

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE
RECURSOS NATURAIS

Andressa Silvana Oliveira de Menezes

**MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES E DIVERSIDADE
FUNCIONAL EM ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA
BRASILEIRA**

Dissertação de Mestrado

Rio Branco - AC

2017

Universidade Federal do Acre
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais

**MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES E DIVERSIDADE
FUNCIONAL EM ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA
BRASILEIRA**

Andressa Silvana Oliveira de Menezes

Orientador: Prof. Dr. Fernando Augusto Schmidt

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais.

Rio Branco- AC

2017

Universidade Federal do Acre
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais

**MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES E DIVERSIDADE
FUNCIONAL EM ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA
BRASILEIRA**

Andressa Silvana Oliveira de Menezes

BANCA EXAMINADORA

Dr. Elder Ferreira Morato
Universidade Federal do Acre – UFAC

Dr. Ricardo Ribeiro de Castro Solar
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

Dr. Rogério Rosa Silva
Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG

Dr. Sebastian Felipe Sendoya Echeverry
Universidade Federal do Paraná – UFPR

ORIENTADOR

Dr. Fernando Augusto Schmidt
Universidade Federal do Acre – UFAC

*A Deus e aos meus pais de coração,
pelo incentivo em todos os momentos
de minha vida.*

AGRADECIMENTOS

Todo meu trabalho dedicado às formigas é devido ao meu orientador, Dr. Fernando Augusto Schimdt, que me acolheu enquanto estava experimentando o gosto por trabalhar com formigas em uma disciplina optativa durante a graduação. Grata pela oportunidade e confiança que me deu ao iniciar minha carreira, por todo o apoio, ensinamento, dedicação, paciência e por todos os incentivos ao me mostrar os bons caminhos da Mirmecologia.

Agradeço a minha família, em especial ao meu Tio Elson Chaves por acreditar na minha capacidade de me dedicar a uma carreira na qual tenho prazer em trabalhar. A minha mãe Maria Ferreira por me ensinar que os estudos são à base de um futuro digno e que com dedicação e esforço todas as coisas valem a pena. A minha avó Hilda de Oliveira por todo o carinho e por me ensinar o amor, como base fundamental de uma vida saudável. Grata a vocês que me deram bases necessárias à fundação do ser humano que sou.

A Universidade Federal do Acre, pela minha formação e pelos recursos. Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais/ UFAC, e pela coordenação do Programa sempre prestativa. Ao Capes pela bolsa concedida durante todo o projeto. Aos docentes pertencentes ao Mestrado que com seu profissionalismo nos deram muito ensinamento.

Grata aos professores Foster Brown e Lisandro Juno pela oferta da disciplina Técnicas de Segurança em Campo, nos proporcionado o amadurecimento não só profissional, mas também pessoal.

Aos docentes que participaram da banca examinadora em meu projeto de qualificação. E ao Dr. Elder Morato, Dr. Ricardo Solar, Dr. Rogério Silva e Dr. Sebastian Echeverry pelo aceite em compor minha banca final.

Ao professor Oscar Neto, que me auxiliou com a confecção das iscas líquidas. Ao Alisson Mello, por me auxiliar com o estabelecimento das parcelas nas imagens de satélite. Agradeço infinitamente ao meu grande amigo Abel Cabral pelos dias, muitas vezes exaustivos, que me acompanhou no campo. Pelas conversas positivas e por sempre me querer forte para superar as dificuldades com ânimo e disciplina.

Ao Sr. Robson, aos colegas do laboratório Fabiana, Kelsy, Matheus e Wilkinson por se revessarem em dias de campo e tornarem esses dias mais alegres e divertidos. E também ao companheiro de campo Daniel, por ter sido um grande apoio inicial, tendo paciência comigo e me ofertando boas experiências em campo, além do colega do Mestrado apelidado de Cebola, pelas primeiras orientações de delimitação de parcelas usando a bússola.

Também agradeço ao Dr. Rogério Silva pelo acompanhamento com as medidas morfológicas. Ao professor Dr. Rodrigo Feitosa e sua bela equipe de laboratório por terem me recebido de braços abertos em Curitiba, me auxiliando com a identificação de minhas formigas. Ao meu grande amigo Mayron Escárraga, por todo apoio e ensinamento na morfologia de formigas e confecção de mapas, e por me dar forças em meu caminho.

E finalmente grata a todos, que de alguma forma contribuíram direta ou indiretamente para o sucesso deste projeto.

SUMÁRIO

Índice de Figuras	i
Índice de Tabelas	ii
1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	15
2.1 Área de Estudo	15
2.2 Delineamento Amostral e Identificação das formigas	16
2.3 Análises Estatísticas.....	17
3. RESULTADOS	21
4. DISCUSSÃO	28
5. CONCLUSÃO.....	34
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35

Índice De Figuras

Figura 1 – Mapa da Fazenda Experimental Catuaba – UFAC e da Fazenda São Francisco, com 20 parcelas em cada tipo de ambiente (floresta e pasto), Senador Guiomard, AC.....	16
Figura 2 – Porcentagem de visitas de espécies de formigas nas iscas atrativas de cada nicho representado pelo tipo de recurso e ambiente. AAC: Água destilada, Aminoácido e Carboidrato. Sudoeste da Amazônia brasileira.....	25
Figura 3 – Sobreposição de nicho observado (0,40) e esperado (0,36), obtidos através do Índice de Pianka com base em 1.000 aleatorizações para assembleia de formigas amostradas em um ambiente de floresta, no sudoeste da Amazônia brasileira, AC, Linha vermelha: sobreposição de nicho observado.....	26
Figura 4 – Sobreposição de nicho observado (0,55) e esperado (0,43), obtidos através do Índice de Pianka com base em 1.000 aleatorizações para assembleia de formigas amostradas em um ambiente de pasto, no sudoeste da Amazônia brasileira, AC. Linha vermelha: sobreposição de nicho observado.....	26
Figura 5 – Relação entre sobreposição de nicho (Índice de Pianka), e co-ocorrência espacial (Índice C- Score), ($p = 0.001$, $r = 0.147$) para pares de espécies de formigas amostradas no fragmento florestal da Fazenda Experimental Catuaba, AC, Brasil.....	27
Figura 6 – Relação da diversidade funcional (Rao's Q) com o número de espécies de formigas observado nas parcelas de cada ambiente (floresta e pasto), no sudoeste da Amazônia brasileira, AC.....	28

Índice de Tabelas

Tabela 1 – Lista de espécies de formigas coletadas na Fazenda Experimental Catuaba –UFAC e no pasto da Fazenda São Francisco, Senador Guimard, AC, Brasil. 1= presença da espécie de formiga, 0= ausência da espécie de formiga.....22

Tabela 2 – Efeitos do tipo de ambiente, tipo de recurso e da interação entre eles na porcentagem de visitas das espécies de formigas.....24

Tabela 3 – Média geral das estruturas morfológicas das espécies de formigas nos ambientes de floresta e pasto, AC, Brasil. WL: comprimento do weber; HW: largura da cabeça; EL: comprimento do olho; ID: distância interocular; FL: comprimento do fêmur posterior; SL: comprimento do escapo; ML: comprimento da mandíbula; CL: comprimento do clípeo.....28

Mecanismos de coexistência de espécies e diversidade funcional em assembleias de formigas no Sudoeste da Amazônia brasileira

Andressa Silvana Oliveira de Menezes¹; Fernando Augusto Schmidt^{1,2}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre.

² Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Ac.

Resumo

O conjunto de espécies de uma comunidade local é resultado da ação de filtros históricos e ecológicos sob o *pool* regional de espécies. Assim, a ocorrência de uma dada espécie se dá pelo fato desta ser capaz de tolerar as condições e recursos encontrados, e sua persistência depende dos resultados das interações com outras espécies. A coexistência das espécies tem implicação na organização funcional das comunidades em termos de singularidade ou redundância funcional das espécies. Assim, neste estudo foi verificado o mecanismo responsável pela coexistência das espécies, e a relação entre diversidade funcional e número de espécies em assembleias de formigas da floresta e pasto. O estudo foi realizado em um fragmento florestal e no pasto circundante em Senador Guiomard, Acre. Vinte parcelas foram estabelecidas em cada ambiente, cada parcela tinha 30 tubos de centrifuga com pedaços de algodão preenchidos com cinco tipos de recursos líquidos (água destilada, aminoácido, carboidrato, lipídio e sal) e algodão seco (controle), com seis repetições por parcela. Foi verificado a porcentagem de visitas nas iscas e o grau de sobreposição de nicho entre os ambientes, além de avaliarmos a correlação entre a sobreposição de nicho e co-ocorrência, e a relação da diversidade funcional com o número de espécies. O sal foi o recurso com maior número de visitas em ambos os ambientes e a correlação de Pearson entre sobreposição de nicho e co-ocorrência foi significativa apenas na floresta. Embora, a relação entre diversidade funcional e número de espécies foi positiva em ambos ambientes, na floresta essa relação foi pouco acentuada, indicando uma maior redundância funcional entre as espécies de formigas deste ambiente. Nossos resultados reforçam a divergência expressiva dos mecanismos de montagem e no funcionamento das assembleias de formigas entre ambientes naturais e sob influência antrópica no sudoeste da Amazônia brasileira.

Palavras chave: Formicidae, Nicho, Recursos, Traços Morfológicos.

Species coexistence mechanisms and functional diversity in ant assemblages in the southwestern Brazilian Amazon

Andressa Silvana Oliveira de Menezes¹; Fernando Augusto Schmidt^{1,2}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre.

² Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Ac.

