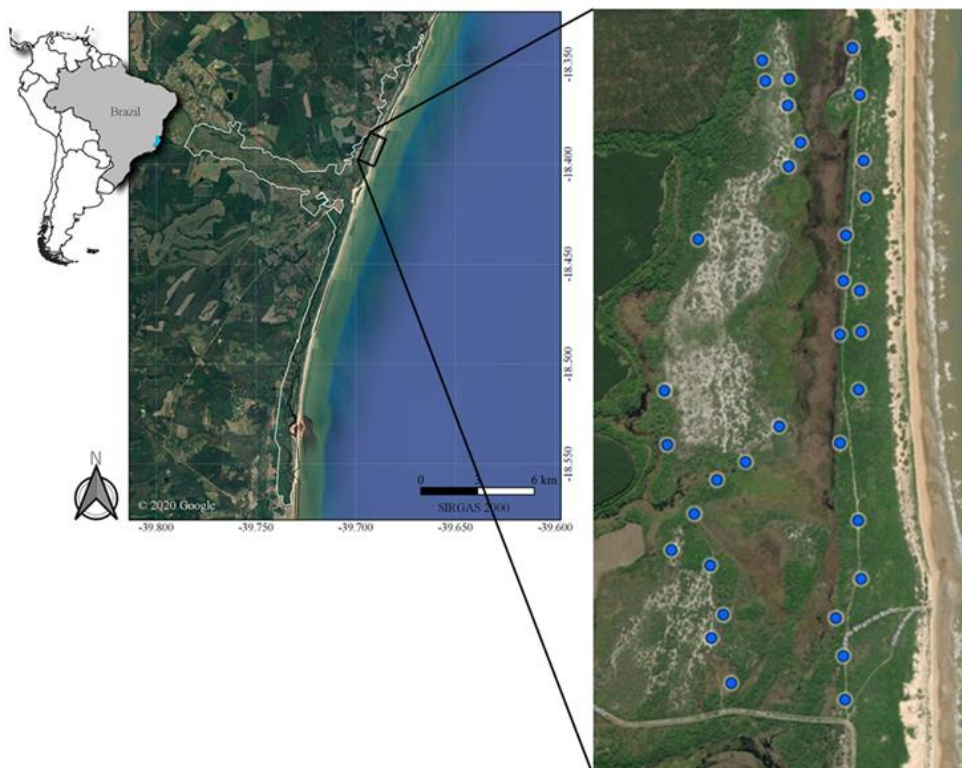


Figura 1: Delimitação do Parque Estadual de Itaúnas – linha branca, com a área de estudo em destaque, demonstrando os 34 pontos amostrais, em azul. Adaptado de Miranda et al., 2022.

Quantificação de sódio no solo

Em cada ponto amostral coletamos uma amostra de solo, usando um tubo de pvc de 20 cm e 2,5 cm de diâmetro, que foi inserido no solo até ser preenchido. Essa amostra foi levada ao Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa para quantificação de sódio pelo método de fotometria de chama com extrator ácido. A quantificação consiste em colocar 10 cm³ de solo num frasco de 50 mL e adicionar 25,0 mL de água. A amostra é agitada por 5,0 min a 200 rpm e deixada em repouso por 30 a 60 min. Para a dosagem, é feita a pipetagem de ± 10 mL do sobrenadante em um Becker. A leitura é feita nesse extrato, utilizando um espectrofotômetro de emissão em chama (Manual de análises química- Laboratório de Solos da UFV).

Amostragem de formigas

Utilizamos 28 pontos amostrais, nos quais fornecemos os recursos alimentares líquidos no estrato epigeico e também no estrato arbóreo em cada

árvore de *P. glabrata*. Os recursos alimentares foram acondicionados em eppendorfs de 1,5 mL. Fornecemos eppendorfs contendo soluções de 1% de sódio (NaCl), 20% de açúcar, e água como controle. Colocamos um eppendorf de cada tratamento no solo e na árvore. No solo os eppendorfs foram dispostos 1 m entre si, distante 2 m da árvore escolhida como ponto amostral. Na árvore, amarramos os tubos em galhos ou troncos acima de 1,5 m de altura, distantes 0,5 m. Iniciamos a instalação dos tubos sempre às 7h indo até as 11h, para controlar o período de atividades das formigas. Deixamos os tubos abertos por duas horas, e após esse período tampamos para coletar as formigas que estavam no seu interior.

Em laboratório, contabilizamos as formigas por tipo de recurso em cada estrato. Identificamos as formigas até gênero seguindo Baccaro et al. (2015), e morfoespeciamos e confirmamos a identificação com ajuda de um especialista (Carlos Daniel Assis dos Santos). Separamos as formigas em dois grupos tróficos (consumidoras de açúcar e predadoras), seguindo a base de dados de Lasmar (2022), e com base em hábitos alimentares observados em campo. Entretanto, reconhecemos que essa separação envolve incertezas devido à plasticidade alimentar que formigas exibem. Consideramos a diversidade de formigas como ‘proxy’ da preferência alimentar em cada recurso.

Análises dos dados

Para avaliar a influência do teor de sódio do solo na preferência alimentar das formigas, construímos modelos lineares mistos generalizados (GLMMs). Usamos como variáveis respostas a riqueza de espécies de formigas, a abundância, a proporção de formigas consumidoras de açúcar e a proporção de formigas predadoras. Para todos os modelos testamos as interações usando o teor de sódio do solo, os três tratamentos (açúcar, sal e água) e os estratos como variáveis explicativas fixas, e os pontos amostrais como efeito aleatório (já que amostras epigeicas e arbóreas proviam de um mesmo ponto amostral).