Abstract

The species set of a local community is the result of the action of historical and ecological filters under the regional pool of species. Thus, the occurrence of a given species is due to the fact that it is able to tolerate the local conditions and resources, and its persistence depends on the results of the interactions with other species. The coexistence of species has an implication on the functional organization of the communities regarding to functional singularity and redundancy of the species. Thus, we verified the mechanism responsible for the species coexistence and the relationship between functional diversity and number of species in ant assemblages of forest and pasture habitats. The study was carried out in a forest fragment and in a surrounding pasture in Senador Guiomard, Acre. Twenty plots were established in each habitat type. In each plot, we distributed 30 centrifuge tubes with cotton pieces filled with five types of liquid resources (distilled water, amino acid, carbohydrate, lipid and salt) and a dry cotton (control), each type of resource and control had six replicates per plot. It was verified the percentage of visits in the baits and the degree of niche overlap among the habitat types, besides evaluated the correlation between niche overlap and co-occurrence, and the relation between functional diversity and number of species. Salt was the most visited resource in both habitats. Pearson's correlation between niche overlap and co-occurrence was significant only in the forest. Although the relationship between functional diversity and number of species was positive in both habitats, in the forest this relationship was not accentuated, indicating a greater functional redundancy among the ant species of this habitat. Our results reinforce the expressive divergence of the assembly mechanisms and the functioning of ant assemblages between natural and anthropic-influenced habitats in southwestern Brazilian Amazon.

Key words: Formicidae; Niche; Resources; Morphological Traits.

1. INTRODUÇÃO

A existência e permanência de uma espécie em uma comunidade ecológica, em escala local, são determinadas pelas interações desta com os recursos, condições abióticas e demais espécies, refletindo o seu nicho ecológico (Hillebrand & Blenckner 2002, Cain et al. 2011, Schofield et al. 2016). O nicho ecológico definido por Hutchinson (1957) é o espaço n-dimensional que compreende a amplitude de recursos, condições físicas e interações biológicas, que dão suporte para que as espécies possam persistir e manter suas populações estáveis (Hutchinson 1957, Odum & Barret 2007).

O espectro de condições físicas, os recursos que necessita e as interações com outras espécies presentes em uma comunidade ecológica, atuam concomitantemente como filtros, determinando quais espécies do *pool* regional serão capazes de compor o conjunto de espécies de uma comunidade local (Hillebrand & Blenckner 2002, Cain et al. 2011). Assim, quando uma espécie devido a sua capacidade de dispersão/migração alcança uma comunidade ecológica, a sua sobrevivência será determinada por sua capacidade de tolerância ao espectro de recursos e condições abióticas, e as interações com outras espécies presentes na comunidade determinarão a sua persistência (Ricklefs & Schluter 1995, Cain et al. 2011, Sobral & Cianciaruso 2012, Fowler et al. 2013).

A coexistência estável das espécies em uma comunidade local tem sido reportada como possível através do mecanismo de partição de nicho que prevê o uso diferenciado dos recursos no espaço e no tempo entre as espécies (Hillebrand & Blenckner 2002, Giacomini 2007, Fowler et al. 2013). Segundo Pianka (1973), as espécies dividem os recursos de forma temporal (tempo de atividade), espacial (lugares que as espécies exploram) e trófica (alimentos que comem), o que permite haver diferenças de nicho, reduzindo com isso a competição e proporcionando a coexistência das espécies em uma comunidade (Ribas et al. 2003).

Diferenças entre as espécies no uso dos recursos, ou seja, a partição de nicho têm sido invocadas como o mecanismo responsável pela coexistência de espécies em escala local para assembleias de formigas (Blüthgen et al. 2010). Entretanto, formigas formam assembleias com elevado número de espécies em escala local, por exemplo, 30 espécies em 1 m² de serapilheira na Floresta Atlântica no Brasil (Silva & Brandão 2010) e 86 espécies em 0.13 ha no noroeste semi-árido de Victória, Austrália (Andersen 1983). Tais evidências têm colocado à prova a onipresença e onipotência do mecanismo da partição de nicho como explicação da

exuberante diversidade de formigas em escala local (Ribas & Schoereder 2002, Cerdá et al. 2013).

Andersen (2008) propõe explicações alternativas para a elevada diversidade de formigas em escala local, considerando dois pressupostos essenciais: (i) a fase crítica para a presença de uma espécie de formiga em um local é o estabelecimento das colônias; (ii) uma vez estabelecida a colônia, esta tem uma elevada persistência. Esta elevada persistência se deve à sociabilidade das formigas e a modularidade dos seus ninhos, que protegem as espécies de formigas contra as possíveis adversidades do meio (Hölldobler & Wilson 2009). Adicionalmente, as consequências das interações competitivas entre as espécies são altamente condicionadas às variações temporais ou espaciais do ambiente, e, à dominância de recursos e espaço por espécies dominantes de formigas se dá em manchas, o que possibilita o uso destes por espécies subordinadas (Andersen 2008).

Assim, tem sido reportado um papel secundário para a partição de nicho na determinação da coexistência de espécies em assembleias de formigas (Ribas & Schoereder 2002, Cerdá et al. 2013). Recentemente, estudos têm confirmado as hipóteses levantadas por Andersen (2008) e sugerindo a filtragem de nicho (similaridades quanto ao uso do recurso) como o mecanismo responsável pela coexistência de espécies em assembleias de formigas (Arnan et al. 2011, Fowler et al. 2013).

Além disso, as formigas são responsáveis por diversas funções nos ecossistemas terrestres, tais como: dispersão de sementes, predação, ciclagem de nutrientes e aeração dos solos (Philpott et al. 2010). Isso tem levado à condução de estudos a respeito da diversidade funcional em assembleias de formigas com base na aferição de traços funcionais, a partir da medição de estruturas externas do corpo das formigas (Bihn et al. 2010, Arnan et al. 2014, Silva & Brandão 2014, Schofield et al. 2016). Essas estruturas refletem as histórias de vida das espécies de formigas, tais como o uso do recurso, preferência de habitat e estratégias de forrageamento (Kaspari & Weiser 1999, Silva & Brandão 2010, Silva & Brandão 2014, Schofield et al. 2016).

Dado que a partição de nicho promove a coexistência de espécies que se diferenciam no uso de recurso e que a filtragem de nicho promove a coexistência de espécies com nichos similares, podemos deduzir diferentes cenários para a relação entre diversidade funcional e o número de espécies nas assembleias de formigas. 1) Em assembleias de formigas estruturadas por partição de nicho, deve haver uma relação linear e positiva entre diversidade funcional e o

número de espécies. Por outro lado, 2) se a assembleia de formigas é estruturada por filtragem de nicho se espera que a relação entre diversidade funcional e riqueza de espécies também seja positiva, porém em um dado momento a relação entre elas torna-se constante, ou seja, mesmo que o número de espécies aumente, a diversidade funcional para de crescer ao alcançar seu limite (relação assíntota constante), caracterizando relação de redundância.

O resultado da ação seletiva do espectro de condições físicas, recursos e interações ecológicas sobre o conjunto de espécies que compõe uma comunidade ecológica (Hillebrand & Blenckner 2002, Cain et al. 2011), é refletido na morfologia e fisiologia das espécies e na diversidade funcional (Schofield et al. 2016). Desse modo, pode se esperar que as espécies de formigas presentes em ambientes contrastantes apresentem morfologia e fisiologia distintas e consequentemente diferentes padrões de diversidade funcional (Wiesher et al. 2012).

A região amazônica rica em diversidade tem sofrido com o processo de conversão e fragmentação dos ecossistemas florestais, sendo o estabelecimento de pastagens a principal modificação da paisagem original da Amazônia (Araújo et al. 2011). Isso acarreta em um sistema com maior exposição à radiação solar, redução na cobertura de serapilheira no solo levando a redução da umidade e perda da diversidade de organismos, tornando o pasto um ambiente completamente contrastante ao ecossistema de floresta em termos de condições abióticas e disponibilidade de recurso (Fearnside 2005, Imazon 2010, Araújo et al. 2011), proporcionando assembleias de formigas com distintas composições de espécies (Nakamura et al. 2003, Nakamura et al. 2007) .

Assim, o presente estudo tem como objetivo geral compreender quais são os processos (partição ou filtragem do nicho) responsáveis pela coexistência de espécies de formigas e suas implicações para a relação entre diversidade funcional e número de espécies em dois ambientes contrastantes (floresta e pasto) no sudoeste da Amazônia brasileira. A avaliação desses processos será conduzida através das seguintes perguntas: a) Quais são os recursos limitantes para as espécies de formigas em cada ambiente (floresta e pasto)? b) Qual é o grau de sobreposição de nicho no que se refere ao uso de recursos entre as espécies de formigas em cada tipo de ambiente (floresta e pasto)? c) Em cada tipo de ambiente (floresta e pasto) o que determina a coexistência das espécies? Partição ou filtragem de nicho? d) Qual é a relação da diversidade funcional com o número de espécies? De acordo com a identificação do processo que determina a coexistência de espécies na questão “c” serão verificadas duas hipóteses alternativas para a relação da diversidade funcional com o número de espécies em cada ambiente: (i) Se for apontado a partição de nicho, espera-se uma relação positiva linear entre

diversidade funcional e o número de espécies, caracterizando uma relação de complementariedade; (ii) Se for apontado a filtragem de nicho, espera-se uma relação positiva curvilínea entre diversidade funcional e o número de espécies, caracterizando uma relação de redundância funcional.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O estudo foi realizado no interior e no entorno da Fazenda Experimental Catuaba – FEC (Figura 1), localizada no município de Senador Guimard, estado do Acre. A Fazenda Experimental Catuaba é distante 27 km de Rio Branco, capital do Estado Acreano. As coordenadas são 10° 04'S e 67° 37'W e altitude média de 214 m. A FEC possui um fragmento florestal com área de 1.200 ha, cuja vegetação é classificada como floresta ombrófila aberta, caracterizada pela presença de palmeiras, bambus e cipós, com dossel aberto (Medeiros et al. 2013). O entorno da FEC é constituído por vastas áreas de pastagens constituídas essencialmente pela gramínea *Brachiaria brizantha* (Hochst ex. A. Rich) Stapf cv. Marandu, conhecida como capim brizantão ou braquiarião e com a presença esparsa de palmeiras e castanheiras (Araújo & Lani 2012). De acordo com a classificação de Köppen, o clima acreano é do tipo equatorial, quente e úmido, com duas estações bem distintas: seca e chuvosa. A precipitação média é de 1.944 mm, sendo os meses de outubro a abril correspondentes ao período chuvoso, e os meses de junho a agosto são os mais secos, com precipitações inferiores a 50 mm (Duarte 2005). O relevo acreano é suavemente ondulado e os solos em sua maioria variam de extremamente arenosos até extremamente argilosos (Daly & Silveira 2008), (Figura 1).