Executamos todos os modelos usando o pacote glmmTMB (Brooks et al., 2017). Para os dados de riqueza, usamos distribuição Poisson e para os dados de abundância usamos distribuição binomial negativa tipo 1. Realizamos

análises de contrastes entre os recursos, para verificar a semelhança entre eles, e também verificamos os resíduos com o auxílio do pacote Dharma (Hartig & Lohse, 2022), para conferir a adequabilidade dos mesmos e da distribuição utilizada. Todas as análises foram feitas no software R (R Core Team, 2023).

RESULTADOS

Amostramos 25 morfoespécies de formigas, sendo nove consumidoras de açúcar e 16 predadoras (Tabela 1). O teor de sódio no solo não influenciou a riqueza total de espécies formigas (Chi: 0,20; DF: 1; $p = 0,65$; N: 88), entretanto, houve mais espécies no açúcar em relação ao sódio (Chi: 60,2 ; DF: 1; $P: <0,001$), e no solo em relação ao estrato arbóreo (Chi: 4,46; DF: 1; $P: 0,03$; Fig. 2). Da mesma forma, o teor de sódio no solo não influenciou a abundância total de formigas (Chi: 0,36; DF: 1; $P: 0,54$). Houve mais formigas no recurso açúcar (Chi: 74,66; DF: 1; $P: <0,001$) e no estrato epigeico (Chi: 7,83; DF:1; $P: 0,005$) do que no açúcar e no estrato arbóreo (Fig. 3).

Mesmo o teor de sódio no solo da restinga tendo variado de 0,1 a 94,64 mg/dm³ (22,89±18,24), não houve influência na abundância de formigas consumidoras (Chi: 0,37; DF: 1; $P: 0,53$), nem na abundância de formigas predadoras (Chi: 0,42; DF: 1; $P: 0,51$). Porém, houve mais formigas consumidoras de açúcar no recurso açúcar (Chi: 114,15; DF: 1; $P: 0,0001$) e no estrato arbóreo (Chi: 12,40; DF: 1; $P: 0,0004$) (Fig. 4). A abundância de formigas predadoras também foi maior no açúcar (Chi: 26,61; DF: 1; $P: < 0,0001$), porém no estrato epigeico (Chi: 20,92; DF: 1; $P: <0,0001$) (Fig. 5).

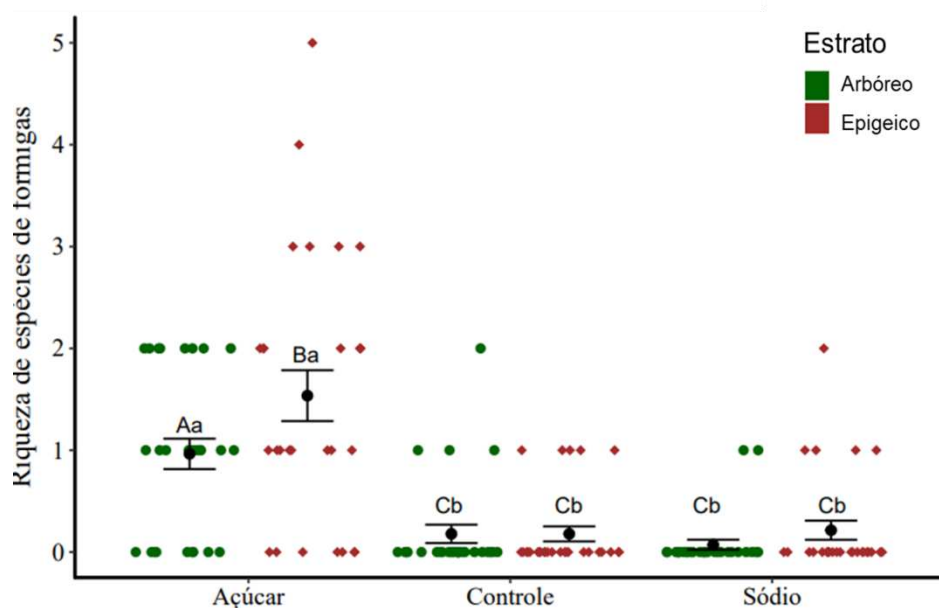


Figura 2: Riqueza de espécies de formigas coletadas em diferentes estratos na formação florestal inundável no Parque Estadual de Itaúnas usando diferentes recursos. Houve maior riqueza de espécies de formigas no açúcar que nos demais recursos e especialmente no estrato epigeico. As barras representam erro padrão e intervalos de confiança. Letras maiúsculas se referem a interações entre os estratos e letras minúsculas se referem a interações entre tratamentos. Letras diferentes indicam diferenças significativas.