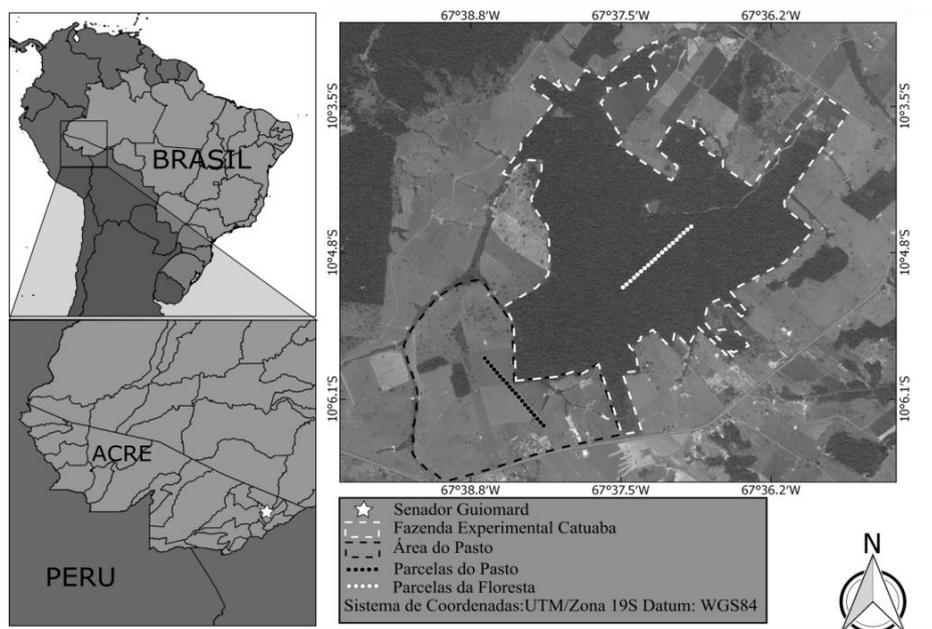


Figura 1 – Mapa da Fazenda Experimental Catuaba – UFAC e da Fazenda São Francisco, com 20 parcelas em cada tipo de ambiente (floresta e pasto), Senador Guiomard, AC.

2.2. Delineamento Amostral e Identificação das formigas

A amostragem foi realizada durante a estação seca (Cemaden 2016), nos meses de julho a agosto de 2016, cuja média de pluviosidade desses três meses foi de 50 mm (INMET 2015). Em cada um dos ambientes (floresta e pasto) foram estabelecidas 20 parcelas de 10 x 12 m, distribuídas de forma linear e espaçadas entre si 60 m. As parcelas distribuídas no ambiente de floresta foram orientadas ao longo da linha permanente do meio módulo do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) presente no interior do fragmento florestal da FEC/UFAC, enquanto que as parcelas distribuídas no ambiente de pastagem no entorno da FEC, foram orientadas a 500 m da borda do fragmento florestal (Figura 1).

Em cada parcela foram ofertados cinco tipos de recursos em solução aquosa para as formigas: 10 mL com H₂O (água destilada), 20% de aminoácido (proteína de soro de leite não aromatizado), 20% de carboidrato (açúcar cristal), 20% de lipídeo (azeite de oliva extra virgem) e 1 % de NaCl, além de tubos com algodão seco (controle). A oferta dos recursos às formigas, foi feita através de um chumaço de algodão embebido em cada tipo recurso e inserido em um tubo plástico de centrífuga de 50 mL. Cada tubo com seu respectivo recurso foi disposto de forma horizontal sob a superfície do solo. A oferta do recurso líquido foi escolhida por não afetar o padrão de uso dos recursos pelas formigas devido à textura, forma ou tamanho do recurso (Fowler et al. 2013, Kaspari et al. 2008).

Cada tipo de recurso juntamente com o controle tinha cinco repetições, totalizando 30 tubos de centrífuga por parcela. Em cada parcela foram estabelecidas linhas transversais a cada 2 m resultando em 30 subparcelas. Nos vértices de cada subparcela foi colocado de forma aleatória um dos 30 tubos com recursos. Os recursos eram armazenados em uma caixa térmica de isopor (8 litros) a fim de evitar a evaporação da solução aquosa durante o período de realização do experimento.

Os tubos foram colocados às 08h30min da manhã e recolhidos das parcelas após 3 horas de exposição (Fowler et al. 2013). As formigas presentes nos tubos de centrífuga foram transferidas para tubos plásticos de 5 mL, contendo álcool 96%, sendo posteriormente triadas, montadas e identificadas no Laboratório de Ecologia de Insetos da Universidade Federal do Acre.

A identificação das formigas em nível de gênero foi feita com base na chave taxonômica de Baccaro et al. (2015), e posteriormente separadas em morfo-espécies. A identificação em nível de espécies foi feita através de comparações com exemplares da coleção de formigas do Laboratório de Ecologia de Insetos da Universidade Federal do Acre e da coleção de formigas do Laboratório de Entomologia do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, sob a orientação do Prof. Dr. Rodrigo Feitosa e de seu grupo de pesquisa. Todas as formigas montadas foram depositadas na coleção de formigas do Laboratório de Ecologia de Insetos da Universidade Federal do Acre.

2.3. Análises Estatísticas

As análises foram feitas utilizando o programa R v. 3.2.2 (R Development Core Team 2015). Pacotes específicos foram usados quando necessário, os quais são descritos abaixo.

Pergunta a - Quais são os recursos limitantes para as espécies de formigas em cada ambiente (floresta e pasto)?

Para verificar quais são os recursos que as espécies de formigas mais visitaram em cada ambiente, foi feito o cálculo de porcentagem do número de visitas para cada combinação de ambiente com tipo de recurso. A entrada dos valores na planilha correspondeu às porcentagens de visitas de cada espécie nas iscas atrativas, em cada ambiente (20 parcelas).

O modelo estatístico teve o porcentual de visitas como variável resposta e os tipos de recursos e ambiente como variáveis explicativas, sendo a interação entre os termos também considerado no modelo. O modelo foi analisado através de modelos lineares mistos – LMM, tendo como fator aleatório as parcelas de cada ambiente e sendo necessário fazer uso do pacote *lme4* (Bates et al. 2015). Análise de resíduo foi feita para verificar a adequabilidade do modelo à distribuição de erros. Os termos não significativos foram removidos através da simplificação do modelo, e se necessário níveis do tratamento recurso foram agrupados para se obter o modelo mínimo adequado.

Pergunta b - Qual é o grau de sobreposição de nicho no que se refere ao uso de recursos entre as espécies de formigas em cada tipo de ambiente (floresta e pasto)?

A verificação do grau de sobreposição no uso de recursos entre formigas em cada tipo de ambiente foi feita através da elaboração de uma matriz para cada ambiente, cujas colunas correspondiam aos recursos ofertados em cada ambiente (6) e as linhas, as espécies. A entrada de valores na matriz foi à ocorrência de cada espécie (número de tubos) em cada categoria recurso (n=6).

A matriz foi utilizada para uma análise com modelos nulos, usando o pacote *EcoSimR* (Gotelli et al. 2015). A média da sobreposição de nicho observada foi comparada com a média de sobreposição esperada, obtida de 1.000 aleatorizações. Assim, foi testada a hipótese nula que a média da sobreposição de nicho observada é menor que a média da sobreposição de nicho esperada ao acaso (sobreposição abaixo dos 5%), (Gotelli & Entsminger 2004).

O índice de Pianka foi utilizado para obter a sobreposição de nicho no uso de recursos entre os pares de espécies (Pianka 1973):

$$\phi_{jk} = \frac{\sum pij \cdot pik}{\sqrt{\sum pij^2 + \sum pik^2}}$$

Onde, p_{ij} e p_{ik} representam a proporção do recurso i em relação aos recursos totais usados pela espécie j e pela espécie k . Esse índice estima a sobreposição simétrica das categorias (ambiente x recurso) para cada par de espécies cujos valores variam de 0 (nenhuma sobreposição) a 1 (total sobreposição), (Pianka 1973). A seguir o índice de sobreposição observado foi comparado com os valores obtidos pela aleatorização da matriz original (1.000), usando o algoritmo Ra3, que retêm a largura de nicho observada e aleatoriza a

atribuição de cada valor de utilização para cada categoria de nicho diferente (Winemiller & Pianka 1990).

Pergunta c - Em cada tipo de ambiente (floresta e pasto) o que determina a coexistência das espécies? Partição ou filtragem de nicho?

Para verificar se a coexistência das espécies de formigas em cada tipo de ambiente foi determinada pela partição ou filtragem de nicho foi testado se a sobreposição de nicho foi maior entre espécies que frequentemente não co-ocorrem do que entre espécies que frequentemente co-ocorrem. Para isso, foram utilizadas duas matrizes: uma de sobreposição de nicho e outra de co-ocorrência de espécies.

A matriz de sobreposição foi feita para cada tipo de ambiente (floresta e pasto) e foi utilizada para calcular o índice de Pianka para cada par de espécies (Pianka 1973), conforme detalhado na seção anterior.

A matriz de co-ocorrência de espécies também foi feita para cada tipo de ambiente (floresta e pasto), calculando o número de combinações distribuídas de forma axadrezada no espaço (*Checkerboard Units*) em uma matriz de presença e ausência (Gotelli 2000), da seguinte maneira:

$$CU = (ri - S) \cdot (rj - S)$$

Onde, S corresponde ao número de locais compartilhados (que contêm ambas as espécies), e ri e rj são a soma das linhas para a espécie i e para a espécie j . Quanto maior o valor de C-Score mais segregado é o par, ou seja, com menos locais compartilhados (Stone & Roberts 1990). Para o cálculo do Índice de C-Score foi utilizado o pacote *bipartite* (Dormann et al. 2008).

Após resultados de cada um dos pares de espécies nas matrizes de sobreposição e co-ocorrência de espécies em ambos ambientes foi verificado a correlação entre co-ocorrência e sobreposição de nicho através do teste de Mantel (Douglas & Endler 1982) presente no pacote *Vegan* (Oksanen et al. 2017) do programa R. O valor observado de correlação (r) foi comparado com valores obtidos de 1.000 aleatorizações, sendo considerado 5% como nível de significância.