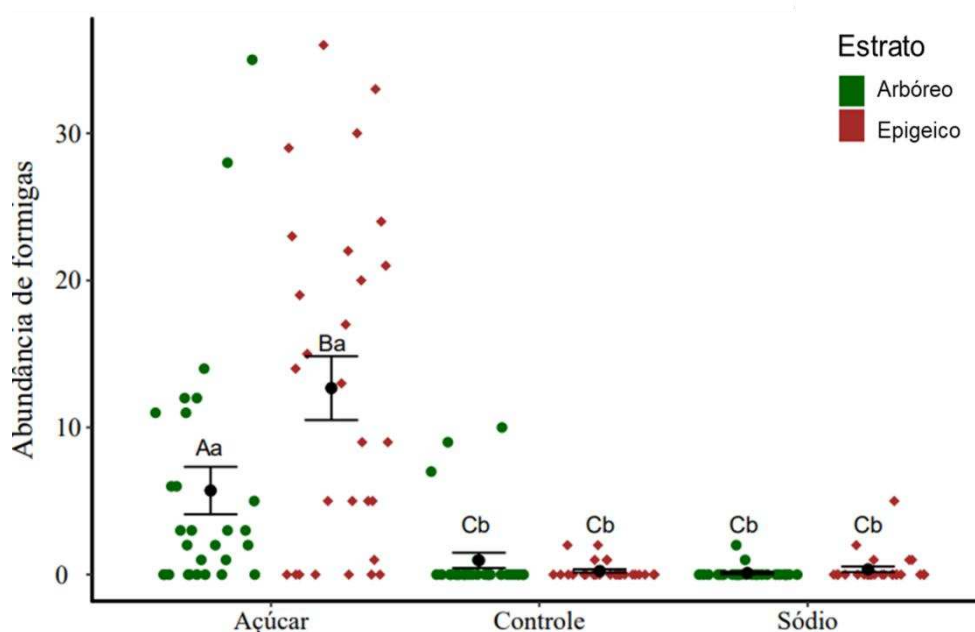


Figura 3: Abundância de formigas coletadas em diferentes estratos na formação florestal inundável do Parque Estadual de Itaúnas usando diferentes recursos. Houve maior abundância de formigas no açúcar que nos demais recursos e especialmente no estrato epigeico. As barras representam erro padrão e intervalos de confiança. Letras maiúsculas se referem a interações entre os estratos e letras minúsculas se referem a interações entre tratamentos. Letras diferentes indicam diferenças significativas.

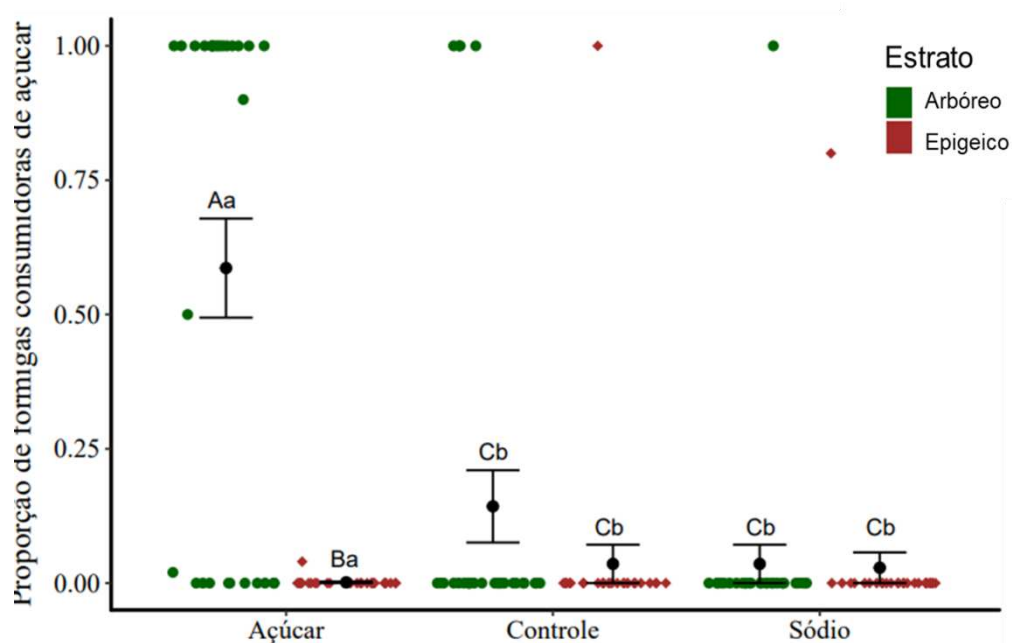


Figura 4: Proporção de formigas consumidoras de açúcar coletadas em diferentes estratos na formação florestal inundável no Parque Estadual de Itaúnas usando diferentes recursos. Houve maior proporção de formigas no açúcar e no estrato arbóreo. As barras representam erro padrão e intervalos de confiança. Letras maiúsculas se referem a interações entre os estratos e letras minúsculas se referem a interações entre tratamentos. Letras diferentes indicam diferenças significativas.