Valores negativos de r indicam que espécies com nichos similares são menos propensas a co-ocorrerem, sugerindo a partição de nicho como mecanismo responsável pela coexistência das espécies nas assembleias de formigas de cada ambiente. Por outro lado, valores positivos de r indicam que espécies com nichos similares são mais propensas a co-

ocorrerem sugerindo que a filtragem de nicho é o fator determinante da coexistência de espécies nas assembleias de formigas de cada ambiente (Fowler et al. 2013).

Pergunta d - Relação da diversidade funcional e riqueza de espécies

Para avaliar a relação da diversidade funcional com o número de espécies de formigas foram medidas oito estruturas morfológicas referentes ao uso do recurso e preferência de habitat das espécies de formigas coletadas. Conforme Silva & Brandão (2010, 2014), as características indicadas são: (i) comprimento do Weber (*WL*), indicador do tamanho do corpo; (ii) largura da cabeça (*HW*), relacionado ao tamanho da musculatura da mandíbula; (iii) comprimento do olho (*EL*), importante na procura de alimentos; (iv) distância interocular (*ID*), em geral as espécies generalistas têm olhos mais distantes, posicionados lateralmente; (v) comprimento do fêmur posterior (*FL*), assumindo que o tamanho da perna pode determinar a distribuição de espécies na serapilheira; (vi) comprimento do escapo (*SL*), importante função comportamental (vii) comprimento da mandíbula (*ML*), relacionado ao tamanho do recurso, (viii) comprimento do clípeo (*CL*), já que espécies que dependem de recursos líquidos tendem a ter um clípeo mais desenvolvido.

Todas as medidas foram realizadas com o estereomicroscópio Leica S8 APO pertencente ao Laboratório de Ecologia de Insetos da Universidade Federal do Acre. As medidas foram feitas através do uso de lente com micrômetro. Até seis operárias por espécies, quando disponíveis, foram utilizadas para fazer as medidas de cada estrutura morfológica, a fim de se obter uma média. Para espécies polimórficas, foram medidas apenas as operárias menores (Del toro et al. 2015).

Uma matriz de abundância foi elaborada para cada ambiente (floresta e pasto), onde as linhas correspondiam às parcelas e as colunas eram a identidade das espécies de formigas, sendo a entrada dos valores o número de tubos que as espécies de formigas visitaram em cada parcela. Uma segunda matriz foi feita, na qual continha os traços nas colunas e as espécies na linha. Após obtenção das médias dos caracteres morfológicos, cada medida foi padronizada com o comprimento do Weber (*WL*), para retirar correlação entre as medidas. A medida de distância entre os olhos foi transformada em medida de posição (*HW-ID*) e logo depois padronizada com o *WL*.

Foi feito uso do pacote *SYNCCSA* (Debastiani 2013), para calcular o índice de diversidade funcional, usando a função *rao diversity* (Rao's Q), que utiliza a distância euclidiana entre os pares de espécies, e baseia-se na abundância de espécies presentes na comunidade com uma medida de dissimilaridade (Índice de Gower) (Rao 1982). A relação entre diversidade funcional (variável resposta), e o número de espécies (variável explicativa) foi verificada através de um modelo linear simples. Neste modelo, alta inclinação da reta foi interpretado como indicativo da hipótese de complementariedade entre as espécies, e baixo coeficiente de variação do modelo (a reta mais paralela ao eixo x do gráfico), foi interpretado como indicativo da hipótese de redundância.

3. RESULTADOS

Fauna de Formigas

No total foram coletadas 91 espécies de formigas, pertencentes a 24 gêneros e distribuídas em seis subfamílias, sendo que as espécies pertencentes à subfamília Ponerinae não foram coletadas na área de pasto. Myrmicinae foi a subfamília com maior número de espécies (61 espécies), seguida por Formicinae (17 espécies), Dolichoderinae e Ectatominae (ambas com quatro espécies), Ponerinae (três espécies) e Pseudomyrmecinae com duas espécies (Tabela 1). Os gêneros que apresentaram maior número de espécies foram *Pheidole* (28 espécies), seguidos por *Camponotus* e *Crematogaster* (ambos com 12 espécies) e *Solenopsis* (oito espécies).

No ambiente de floresta, 82 espécies de formigas visitaram os tubos de centrifuga, sendo que 75 foram exclusivas deste ambiente, enquanto que no ambiente de pasto foi registrada a ocorrência de apenas 16 espécies, sendo 9 delas exclusivas deste ambiente. Apenas sete espécies de formigas foram registradas em ambos os ambientes, sendo elas: *Crematogaster tenuicula* Forel 1909, *Dolichoderus inermis* MacKay 1993, *Ectatomma brunneum* Smith 1858, *Solenopsis invicta* Buren 1972, *S. saevissima* (Smith 1855), *S. sp. 2* e *Wasmannia auropunctata* (Roger 1863).

Tabela 1 – Lista de espécies de formigas coletadas na Fazenda Experimental Catuaba–UFAC e no pasto da Fazenda São Francisco, Senador Guiomard, AC, Brasil. 1= presença da espécie de formiga, 0 = ausência da espécie de formiga.

Taxa	Floresta	Pasto
DOLICHODERINAE		
<i>Azteca</i> sp.1	1	0
<i>Dolichoderus bispinosus</i> (Oliver, 1792)	1	0
<i>Dolichoderus inermis</i> MacKay, 1993	1	1
<i>Dorymyrmex brunneus</i> Forel, 1908	0	1
ECTATOMINNAE		
<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, 1858	1	1
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	1	0
<i>Ectatomma lugens</i> Emery, 1894	1	0
<i>Gnamptogens</i> : gr. <i>striatula</i> sp.1 Mayr, 1884	1	0
FORMICINAE		
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	0	1
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858)	0	1
<i>Camponotus depressus</i> Mayr, 1866	1	0
<i>Camponotus heathi</i> Mann, 1916	1	0
<i>Camponotus latangulus</i> Roger, 1863	1	0
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870	1	0
<i>Camponotus</i> sp.4	1	0
<i>Camponotus</i> sp.5	1	0
<i>Camponotus</i> sp.8	1	0
<i>Camponotus</i> sp.9	0	1
<i>Camponotus</i> sp.10	0	1
<i>Camponotus</i> sp.11	1	0
<i>Camponotus</i> sp.13	1	0
<i>Gigantiops destructor</i> (Fabricius, 1804)	1	0
<i>Nylanderia</i> sp.1	1	0
<i>Nylanderia</i> sp.2	1	0
<i>Nylanderia</i> sp.3	1	0
MYRMICINAE		
<i>Acromyrmex coronatus</i> (Fabricius, 1804)	1	0
<i>Atta</i> sp.1	1	0
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	1	0
<i>Cephalotes clypeatus</i> (Fabricius, 1804)	1	0
<i>Crematogaster brasiliensis</i> Mayr 1878	1	0
<i>Crematogaster</i> cf. <i>levior</i> Longino, 2003	1	0
<i>Crematogaster ereta</i> Mayr, 1866	1	0
<i>Crematogaster</i> : gr. <i>limata</i> sp.1 Smith, 1858	1	0
<i>Crematogaster</i> : gr. <i>limata</i> sp.2 Smith, 1858	1	0
<i>Crematogaster</i> : gr. <i>limata</i> sp.3 Smith, 1858	1	0
<i>Crematogaster limata</i> Smith, 1858	1	0

Tabela 1. Continua

<i>Crematogaster longispina</i> Emery, 1890	1	0
<i>Crematogaster</i> cf. <i>moelleri</i> Forel 1912	1	0
<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	1	0
<i>Crematogaster sotobosque</i> Longino, 2003	1	0
<i>Crematogaster tenuicula</i> Forel, 1904	1	1
<i>Megalomyrmex ayri</i> Brandão, 1990	1	0
<i>Ochetomyrmex neopolitus</i> Fernández, 2003	1	0
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i> Mayr, 1878	1	0
<i>Pheidole biconstricta</i> Mayr, 1870	1	0
<i>Pheidole capillata</i> Emery, 1906	0	1
<i>Pheidole</i> cf. <i>sagax</i> Wilson, 2003	1	0
<i>Pheidole</i> cf. <i>zelata</i> Wilson, 2003	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>distorta</i> sp.1 Forel, 1899	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>diligens</i> sp.1 (Homônimo) : (Smith, 1858) Santschi, 1923	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>diligens</i> sp.2	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>diligens</i> sp.3	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>diligens</i> sp.4	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>fallax</i> sp.1 Mayr, 1870	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>fallax</i> sp.2 Mayr, 1870	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>fallax</i> sp.3 Mayr, 1870	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>fallax</i> sp.4 Mayr, 1870	1	0
<i>Pheidole</i> :gr. <i>fallax</i> sp.5 Mayr, 1870	1	0
<i>Pheidole fimbriata</i> Roger, 1863	1	0
<i>Pheidole lancifer</i> Wilson, 2003	1	0
<i>Pheidole</i> pr. <i>coffeicula</i> Borgmeier, 1934	1	0
<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884	0	1
<i>Pheidole</i> sp.2	1	0
<i>Pheidole</i> sp.4	1	0
<i>Pheidole</i> sp.9	1	0
<i>Pheidole</i> sp.10	1	0
<i>Pheidole</i> sp.12	1	0
<i>Pheidole</i> sp. 15	1	0
<i>Pheidole</i> sp. 16	1	0
<i>Pheidole</i> sp. 17	1	0
<i>Pheidole</i> sp. 18	1	0
<i>Pheidole</i> sp.20	1	0
<i>Pogonomyrmex naegeli</i> Emery, 1878	0	1
<i>Sericomyrmex</i> sp.1	1	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.2	1	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.3	1	0
<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	1	1
<i>Solenopsis saevissima</i> (Smith, 1855)	1	1
<i>Solenopsis</i> sp. 2	1	1

Tabela 1. Continua

<i>Solenopsis</i> sp.4	1	0
<i>Solenopsis</i> sp.5	1	0
<i>Solenopsis</i> sp.6	1	0
<i>Solenopsis</i> sp.7	1	0
<i>Solenopsis</i> sp.8	1	0
<i>Trachymyrmex</i> sp.1	1	0
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	1	1
PONERINAE		
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892	1	0
<i>Pachycondyla crassenoda</i> (Latreille, 1802)	1	0
<i>Pachycondyla impressa</i> (Roger, 1861)	1	0
PSEUDOMYRMECINAE		
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	1	0
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, 1855)	0	1
TOTAL	82	16

Pergunta a - Quais são os recursos limitantes para as espécies de formigas em cada ambiente (floresta e pasto)?