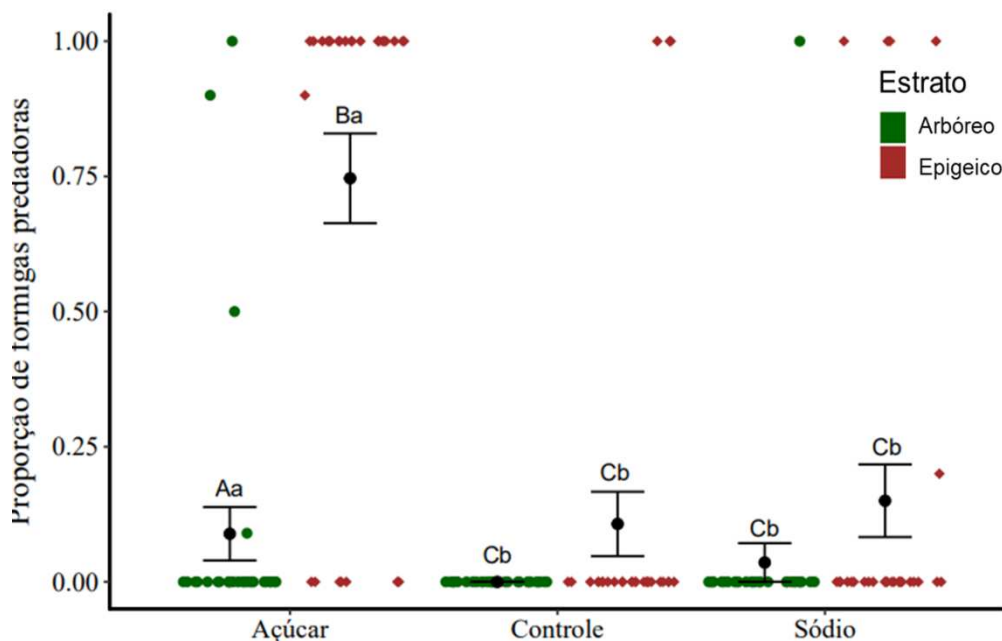


Figura 5: Proporção de formigas predadoras coletadas em diferentes estratos na formação florestal inundável no Parque Estadual de Itaúnas usando diferentes recursos. Houve maior proporção de formigas no açúcar e no estrato epigeico. As barras representam erro padrão e intervalos de confiança. Letras maiúsculas se referem a interações entre os estratos e letras minúsculas se referem a interações entre tratamentos. Letras diferentes indicam diferenças significativas.

DISCUSSÃO

Investigamos o uso de recursos pela comunidade de formigas da restinga entre diferentes estratos de habitat e níveis tróficos, em resposta ao teor de sódio do solo. Diferentemente do que previmos, a diversidade de formigas não responde ao aumento no teor de sódio do solo, mas há maior preferência pela comunidade de formigas por açúcar que os demais recursos, sendo esse efeito mais evidente no no estrato epigeico. Entre os grupos tróficos, a preferência por açúcar em detrimento do sódio no estrato epigeico se manteve; as formigas predadoras preferiram esse recurso no estrato epigeico, como previsto. Entretanto, as formigas consumidoras de açúcar preferiram esse recurso também no estrato arbóreo – contrariando nossa hipótese. Assim, a comunidade de formigas da restinga, independente do grupo trófico, direciona seu forrageamento para o açúcar, o que sugere que esse seja

um recurso mais limitante em ambos os estratos desse sistema. Esses resultados mostram que a comunidade de formigas da restinga está suprida em sódio, mesmo considerando-se as espécies consumidoras de açúcar, devido à alta disponibilidade desse elemento no ambiente. Essa relação está de acordo com o previsto pela teoria da proporção de recursos da estequiometria ecológica, onde os organismos devem preferir nutrientes que estão menos disponíveis em seu ambiente (Tilman, 1982; Kay, 2004).

O fato da diversidade de formigas não responder ao teor de sódio do solo pode estar relacionado à toxicidade que a comunidade de formigas enfrenta perto da costa (Kaspari et al., 2008). Formigas direcionam seu forrageamento para o sódio quando esse recurso não está disponível. Isso acontece na maior parte do interior dos continentes, onde a preferência por recursos ricos em sódio é maior entre onívoros/herbívoros em comparação com carnívoros (Kaspari et al., 2008). O mesmo acontece em rodovias, onde formigas aumentam o uso de sódio à medida que se distanciam das estradas (Kaspari et al., 2010). No interior da Amazônia, parcelas com +NaCl possuem maior recrutamento de formigas (Kaspari et al., 2009). Esse maior recrutamento de formigas para o sódio pode moldar as comunidades, algo que não acontece no ambiente de restinga.

A maior preferência por açúcar pela comunidade de formigas da restinga provavelmente se deve ao fato de que esse elemento é muito limitado nesse ambiente – apenas 12.7% das espécies de plantas na área de estudo apresentam nectários extraflorais (Miranda et al., 2022). A presença de plantas com nectários extraflorais é um fator estruturador das comunidades de formigas em ambientes como Cerrado, onde cerca de 30% das plantas possuem essas estruturas (Oliveira & Freitas, 2004). A presença dessas glândulas secretoras de açúcar promove mudanças na riqueza e composição de espécies de formigas neste ambiente (Belchior et al., 2016; Ribeiro et al., 2018). Nas restingas a baixa disponibilidade dessas estruturas deve impor severas restrições para o bom desempenho dos organismos, o que pode gerar maiores taxas de competição e partição temporal entre as espécies (Anjos et al., 2017; Dáttilo et al., 2015).

Nossos resultados mostram que a limitação por recursos açucarados é difundida entre os diferentes estratos. Já era esperado que as formigas da serapilheira buscassem por recursos açucarados devido a dificuldades de acesso a esses recursos. Entretanto, a maior abundância de formigas buscando açúcar no estrato arbóreo não era esperada, indicando que apesar da vegetação oferecer recursos açucarados, essa quantidade não supre a demanda das formigas. Formigas demandam altas quantidades de açúcar para sustentar processos metabólicos, crescimento e reprodução (Simpson & Raubenheimer, 1993), e a escassez desse recurso afeta diretamente a atividade e agressividade das formigas (Grover et al., 2007). No caso do estrato epigeico, qualquer fonte de açúcar, frutos, por exemplo, pode causar um alto recrutamento de formigas, aumentando a competição interespecífica, favorecendo assim espécies de formigas mais agressivas (Cerdá et al., 2013). A dominância de formigas agressivas pode levar à redução de outras espécies através da exclusão competitiva (Andersen, 1992; Parr et al., 2005). Esse é o caso de espécies como as do gênero *Pheidole* – seis espécies coletadas nesse estudo, que são formigas altamente agressivas, com recrutamento em massa, e que dominam os recursos encontrados (Campos et al., 2011). Por outro lado, a baixa disponibilidade de açúcares no estrato arbóreo pode limitar os benefícios que as formigas exercem sobre as plantas, como os serviços de proteção (Fitzpatrick et al., 2014; Grover et al., 2007). Como as plantas não têm recursos açucarados pra oferecer, as formigas não farão o patrulhamento, deixando-as mais suscetíveis à ação de herbívoros e conseqüentemente a taxas maiores de herbivoria, além de um menor potencial de regeneração dessa vegetação.