Nos dois ambientes, o sal foi o recurso mais visitado pelas espécies de formigas (floresta 85%, pasto 40%), seguido por carboidrato (floresta 81%, pasto 35%), aminoácido (floresta 72%, pasto 27%), água destilada (floresta 68%, pasto 22%), lipídeo (floresta 60%, pasto 23%) e o controle (floresta 39%, pasto 7%). A porcentagem de visitas nos tubos de centrifuga foi influenciada tanto pelo tipo de ambiente (floresta e pasto) quanto pelo tipo de recurso (água destilada, aminoácido, carboidrato, lipídeo, sal e o controle), porém a interação entre estes dois termos não foi significativa e foi removida do modelo mínimo adequado (os resultados dos testes estão reportados na Tabela 2). Dado que a porcentagem média de visitas de água destilada, aminoácido e carboidrato, apresentaram valores similares, estes três níveis do tratamento recurso foram agrupados via simplificação de modelo em um só nível, denominado de AAC (Figura 2).

Tabela 2 – Efeitos do tipo de ambiente, tipo de recurso e da interação entre eles na porcentagem de visitas das espécies de formigas.

	GL	Resíduo	Desvio	F	Pr (> F)
Tipo de ambiente	1	105002	238	175397	< 2.2e-16
Tipo de recurso	5	39068	233	136328	2.499e-11
Ambiente:Recurso	5	1748	228	134580	0.7058

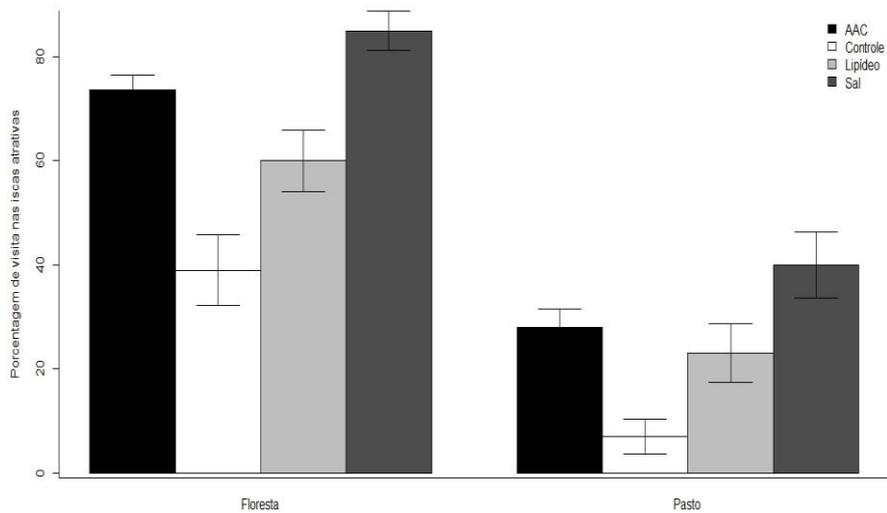


Figura 2 – Porcentagem de visitas de espécies de formigas nas iscas atrativas de cada nicho representado pelo tipo de recurso e ambiente. AAC: Água destilada, Aminoácido e Carboidrato. Sudoeste da Amazônia brasileira, AC.

Pergunta b – Qual é o grau de sobreposição de nicho no que se refere ao uso de recursos entre as espécies de formigas em cada tipo de ambiente (floresta e pasto)?

A sobreposição de nicho no que se refere ao uso de recursos entre formigas que habitam a floresta e o pasto foi maior do que o esperado ao acaso nos dois ambientes (floresta: índice observado= 0,40, média do índice simulado =0,36, $p < 0,001$, pasto: índice observado= 0,55, média do índice simulado=0,43, $p < 0,001$), (Figura 3, 4).

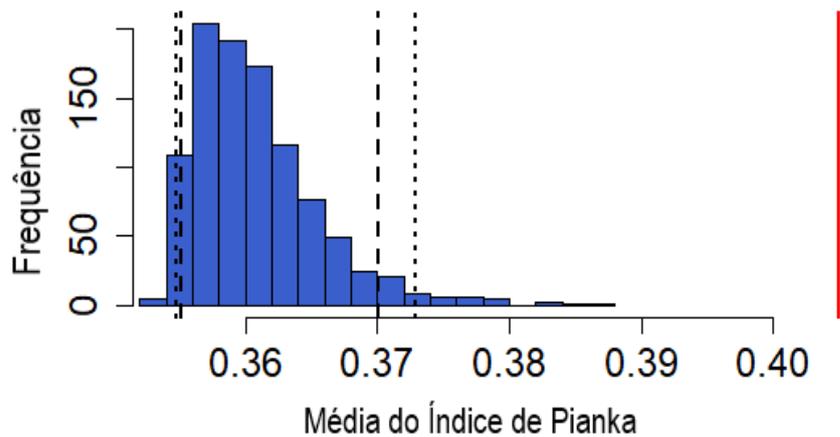


Figura 3 – Sobreposição de nicho observado (0,40) e esperado (0,36), obtidos através do Índice de Pianka com base em 1.000 aleatorizações para assembleia de formigas amostradas em um ambiente de floresta, no sudoeste da Amazônia brasileira, AC. Linha vermelha: sobreposição de nicho observado.

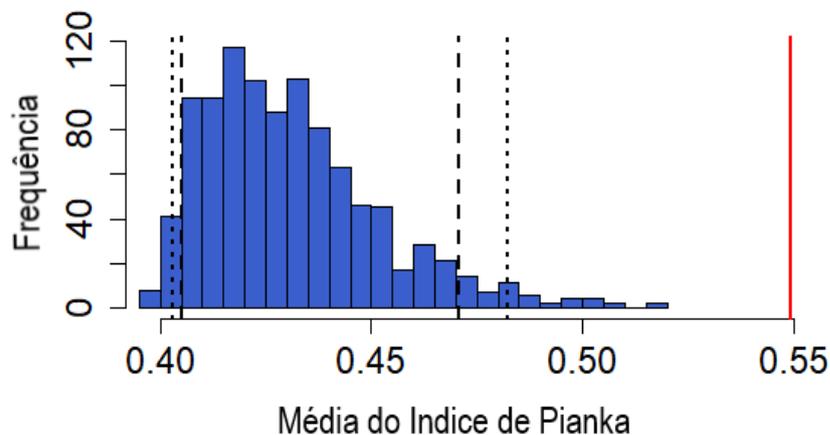


Figura 4– Sobreposição de nicho observado (0,55) e esperado (0,43), obtidos através do Índice de Pianka com base em 1.000 aleatorizações para assembleia de formigas amostradas em um ambiente de pasto, no sudoeste da Amazônia brasileira, AC. Linha vermelha: sobreposição de nicho observado.

Pergunta c - Em cada tipo de ambiente (floresta e pasto), o que determina a coexistência das espécies? Partição ou filtragem de nicho?

Por meio do índice de Pianka e C-Score, foi verificado que a sobreposição de nicho é maior entre espécies que frequentemente coocorrem do que as que não coocorrem. Nos resultados de sobreposição entre os pares de espécies de formigas do ambiente de pasto,

muitas espécies não tiveram nenhuma sobreposição de nicho quanto ao uso de recurso. No ambiente de floresta muitos pares de espécies de formigas como *Acromyrmex coronatus* x *Pheidole* sp. 17 e *Camponotus heathi* x *Pheidole* gr. *dilligens* sp.3, tiveram alta sobreposição ($> 0,70$), mas havia outras espécies como *Camponotus heathi* x *Pheidole biconstricta* ou *Pachycondyla crassenoda* x *Pheidole* sp. 16 que tiveram baixa sobreposição. O índice C-Score ficou entre 0,001 a 0,05 no pasto e 0,0014 a 0,05 na floresta, indicando que a coocorrência entre os pares de espécies é muito grande.

A correlação entre coocorrência e sobreposição de nicho no pasto não foi significativa ($r = 0,047$ e $p\text{-value} = 0,308$), enquanto que na floresta a correlação foi positiva e significativa ($r = 0,147$ e $p\text{-value} = 0,001$) (Figura 5).

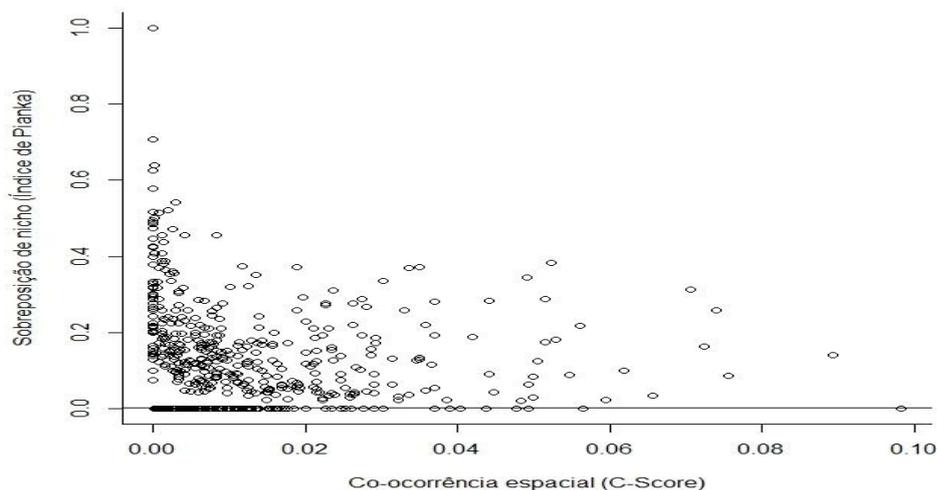


Figura 5 – Relação entre sobreposição de nicho (Índice de Pianka) e co-ocorrência espacial (Índice C-Score), ($p = 0,001$, $r = 0,147$) para pares de espécies de formigas amostrados no fragmento florestal da Fazenda Experimental Catuaba, AC, Brasil.