A limitação por açúcar também é consistente entre os diferentes grupos tróficos. Apesar de as formigas consumidoras de açúcar acessar mais facilmente as fontes de açúcares do que formigas predadoras, no ambiente de restrição ambos os grupos são limitados pela baixa disponibilidade desse recurso. Essa limitação por açúcar é consistente em todos os biomas brasileiros, sendo mais crítica para os consumidores de açúcar (Lasmar et al., 2023). É interessante notar que mesmo na ausência de estruturas secretoras de néctar na planta utilizada nesse estudo, a suplementação com açúcar estimulou

o aumento na diversidade de formigas. Esse estímulo já foi observado anteriormente, na espécie *Ocotea notata*, que não possui NEFs, também na restinga, onde a suplementação por sacarose levou a uma maior defesa das formigas, indicada pela maior mortalidade de iscas de cupins (Terra et al., in prep.). Isso pode indicar que a limitação de açúcar é tão intensa que as fontes são rapidamente encontradas através do patrulhamento extensivo das formigas na vegetação desse ambiente.

Concluindo, nossos resultados demonstram como a escassez ou abundância de recursos moldam as comunidades biológicas em um ambiente naturalmente rico em sódio. Como a disponibilidade de sódio é alta nas restingas, as comunidades biológicas estão saciadas desse recurso. Por outro lado, existe uma limitação de recursos açucarados que é difundida entre os estratos e grupos tróficos, impondo restrições no desempenho das comunidades de formigas nesse ambiente. No estrato epigeico, espécies mais agressivas devem monopolizar e defender agressivamente os recursos açucarados excluindo espécies subdominantes ou submissas (Cerdá et al., 2013). No estrato arbóreo, a baixa disponibilidade de açúcar pode limitar os papéis de proteção que as formigas exercem, já que a atividade e a agressividade das formigas podem diminuir em fontes alimentares sem açúcar (Fitzpatrick et al., 2014, Grover et al., 2007). Deste modo, destacamos que a dinâmica da disponibilidade desses recursos é um importante fator que modula as estratégias de busca pelas formigas, contribuindo para o funcionamento do ecossistema restinga.

REFERÊNCIAS

- Andersen, A. N. (1992). Regulation of “momentary” diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. **Am Nat.** 140:401–420.
- Anderson, K. E., Russell, J.A., Moreau, C. S. et al (2012). Highly similar microbial communities are shared among related and trophically similar ant species. **Mol Ecol.** 21:2282–2296.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology.** 26:32–46.
- Anjos, D. V., Caserio, B. M., Rezende, F., Ribeiro, S. P., Del-Claro, K. & Fagundes, R. (2017). Extrafloral-nectaries and interspecific aggressiveness regulate day/night turnover of ant species foraging for nectar on *Bionia coriacea*. **Austral Ecology**, 42, 317-328.
- Araujo, D. S. D. & Lacerda, L. D. (1987). A natureza das restingas. **Ciência Hoje.** 6: 42-48.
- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernadéz, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., Souza, J. L. P. & Solar, R. R. C. (2015). Guia para os Gêneros de Formiga do Brasil. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia. 388 p.
- Bates, D., Mäechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. **J Stat Softw** 67:1–48.
- Belchior, C., Sendoya, S. F. & Del-Claro, K. (2016). Temporal Variation in the Abundance and Richness of Foliage-Dwelling Ants Mediated by Extrafloral Nectar. **Plos One**, 11, 1-17.
- Blüthgen, N., Gottsberger, G. & Fiedler, K. (2004). Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. **Austral Ecology.** 29:418–429.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J et al (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends Ecology Evolution.** 24:127–135.

- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A. et al. (2017). `glmmTMB` balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400.
- Bujan, J. & Kaspari, M. (2017). Nutrition modifies critical thermal maximum of a dominant canopy ant. ***Journal of Insect Physiology***, 102, 1-6.
- Byk, J. & Del-Claro, K. (2010). Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. ***Acta Ethol.*** 13:33–38.
- Campos, R., Vasconcelos, H., Andersen, A., Frizzo, T. & Spena, K. (2011). Multi - scale ant diversity in Savanna woodlands: an inter - continental comparison. ***Austral Ecology.*** 36. 983 - 992.
- CEPEMAR. (2004). Serviços de consultoria em Meio Ambiente. Plano de manejo do Parque Estadual de Itaúnas, Vitória, 55p.
- Cerdá, X., Xavier, A. & Retana, J. (2013). Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? ***Myrmecological News***, 18:131-147.
- Coutinho, L. M. (1990). Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: Goldammer JG (ed) *Fire in the tropical biota. Ecological studies (analysis and synthesis)*. Springer, Berlin, pp 82–105.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*, 2nd edn. Wiley, Chichester
- Da Silva, J. J. R. F. & Williams, R. J. P. (2001). *The biological chemistry of the elements: the inorganic chemistry of life*. Oxford University Press.
- Dáttilo, W., Aguirre, A., Flores-Flores, R. V., Fagundes, R., Lange, D., García-Chávez, J. H., Del-Claro, K. & Rico-Gray, V. (2015). Secretory activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic ant- plant-herbivore interactions in an arid environment. ***J. Aride Environmental***, 114, 104–109.
- Davidson, D.W. (1997). The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. ***Bio J Linn Soc.*** 61:153–181.

- Dejean, A., Corbara, B & Orivel, J. (1999). The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. **Selbyana** 20:133–145
- Eilmus, S. & Heil, M. (2009). Bacterial associates of arboreal ants and their putative functions in an obligate ant-plant mutualism. **Appl Environ Microbiol.** 75:4324–4332.
- Feldhaar, H. (2014). Ant nutritional ecology: linking the nutritional niche plasticity on individual and colony-level to community ecology. **Curr Opin Insect Sci.** 5:25–30.
- Felfili, J. M. & da Silva Júnior, M. C.. (1988) Distribuição dos diâmetros numa faixa de cerrado na Fazenda Água Limpa (FAL), em Brasília-DF. **Acta Botanica Brasilica.** 2:85–105.
- Fischer, M. K. & Shingleton, A. W. (2001). Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. **Functional Ecology**, 15(4), 544-550.
- Fitzpatrick, G. M., Huxman, T., Johnson, C. & Bronstein, J. L. (2014). Higher temperatures
Forest Succession: Bait Preferences of Litter Ants. **Biotropica**, v. 40, n. 5, p. 597–599.
- Freitas, J. R., Figueiredo, R. A., Nadai, I. C. & Hardman, L. (2011). Aspectos da ecologia reprodutiva de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. Ex Baill. (Euphorbiaceae) em uma área de Cerrado no estado de São Paulo. **Revista Árvore**, 35(6), 1227–1234.
- Fry, B. (2006). Stable isotope ecology. Springer, New York.
- Galef, B. G. (1991). A contrarian view of the wisdom of the body as it relates to dietary self-selection. **Psychol Rev.** 98:218–223
- González-Teuber, M., & Heil, M. (2009). Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. **Plant signaling & behavior**, 4(9), 809- 813.
- Griffith, D. M., Anderson, T.M. & Hamilton, E. W. (2017). Ungulate grazing drives higher ramet turnover in sodium-adapted Serengeti grasses. **Journal of Vegetation Science** 28, 815–823.
- Grover, C. D., Kay, A. D., Monson, J. A., Marsh, T. C. & Holway, D. A. (2007). Linking nutrition and behavioural dominance: carbohydrate scarcity limits aggression and activity in Argentine ants. **Proc Biol Sci.** 274:2951–2957.

- Hay, J. D. & Lacerda, L. D. (1984). Ciclagens de nutrientes no ecossistema restinga. Pp. 459-475. In: L.D. Lacerda et al (orgs.). Restingas: origens, estruturas e processos. Niterói, CEUFF.
- Instituto Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos. Parque Estadual de Itaúnas. Disponível em: < <https://iema.es.gov.br/PEI>>. Acesso em: 12 Set. 2021.
- Kaspari, M. & Yanoviak, S. P. (2001). Bait use in tropical litter and canopy ants—evidence of differences in nutrient limitation. **Biotropica**. 33:207–211.
- Kaspari, M. (2020). The seventh macronutrient: How sodium shortfall ramifies through populations, food webs, and ecosystems. **Ecology Letters**, 23(7), 1153–1168.
- Kaspari, M., Chang, C. & Weaver, J. (2010). Salted roads and sodium limitation in a northern forest ant community. **Environmental Entomology**. 35, 543–548.
- Kaspari, M., Donoso, D., Lucas, J. A., Zumbusch, T. & Kay, A. D. (2012). Using nutritional ecology to predict community structure: a field test in neotropical ants. **Ecosphere** 3:1–15.
- Kaspari, M., Yanoviak, S. P., Dudley, R., Yuan, M. & Clay, N. A. (2009). Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical forest. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 106, 19405–19409.
- Kaspari, M.; Yanoviak, S. P. & Dudley, R. (2008). On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 105(46), 17848-17851.
- Kay, A. (2004). The relative availabilities of complementary resources affect the feeding preferences of ant colonies. **Behavior Ecology**. 15:63–70.
- Kay, A. D., Bruning, A. J., van Alst, A., Abrahamson, T. T., Hughes, W. & Kaspari, M. (2014). A carbohydrate-rich diet increases social immunity in ants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 281, 20132-374.
- Lasmar, C J., Bishop, T. R., Parr, C. L., Queiroz, A. C. M., Wilker, I., Feitosa, R. M., Schmidt, F. A. & Ribas. C. R. (2023). Testing the Context Dependence of Ant Nutrient

Preference across Habitat Strata and Trophic Levels in Neotropical Biomes. **Ecology**, e3975.

Lasmar, C. (2022). “Neotropical Ant Assemblages Differ in Nutrient Preference along a Habitat Strata Gradient and across Trophic Levels.” Figshare. Dataset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.20360034.v1>.

Lasmar, C.J., Bishop, T. R., Parr, C. L., Queiroz, A. C. M., Schmidt, F. A. & Ribas, C. R. (2021). Geographic variation in ant feeding activity and resource use is driven by climate and net primary productivity. **Journal of Biogeography**, 48 (6), 1448-1459.

Mantovani, A. & Iglesias, R.R. (2001). Bromélias terrestres na restinga de Barra de Maricá, RJ: influência sobre o microclima, o solo, e a estocagem de nutrientes em ambientes de borda de moitas. **Leandra**. 16:17-37.

Maun, M. A. (2009). The biology of coastal sand dunes. Oxford University Press, Oxford.

mean lower rewards and poorer defense in a desert protection mutualism. In: 99th ESA Annual Meeting, Sacramento, CA.

Mendoza-Penagos, C. C., Hessen, K. O. V. & Almeida, R. P. S. (2020). Assessing sodium limitation as a resource for ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in an area of the Amazonian Terra Firme Forest. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, 15(1), 135-143.