Pergunta d - Relação da diversidade funcional e riqueza de espécies

As espécies de formigas do ambiente de pasto apresentaram em média estruturas morfológicas menores (exceto comprimento do olho) que as das espécies de formigas do ambiente de floresta (Tabela 3). A relação da diversidade funcional com o número de espécies foi positiva em ambos os ambientes (floresta e pasto). Entretanto, a inclinação da reta da relação entre diversidade funcional com o número de espécies foi diferente em cada ambiente (Figura 6).

Tabela 3 – Média geral das estruturas morfológicas das espécies de formigas nos ambientes de floresta e pasto, AC, Brasil. WL: comprimento de weber; HW: largura da cabeça; EL: comprimento do olho; ID: distância interocular; FL: comprimento do fêmur posterior; SL: comprimento do escapo; ML: comprimento da mandíbula; CL: comprimento do clípeo.

Estrutura Morfológica	Floresta	Pasto
WL	1.36	1.25
HW	0.98	0.90
EL	0.21	0.24
ID	0.78	0.68
FL	1.14	1.01
SL	0.93	0.85
ML	0.49	0.47
CL	0.23	0.22

No ambiente de floresta a reta da relação entre diversidade funcional com o número de espécies possui pouca inclinação, evidenciando que o aumento no número de espécies ao longo das parcelas acarreta em pouco aumento da diversidade funcional (Rao's Q).

No ambiente de pasto o coeficiente de variação da relação entre diversidade funcional e riqueza de espécies foi maior do que em floresta. Portanto, o ambiente de pasto apresentou maior incremento em diversidade funcional (Rao's Q) com aumento de riqueza de espécies.

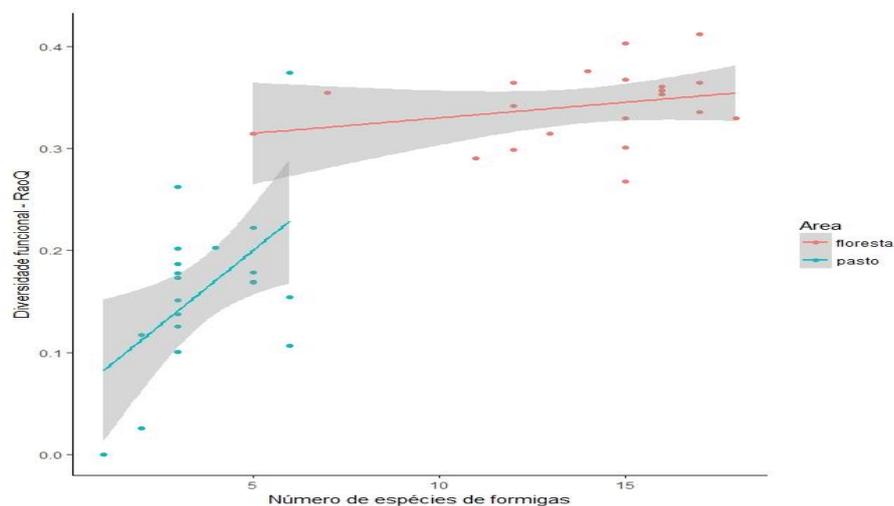


Figura 6 – Relação da diversidade funcional (Rao's Q) com o número de espécies de formigas observado nas parcelas de cada ambiente (floresta e pasto), no sudoeste da Amazônia brasileira, AC.

4. DISCUSSÃO

No presente estudo evidenciamos que as espécies das assembleias de formigas de um ambiente de floresta e de uma pastagem são limitadas pelos mesmos recursos, sendo a média da sobreposição de nicho em ambos os ambientes alta, uma vez que estas apresentam similaridades no uso dos recursos. Somente no ambiente de floresta foi possível identificar o mecanismo responsável pela coexistência das espécies na assembleia de formigas, sendo este a filtragem de nicho. Dessa forma, a relação entre diversidade funcional e diversidade de espécies foi muito distinta entre as assembleias de formigas do ambiente de floresta e de pasto. Nas secções abaixo são apontadas possíveis explicações para estes resultados bem como as implicações destes para a estrutura de assembleias de formigas.

Pergunta a - Quais são os recursos limitantes para as espécies de formigas em cada ambiente (floresta e pasto)?

As espécies de formigas visitaram as iscas atrativas de forma semelhante em ambos os ambientes, indicando que as espécies que ocorrem nesses ambientes são limitadas pelos mesmos recursos. Dado que o recrutamento de formigas em iscas atrativas é uma estimativa de recursos limitantes para as espécies de formigas (Kaspari et al. 2008), nossos resultados demonstram ser o sal um recurso limitante para as espécies de formigas do sudoeste da Amazônia brasileira que habitam ambientes de floresta e pasto.

A limitação por sal pode ser em decorrência da expressiva variação geográfica deste recurso, onde espécies de formigas terão uma maior limitação deste elemento em assembleias que estão em locais distantes do oceano (Kaspari et al 2008, Kaspari et al. 2009, Hernández et al. 2012). A variação geográfica do sal ocorre em decorrência dos aerossóis oceânicos salinos, que fazem parte da fonte natural de aerossóis. Tais aerossóis desempenham importante papel na concentração de partículas nos ecossistemas terrestres, como por exemplo, o sódio, o potássio, o magnésio, o cálcio e o cloro (Stallard & Edmond 1981, Kaspari et al. 2008). A chegada dessas partículas dar-se-á por meio das chuvas, sendo que na região Amazônica, a contribuição de aerossóis marinhos é de apenas 4% da composição total de aerossol (emissões biogênicas da vegetação: 87% e transporte de poeira do Saara: 9%) (PBMC 2014).

O maior recrutamento nas iscas de sal mostra a importância que esse elemento tem para a dieta das espécies de formigas, visto que o sódio (Na), um dos elementos do sal, é fundamental as atividades metabólicas de todo o organismo vivo (Da Silva & Williams 2001, Resasco et al. 2014). A disponibilidade do sódio conduz a limites metabólicos nas atividades das espécies de formigas (Kaspari et al. 2008, Kaspari et al. 2009, Resasco et al. 2014). Para

os insetos, o sal é extremamente importante para a formação dos tecidos musculares bem como a condução dos estímulos nervosos, além disso, o sódio está envolvido na longevidade de operárias e produção de alados em colônias de formigas (Moskowitz et al. 1991, Hernández et al. 2012, Resasco et al. 2014).

Por outro lado, Fowler et al. (2013), encontraram em seu estudo que as assembleias de formigas do leste do Tennessee, EUA, recrutaram mais em iscas atrativas com carboidrato e muito menos em iscas com sal. Os resultados de Fowler et al. (2013) juntamente com os resultados do nosso estudo reforçam a dependência geográfica da limitação de sódio em assembleias de formigas, uma vez que o leste de Tennessee fica apenas cerca de 500 km do oceano e nossa área de estudo está distante aproximadamente 1.100 km do oceano mais próximo (Pacífico), tendo assim possivelmente uma menor disponibilidade de sódio, o que o torna um recurso muito limitante para as espécies de formigas.

Em relação aos recursos agrupados na categoria AAC (água destilada, aminoácido e carboidrato) merece destaque a visita de espécies de formigas na isca contendo água destilada, nos dois ambientes. O estado do Acre tem sofrido nas últimas décadas, secas prolongadas ocasionadas principalmente pelo desmatamento (Lewins et al. 2011, Davidson et al. 2012). O uso da terra tem-se tornado um fator que acarreta não somente a perda da biodiversidade, mas também tem contribuído com eventos extremos de seca na região (Salimon et al. 2003, Davidson et al. 2012). No ano de 2016, o intenso período de seca, ocasionais aumentos na temperatura, intensas queimadas e baixa precipitação – (inferiores a 50 mm), (Cemaden 2016) podem ter contribuído para que muitas espécies de formigas visitassem as iscas contendo água destilada, possibilitando que a água seja também um recurso limitante para as espécies de formigas na estação seca no sudoeste da Amazônia brasileira.

Pergunta b - Qual é o grau de sobreposição de nicho no que se refere ao uso de recursos entre as espécies de formigas em cada tipo de ambiente (floresta e pasto)?

Nossos resultados para a sobreposição de nicho mostraram que ela foi maior que o esperado ao acaso em ambos os ambientes. A preferência alimentar pode diminuir a sobreposição de nicho entre as espécies de formigas, fazendo com que aumente o número de espécies nos ambientes e diminua com isso a competição. Em nosso estudo observamos que as espécies de formigas de ambos os ambientes se sobrepõem muito quanto ao uso do recurso, uma vez que há similaridades quanto ao seu uso.

A alta sobreposição de nicho pode conferir as espécies de formigas no ambiente de pasto e floresta, estratégias na exploração dos recursos, capazes de promover a coexistência destas nesses ambientes. Uma vez que os resultados competitivos entre duas espécies de formigas geram o aumento no ajuste populacional de uma espécie em detrimento da outra, a alta sobreposição das espécies pelos mesmos recursos pode conduzir a formas distintas de utilização desses recursos, visto que outras dimensões do nicho (espaço e tempo) não foram avaliadas.

Dado que o ambiente de floresta e pasto apresentam condições físicas altamente contrastantes, como por exemplo, em florestas há alta heterogeneidade ambiental, elevada produtividade e umidade, baixa incidência de luz, temperaturas menos elevadas (Stein et al. 2014), nos pastos há maior incidência de luz, promovendo altas temperaturas e redução na cobertura da serapilheira (Fearnside 2005, Imazon 2010, Araújo et al. 2011), estas condições físicas contrastantes entre floresta e pasto indicam a ação de distintos filtros ambientais atuando sobre o *pool* de espécies de formigas da região, que pode ser evidenciada pela diferença nos tamanhos das características morfológicas das espécies do ambiente de floresta e pasto (Tabela 3).