Miranda, V. S; Gütler, L. R.; Dutra, S.; Sobrinho, T. G. & Alves-Araújo, A. (2022). Extrafloral nectaries of an Atlantic Forest conservation area in Southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**. 36(4):2021-0187.

Nepi, M., Soligo, C., Nocentini, D. et al (2012). Amino acids and protein profile in floral nectar: much more than a simple reward. **Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants**. 207:475–481.

Ness, J. H., Morris, W. F. & Bronstein, J.L. (2009). For ant-protected plants, the best defense is a hungry offense. **Ecology**. 90:2823–2831.

- Oliveira, P. S. & Brandão, C. R. F. (1991). The ant Community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrado. In: Cutler, D. F. & Huxley, C. R. *Ant- Plant Interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, 601p.
- Oliveira, P. S. & Freitas, A. V. L. (2004). Ant–plant–herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. **Naturwissenschaften**. 91:557–570.
- Pammenter, N. W. Farrant, J. M. & Berjak, P. (1984). Recalcitrant seeds: short term storage effects in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. may be germination associated. **Annals of Botany** 54: 843-846.
- Parr, C. L, Sinclair, B. J., Andersen, A. N., Gaston, K. J. & Chown, S. L. (2005). Constraint and competition in assemblages: a cross-continental and modeling approach for ants. **Am Nat** 165:481–494.
- Pereira, O. J. & Menezes, L. F. T. (2023). Restinga no Espírito Santo: Vegetação, Flora e Distribuição Geográfica das Espécies. Belo Horizonte-MG, Rupestre.
- R Development Core Team (2023) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Ribeiro, L. F., Solar, R. R. C., Muscardi, D. C., Schoereder, J. H. & Andersen, A. N. (2018). Extrafloral nectar as a driver of arboreal ant communities at the site-scale in Brazilian savanna. **Austral Ecology**. 43:672–680.
- Ribeiro, L. F., Solar, R. R., Sobrinho, T. G., Muscardi, D. C., Schoereder, J. H. & Andersen, A. N. (2019). Different trophic groups of arboreal ants show differential responses to resource supplementation in a Neotropical savanna. **Oecologia**, 190(2), 433-443.
- Rico-Gray, V. & Oliveira, P. S. (2007). *The ecology and evolution of ant–plant interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**. 90:517-524.

- Simpson, S. J., Sword, G. A., Lorch, P. D. & Couzin, I. D. (2006). Cannibal crickets on a forced march for protein and salt. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 103, 4152–5156.
- Simpson, S.J. & Raubenheimer, D. (1993). A multi-level analysis of feeding behaviour: the geometry of nutritional decisions. **Philos Trans R Soc B Biol Sci**. 342:381–402.
- Souza, W. O., Machado, J. O., Tognella, M. M. P. & Alves-Araújo, A. (2016). Checklist de Angiospermas do Parque Estadual de Itaúnas, Espírito Santo, Brasil. **Rodriguesia**, 67(3): 571–581.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (2019). Foraging theory. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press.
- Sterner, R. W. & Elser, J. J. (2002) Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton.
- Terra, R. S. (2022). Muito sal ou pouco açúcar? A resposta das formigas da restinga à suplementação desses dois recursos alimentares. 29 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J.M. (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, 45, 471–493.
- Tracy, B.F. & McNaughton, S. J. (1995). Elemental analysis of mineral lick soils from the Serengeti National Park, the Konza Prairie and Yellowstone National Park. **Ecography** 18, 91–94.
- Wilder, S. M., Norris, M., Lee, R. W., Raubenheimer, D. & Simpson, S. J. (2013). Arthropod food webs become increasingly lipid-limited at higher trophic levels. **Ecology Letters**, 16(7), 895–902.
- Wills, B. & Landis, D. (2018). The role of ants in north temperate grass-lands: A review. **Oecologia**, 86, 323–338.

CONCLUSÃO GERAL

Investigamos os papéis do sódio em um ambiente naturalmente salino, a restinga, para verificar se esse elemento estimula processos e interações ecológicas assim como em ambientes limitados. Não encontramos efeitos do aumento do teor de sódio no solo nos processos ecológicos analisados, provavelmente devido o ambiente de restinga estar saciado desse elemento em nível ecossistêmico.

Também não encontramos efeitos do teor de sódio do solo sobre a preferência alimentar das comunidades de formigas. Mas, verificamos que existe limitação de recursos açucarados, já que houve maior preferência da comunidade de formigas por açúcar nos diferentes estratos, e essa preferência se mantém entre os grupos tróficos. Sugerimos que essa limitação por açúcar pode ter implicações na competição interespecífica e nas interações que as formigas possuem com as plantas.

ANEXOS

Material suplementar capítulo 1

Tabela 1: Dados gerais das variáveis coletadas na formação florestal inundável do Parque Estadual de Itaúnas- ES.