Wiesher et al. (2012), encontraram por exemplo, que a temperatura influenciava os traços das formigas, tais como tamanho da perna, comprimento e largura da cabeça e massa corporal de acordo com o ambiente em que elas habitam. Assim, ambientes que apresentarem condições físicas contrastantes, devem selecionar parcelas específicas do *pool* de espécies de formigas de uma região de estudo, que irão apresentar morfologia, fisiologia, e comportamento distintos (Wiesher et al. 2012, Bishop et al. 2015, Schofield et al. 2016, Schmidt et al. 2017).

Estas diferenças entre os ambientes de floresta e pasto são refletidas no baixo número de espécies (sete) que tiverem ocorrência em ambos os ambientes, sendo estas: *Crematogaster tenuicula*, *Dolichoderus inermis*, *Ectatomma brunneum*, *Solenopsis invicta*, *S. saevissima*, *S. sp. 2* e *Wasmannia auropunctata*, algumas das quais são bem adaptadas a ambientes perturbados pela ação humana, devido ao seu potencial invasor (Baccaro et al. 2015, Dejean et al. 2015). Por outro lado, as assembleias de formigas de cada ambiente são compostas por espécies que apresentam adaptações características a estes.

Assim, *Pogonomyrmex naegelli*, uma espécie granívora característica de ambientes abertos e secos e ambientes antropizados (Johnson & Cover 2015) ocorreu exclusivamente nas iscas instaladas no ambiente de pastagem. Já espécies do gênero *Pheidole* da mesma

forma que foi encontrado por Nakamura et al. (2017), ocorreram com maior frequência em ambientes de floresta do que de pasto, embora *P. subarmata* e *P. capillata* tenham sido registradas no pasto também, pois algumas espécies de *Pheidole* vivem em ambiente abertos. Essas diferenças sugerem a necessidade de estudos sobre as diferenças morfológicas em ambientes contrastantes no sudoeste da Amazônia brasileira, bem como impactos funcionais associados à mudanças no uso da terra, já que boa parte da floresta Amazônica tem sido convertida em pastagem no Acre.

Pergunta c - Em cada tipo de ambiente (floresta e pasto) o que determina a coexistência das espécies? Partição ou filtragem de nicho?

No ambiente de floresta, a filtragem de nicho foi identificada como o processo responsável pela coexistência das espécies da assembleia de formigas. Apesar de as assembleias de formigas desse ambiente possuírem similaridades quanto ao uso do recurso com alta sobreposição de nicho, as espécies co-ocorrentes são capazes de sobreviver e permanecer na assembleia. Estudos atuais vêm demonstrando a importância dos filtros ambientais para assembleia de formigas como uma explicação alternativa a partição de nicho e a possível coexistência de espécies que possuem nichos tão similares (Wiescher et al. 2012, Fowler et al. 2013).

Wiescher et al. (2012) mostraram que assembleias de formigas são governadas pelas condições ambientais, e que as adaptações a essas condições determinam diferenças na morfologia e fisiologia das espécies de formigas. Para as espécies de formigas, a modularidade de seus ninhos e sua sociabilidade as protege contra possíveis eventos adversos que possam ocorrer no meio, uma vez que a divisão de castas deixa a rainha totalmente protegida no ninho, tornando-a imune as perturbações externas. (Andersen 2008, Hölldobler & Wilson 2009). Além disso, os resultados competitivos das espécies podem fazer com que estas possuam estratégias quanto ao uso dos recursos similares que permitam sua coexistência no espaço, bem como as manchas de espaço que as formigas dominantes não ocupam, podendo assim serem ocupadas pelas espécies subordinadas (Andersen 2008).

No ambiente de pasto, não encontramos significância na correlação entre co-ocorrência espacial e sobreposição de nicho. De fato em comparação com o ambiente de floresta, encontramos poucas espécies de formigas visitando os tubos com recursos líquidos (16 espécies apenas), tornando baixo o *n* amostral, uma vez que muitos tubos não foram

visitados. O que não nos permite dizer com certeza se a partição ou a filtragem de nicho influenciam a assembleia de formigas que habitam o ambiente de pasto. Nossos dados de co-ocorrência espacial mostram que essas poucas espécies encontradas tem alta co-ocorrência não estando portanto segregadas no espaço, e que tais espécies possuem alta similaridade quanto ao uso dos recursos bem como alta sobreposição de nicho.

Pergunta d - Relação da diversidade funcional e riqueza de espécies

Nossos resultados mostraram diferenças na relação entre diversidade funcional e riqueza de espécies de acordo com o tipo de ambiente (floresta ou pasto). No ambiente de pasto, a relação entre diversidade funcional e o número de espécies é muito mais acentuada que no ambiente de floresta. Tais resultados condicionam em implicações a respeito do funcionamento ecossistêmico de cada ambiente, uma vez que no pasto a redundância funcional é bem menor que na floresta, devido à baixa riqueza de espécies. Esses resultados indicam que no sudoeste da Amazônia brasileira, a conversão de áreas de floresta em pasto traz consequências não só na perda da diversidade de espécies, mas também perdas funcionais, uma vez que o modelo mostra que a menor riqueza nesse ambiente ocasiona baixa redundância funcional, tornando as espécies funcionalmente únicas. A redundância funcional é estritamente importante, pois está relacionada com a estabilidade das comunidades ecológicas (Naeem et al. 2002), quanto maior a redundância funcional, maior é a possibilidade do ecossistema se recuperar de extinções aleatórias ou perturbações que conduzem a perda de espécies, sem que necessariamente ocorra a perda de tipos funcionais (Naeem et al. 1994, Naeem et al. 1995, Fonseca & Ganade 2001).

Enquanto isso, a alta diversidade de espécies de formigas em florestas tropicais conduz a uma alta redundância funcional para as assembleias de formigas. Como reportado acima, a redundância funcional além de ser importante fator na manutenção das funções ecológicas, também indica a existência de filtros ambientais atuando em comunidades ecológicas (Del Toro et al. 2015), como resultado de similaridade funcional de espécies selecionadas do conjunto regional. É de extrema relevância compreender as regras de montagem das assembleias de formigas, uma vez que se a redundância funcional está atuando entre as espécies de formigas co-ocorrentes, estas podem vir a resistir caso ocorram perturbações na floresta. Mesmo que em tais perturbações, uma espécie venha a ser localmente extinta, sua função ecológica pode não ser totalmente perdida, uma vez que há outras espécies que podem exercer a sua função (Naeem et al. 2002, Del Toro et al 2015).

Mudanças abruptas ocasionadas pelas modificações quanto ao uso da terra podem fazer com que uma assembleia de formigas que possui espécies com alta similaridade de nichos ocasionada por filtros ambientais tenham consubstancialmente alteradas a sua organização funcional.

5. CONCLUSÃO

Os resultados desse estudo trazem informações importantes sobre os mecanismos de coexistência de espécies de formigas que habitam os ambientes de floresta e pasto, agregando conhecimento sobre a forma do recrutamento das espécies encontradas sobre os tipos de recursos ofertados, bem como a relação da diversidade funcional com a riqueza de espécies. Demostramos que as espécies de formigas recrutaram mais em iscas de sal, determinando uma maior limitação desse recurso pelas espécies de formigas que habitam o ambiente de floresta e pasto. Embora o ambiente de floresta e pasto representem espectros de condições físicas muito distintas, e diferenças no tamanho das estruturas morfológicas entre as espécies de formiga dos dois ambientes, os dois ambientes apresentam alta sobreposição de nicho quanto ao uso do recurso.

Na floresta, a filtragem de nicho se apresentou como mecanismo responsável pela a coexistência de espécies de formigas. Tal papel da filtragem de nicho na estrutura da assembleia de formigas da floresta é corroborado pela relação pouco acentuada entre a diversidade funcional de espécies e o número de espécies de formigas neste ambiente. Uma vez que as mudanças antrópicas acarretam em modificações no uso da terra, a conversão de florestas em pastagens no estado do Acre tem sido um grave problema ambiental. A relação acentuada entre diversidade funcional e número de espécies no ambiente de pasto demonstra a magnitude da perda funcional proporcionada pela conversão de florestas em pastagens no sudoeste da Amazônia brasileira.

Nosso estudo demonstra pela primeira vez o papel relativo dos processos envolvidos na estrutura das assembleias de formigas de dois ambientes contrastantes. Entretanto, para um entendimento mais acurado sobre a montagem das assembleias de formigas é necessário verificar quais variáveis ambientais estão agindo como filtros sob as espécies de formigas de uma região, possibilitando ou não a ocorrência destas em escala local nas assembleias.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

As referências, bem como as citações, estão de acordo com as normas do periódico *Austral Ecology*.

- Andersen A. N. (1983) Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Aust. J. Ecol.* **8**, 127–37.
- Andersen A. N. (2008) Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecol.* **33**, 211–20.
- Araújo E. A., Ker J. C., Mendonça E. S., Silva I. R. & Oliveira E. K. (2011) Impacto da conversão florestal – pastagem nos estoques e na dinâmica do carbono e substâncias húmicas do solo no bioma Amazônico. *A. Amazonica* **41**, 103–14.
- Araújo E. A. & Lani J. L. (2012) *Uso sustentável de ecossistemas de pastagens cultivadas na Amazônia Ocidental, Zoneamento ecológico- econômico. fase II, escala 1:250.000.* Sema, Rio Branco.
- Arnan X., Gaucherel C. & Andersen A. N. (2011) Dominance and species co-occurrence in highly diverse ant communities: a test of the interstitial hypothesis and discovery of a three- tiered competition cascade. *Oecologia* **166**, 783–94.
- Arnan X., Cerdá X. & Retana J. (2014) Ant functional responses along environmental gradients. *Jour. A. Ecol.* **83**, 1398–408.
- Baccaro F. B., Feitosa R. M., Fernandez F., Fernandes I. O., Izzo T. J., Souza J. L. P. & Solar R. (2015) Chave para as subfamílias e gêneros de formigas do Brasil. In: *Guia para os gêneros de formigas do Brasil.* (eds. F. B. Baccaro, R. M. Feitosa, F. Fernandez, I. O. Fernandes, T. J. Izzo, J. L. P. Souza & R. Solar), pp 25–114, Inpa, Manaus.
- Bates D., Mächler M., Balkler B. & Walker S. C. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Jour. S. Soft.* **67**, 1–48.
- Bihn J. H., Gebauer G. & Brandl R. (2010) Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* **91**, 782–92.
- Bishop T. R., Robertson M. P., Rensburg B. J. V. & Parr C. L. (2015) Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *J. Biog.* **42**, 1776–86.
- Blüthgen N. & Feldhaar H. (2010) Food and shelter: How resources influence ant ecology. In: *Ant Ecology* (eds. L. Lach, C. L. Parr & K. L. Abbott), pp 115–136, Oxford University Press, New York.
- Cain M. L., Bowman W. D & Hacker S. D. (2011) *Ecologia.* Artmed, Porto Alegre.
- Cerdá X., Arnan X. & Retana J. (2013) Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera : Formicidae) ecology? *Myrmecol. News* **18**, 131–47.
- Cemaden (2016) Panorama hídrico no estado do Acre: diagnóstico, perspectivas e impactos potenciais relacionados à situação de seca. Cemaden, São José dos Campos.

- 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, UK.
- Daly D. C., Silveira M. (2008) *Primeiro catálogo da flora do Acre, Brasil/ First catalogue of flora of Acre, Brazil*. Edufac, Rio Branco.
- Davidson E. A., De Araújo A. C., Artaxo P., Balch J. K., Brown I. F., Bustamante M. M. C., Coe M. T., DeFries R. S., Keller M., Longo M., Munger J. W., Schroeder W., Soares-Filho B. S., Júnior C. M. S. & Wosfy S. C. (2012) The Amazon basin in transition. *Nature* **481**, 321–28.
- Debastiani V. J. (2013) SYNCSA – Analysis of functional and phylogenetic patterns in metacommunities. Cited 19 Jun 2017. Available from <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/SYNCSA.html>>.
- Dejean A., Céréghino R., Leponce M., Rossi V., Roux O., Compen A., Delabie J. H. C. & Corbara B. (2015) The fire ant *Solenopsis saevissima* and habitat disturbance alter ant communities. *Biol. Cons.* **187**, 145–53.
- Del Toro I., Ribbons R. R. & Pelini S. L. (2012) The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News* **17**, 133–46.
- Del Toro I., Silva R. R. & Ellison A. M. (2015) Predicted impacts of climatic change on ant functional diversity and distributions in eastern North American forests. *Diversity and Distributions* **21**, 781–91.
- Dormann C. F., Gruber B. & Fruend J. (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News.* **8**, 8–11.
- Douglas M. E. & Endler J. A. (1982) Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *Jour. Theo. Biol.* **99**, 695–777.
- Duarte A. F. (2005) Variabilidade e tendência das chuvas em Rio Branco, Acre, Brasil. *Rev. Bras. Meteo.* **20**, 37–42.
- Fearnside P. M. (2005) Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e consequências. *Megadiversidade* **1**, 113 – 23.
- Fonseca C. R. & Ganade G. (2001) Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.* **89**, 118–25.
- Fowler D., Lessard J. P & Sanders N. J. (2013) Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *J. Anim. Ecol.* **83**, 943–52.
- Gotelli N. J. (2000) Null models analyses of species co-occurrence patterns. *Ecology* **81**, 2606–21.
- Gotelli N. J & Entsminger G. L. (2004) Eco sim: null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho, VT. Cited 17 jan 2016. Available from <<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>>.

- Gotelli N. J., Hart E. M. & Ellison A. M. (2015) EcoSimR: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. Cited 01 Jun 2017. Available from: <<http://github.com/gotellilab/EcoSimRdoi:10.5281/zenodo.16522>>.
- Giacomini H. C. (2007) Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia* **11**, 521–43.
- Hernández L. M. A., Todd E. V., Miller G. A. & Frederickson M. E. (2012) Salt intake in Amazonian ants: too much of a good thing? *Ins. Soc.* **59**, 425–32.
- Hillebrand H. & Blenckner T. (2002) Regional and local impact on species diversity—from pattern to processes. *Oecologia* **132**, 479–91.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. (2009) *The super-organism: The beauty, elegance and strangeness of insect societies*. W. W. Norton & Company, New York.
- Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spri. Harb. Symp. Quant. Biol.* **22**, 415–29.
- Imazon (2010) *A atividade madeireira na Amazônia brasileira: produção, receita e mercados. Serviço Florestal brasileiro, Instituto do homem e meio ambiente*. Imazon, Bélem.
- Instituto Nacional de Meteorologia – INMET (2015) Banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa (BDMEP) – dados históricos. Cited in 10 de Julho de 2017. Available from <<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>>.
- Johnson R. A. & Cover S. P. (2015) A taxonomic revision of the seed – harvester and genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) on Hispaniola. *Zootaxa* **39721**, 19.
- Kaspari, M. & Weiser M. D. (1999). The size – grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Func. Ecol.* **13**, 530–38.
- Kaspari M., Yanoviak S. P. & Dudley R. (2008) On the biogeograph of salt limitation: a study of ant communities. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **105**, 17848–851.
- Kaspari M., Yanoviak S. P., Dudley R., Yuan M. & Clay N. A. (2009) Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in a inland tropical rainforest. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **106**, 19405–409.
- Lewins S. L., Brando P. M., Phillips O. L. Heijden G. M. F. & Nepstad D. (2011) The 2010 Amazon drought. *Science* **331**, 554..
- Medeiros H., Castro W., Salimon C., Brasil da Silva I. & Silveira M. (2013) Tree mortality, recruitment and growth in a bamboo dominated forest fragment in southwestern Amazonia, Brazil. *Biota Neotropica* **13**, 29–34.
- Moskowitz H., Zlotken E. & Gordon D. (1991) Solubilization and characterization of the insect neuronal sodium channel. *Neuros. lett.* **124**, 148–52.
- Naeem S., Thompson L. J., Lawler S. P., Lawton J. H. & Woodfin R. M. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368**, 734–37.
- Naeem S., Lindsley J.T., Lawler S. P., Lawton J. H. & Woodfin R. M. (1995) Empirical

evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Phil. Trans. Roy. Soci. Lon. B* **347**, 249–62.

- Naeem S., Loreau M. & Inchausti P. (2002) Biodiversity and ecosystem functioning: the emerge of a synthetic ecological framework. In: *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. (eds. M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti), pp 3–11, Oxford University York.
- Nakamura A., Proctor H. & Catterall P. C. (2003) Using soil and litter arthropods to assess the states of rainforest restoration. *Ecol. Manag. Restor.* **4**(supplement) S20–S28.
- Nakamura A., Catterall C. P., House A. P. N., Kitching R. L. & Burwill C. J. (2007) The use of ants and other soil and litter arthropods as bio – indicators of the impacts of rainforest clearing and subsequent land use. *J. Ins. Conserv.* **11**, 177–86.
- Odum E. P. & Barret G. W. (2007) *Fundamentos de Ecologia*. Cengage Learning, São Paulo.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens H. H., Szoecs E., & Wagner H. (2017) Vegan: Community Ecology Package, version 2.4-3. Cited 10 Jun 2017. Available from <<http://cran.r-project.org>>, <<http://github.com/vegandevs/vegan>>.
- Philpott S. M., Perfecto I., Arnambrecht I. & Parr C. L. (2010) Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. In: *Ant ecology* (eds. L. Lach, C. L. Parr & K. L. Abbott), pp 137–156, Oxford University Press, New York.
- Pianka E. R. (1973) The structure of lizard communities. *An. Rev. Ecol. Syst.* **4**, 53–74.
- PBMC (2014) Base climática das mudanças climáticas. Contribuição do grupo de trabalho 1 do Painel de Mudanças Climáticas ao primeiro relatório da avaliação nacional sobre mudanças climáticas (eds. T. Ambrizzi & M. Araújo), pp 464, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.
- R Development Core Team (2015). A language and environment for statistical computing. The R project for statistical computing. Cited 15 Nov 2015. Available from <<http://www.R-project.org/>>.
- Rao, C. R. (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: unified approach. *Theo. Popul. Biol.* **21**, 24–43.
- Resasco J., Porter S. D., Sanders N. J. & Levey D. J. (2014) Assessing the effects of sodium on fire ant foraging in the field and cold growth in the laboratory. *Ecol. Entomol.* **39**, 267–71.
- Ricklefs R. E. & Schluter D. (1995) Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. *Madroño* **42**, 523–25.
- Ribas C. R. & Schoereder J. H. (2002) Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* **131**, 606–61.
- Ribas C. R., Schoereder J. H., Pic M. & Soares S. M. (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol.* **28**, 305–14.

- Salimon C. I., Victoria R. L., Brown I. F., Stone T. & Davidson E. A. (2003) Mudança de cobertura da terra e fluxo de CO₂ do solo para atmosfera na Amazônia sul ocidental. *In: Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*. pp 699–705. Anais, Belo Horizonte: INPE.
- Schmidt F. A., Schoereder J. H., Caetano M. D. N. (2017) Ant assemblage and morphological traits differ in response to soil compaction. *Ins. Soc.* **64**, 219–25.
- Schofield S. F., Bishop T. R. & Parr C. L. (2016) Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes. *Myrmecol. News* **23**, 129–37.
- Silva R. R. & Brandão C. R. F. (2010) Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecol. Soc. Ame.* **80**, 107–24.
- Silva R. R. & Brandão C. R. F. (2014) Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *PLOS ONE* **9**.
- Sobral F. L. & Cianciaruso M. V. (2012) Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (Re)Montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Biosci. J.* **28**, 617–31.
- Stallard R. F. & Edmond J. M. (1981) Geochemistry of the amazon precipitation chemistry and the marine contribution to the dissolved load at the time of peak discharge. *J. Geo. Res.* **86**, 9844–858.
- Stein A., Gerstner k. & Kreft H. (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxon biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* **17**, 899–80.
- Stone L. & Roberts A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**, 74–79.
- Wiescher P. T., Pearce-Duvel J. M. C. & Feener D. H. (2012) Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia* **160**, 1063–74.
- Winemiller, K. O. & Pianka E. R. (1990) Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol. Monographs.* **60**, 27–55.