ponto	Sódio mg/dm ³	Herbivoros- proporção	Cupins- abundância	Preda- ção	Predadores- proporção	Dureza			Herbivoria- total- proporção	Herbivoria-folhas- danificadas	Sódio- foliar dag/kg
						Fenóis	Taninos	foliar			
pb1	22,22	0	297	2	0,65	7,20	84,4 2	175,2 3	0,0282	0,0286	0,074
pb2	14,18	0,12	236	0	0,62	7,23	57,8 0	209,7 6	0,0381	0,0394	0,137
pb3	10,15	0,22	194	4	0,77	7,69	36,4 7	91,92 91,92	0,0531	0,0532	0,092
pb4	26,25	0,17	96	3	0,76	7,69	120, 56	218,5 7	0,0253	0,0259	0,063
pb5	34,29	0,05	351	0	0,73	7,73	63,6 4	167,0 7	0,0094	0,0097	0,181
pb6	46,36	0,07	245	0	0,87	8,39	45,5 4	145,0 8	0,0108	0,011	0,121
pb7	26,25	0	266	0	0,94	8,01	93,0 2	227,5 6	0,0144	0,014	0,094
pb8	NA	0,06	25	0	0,84	6,79	32,5 9	265,1 9	0,0328	0,0337	0,143
pb9	4,12	0,19	163	0	0,76	7,00	51,9 9	248,0 1	0,0083	0,0084	0,08
pb10	10,15	0	36	0	0,66	7,01	29,8 9	164,3 3	0,0252	0,025	0,276
pb11	NA	0,1	208	0	0,57	8,05	71,4 5	217,2 1	0,0285	0,028	0,212
pb12	12,16	0,14	21	4	0,83	7,04	54,3 54,3	335,2 335,2	0,0081	0,0088	0,161

							5	7				
							36,2	207,0				
pb13	32,28	0	241	0	0,92	7,18	5	6	0,0148	0,014	0,236	
							74,3	242,4				
pb14	94,64	0	46	0	0,94	6,92	2	3	0,0282	0,029	0,398	
							95,0	249,9				
pb15	NA	0,17	46	5	0,76	7,08	5	5	0,0163	0,017	0,097	
							72,3	349,3				
pb16	26,25	0,07	88	5	0,92	6,88	8	4	0,011	0,011	0,201	
							75,5	375,6				
pb17	12,16	0,16	252	5	0,66	7,09	0	4	0,0209	0,02	0,127	
							54,7	268,7				
pb18	20,21	0,33	26	1	0,5	6,69	2	3	0,0694	0,069	0,191	
pera							54,1	162,3				
1	2,11	0,04	65	0	0,92	6,07	0	0	0,0033	0,0034	0,153	
pera							68,7	160,5				
2	22,22	0	59	3	0,9	8,34	9	1	0,0063	0,0066	0,317	
pera							63,7	135,5				
3	28,26	0,21	55	3	0,71	8,71	8	2	0,0278	0,027	0,206	
pera							56,1	231,4				
4	0,1	0	70	5	0,66	8,83	7	8	0,021	0,021	0,153	
pera							62,1	188,4				
5	12,16	0,11	92	3	0,66	7,59	2	7	0,0092	0,009	0,138	
pera							41,0	175,4				
6	22,22	0,08	140	10	0,91	7,37	1	0	0,0275	0,027	0,206	
pera							193,	251,4				
7	18,2	0	183	1	0,33	6,95	27	9	0,0078	0,008	0,156	
pera							61,8	238,6				
8	10,15	0,2	12	2	0,8	6,26	2	3	0,0123	0,012	0,169	
pera							90,2	242,0				
9	58,43	0	169	0	0,88	7,96	4	1	0,0345	0,034	0,207	
pera							35,1	160,6				
10	36,3	0,4	65	7	0,59	8,37	1	8	0,0191	0,019	0,114	

pera							84,9	256,0			
11	NA	0	54	0	0,9	8,20	8	8	0,0127	0,012	0,091
pera							46,2	240,2			
12	24,23	0	68	0	0,81	7,39	6	0	0,0187	0,018	0,117
pera							64,2	137,0			
13	14,18	0,08	68	11	0,84	8,66	9	2	0,0364	0,037	0,348
pera							44,3	183,6			
14	10,15	0	66	7	0,79	6,50	9	4	0,0027	0,0027	0,194
pera							75,5	206,5			
15	14,18	0,11	161	0	0,7	6,04	3	1	0,0274	0,027	0,18
pera							80,0	248,5			
16	22,22	0	65	7	0,8	8,10	0	9	0,0086	0,0087	0,19

Material complementar capítulo 2

Tabela 1: Espécies de formigas amostradas em junho de 2023, nos estratos arbóreo e epigeico na formação florestal inundável do Parque Estadual de Itaúnas- ES e seus respectivos níveis tróficos, segundo o hábito alimentar.

Espécies	Subfamília	Consumidoras de açúcar	Predadoras
<i>Azteca</i> sp.1	Dolichoderinae	X	
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	Formicinae	X	
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	Formicinae	X	
<i>Camponotus crassus</i>	Formicinae		X
<i>Camponotus rectangularis</i>	Formicinae		X
<i>Camponotus</i> sp.1	Formicinae		X
<i>Cephalotes pusillos</i>	Myrmicinae	X	
<i>Crematogaster</i> sp.1	Myrmicinae	X	
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	Ectatomminae	X	
<i>Ectatomma edentatum</i>	Ectatomminae		X
<i>Ectatomma planidens</i>	Ectatomminae		X
<i>Monomorium florícola</i>	Myrmicinae	X	
<i>Neoponera villosa</i>	Ponerinae		X
<i>Nylanderia</i> sp.1	Formicinae	X	
<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae		X
<i>Pheidole</i> sp.2	Myrmicinae		X
<i>Pheidole</i> sp.3	Myrmicinae		X
<i>Pheidole</i> sp.4	Myrmicinae		X
<i>Pheidole</i> sp.5	Myrmicinae		X
<i>Pheidole</i> sp.6	Myrmicinae		X
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	Pseudomyrmecinae	X	
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	Pseudomyrmecinae	X	
<i>Solenopsis</i> sp.1	Myrmicinae		X
<i>Solenopsis</i> sp.2	Myrmicinae		X
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Myrmicinae		X