



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia



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

**ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE FORMIGAS EM SAVANAS
ARBÓREAS TROPICAIS: UM TESTE DA GENERALIDADE DE
PADRÕES ECOLÓGICOS CONTRASTANDO BRASIL E AUSTRÁLIA**

Ricardo Ildefonso de Campos

2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Ricardo Ildelfonso de Campos

**ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE FORMIGAS EM SAVANAS
ARBÓREAS TROPICAIS: UM TESTE DA GENERALIDADE DE
PADRÕES ECOLÓGICOS CONTRASTANDO BRASIL E AUSTRÁLIA**

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

Orientador

Prof. Dr. Heraldo L. Vasconcelos

Co-orientador

Prof. Dr. Alan N. Andersen

UBERLÂNDIA
Fevereiro - 2009

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

- C198e Campos, Ricardo Ildfonso de, 1978-
Estrutura de comunidades de formigas em savanas arbóreas tropicais : um teste da generalidade de padrões ecológicos contrastando Brasil e Austrália / Ricardo Ildfonso de Campos –2009.
134 f. : il.
Orientador: Heraldo L. Vasconcelos.
Co-orientador: Alan N. Andersen.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.
1. Formiga - Ecologia - Teses. I. Vasconcelos, Heraldo Luís de. II. Andersen, Alan N. III. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós- Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. IV. Título.

CDU: 595.796-155.3

**ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE FORMIGAS EM SAVANAS ARBÓREAS
TROPICAIS: UM TESTE DA GENERALIDADE DE PADRÕES ECOLÓGICOS
CONTRASTANDO BRASIL E AUSTRÁLIA**

Doutorando: Ricardo Ildefonso de Campos

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

Tese aprovada em 26/02/2009

Banca examinadora:

Prof. Dr. José Henrique Schoereder: _____

Prof. Dr. Mário Almeida Neto: _____

Prof^a. Dr^a. Tatiana Garabini Cornelissen: _____

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira: _____

Prof. Dr. Heraldo Luís Vasconcelos: _____

UBERLÂNDIA
Fevereiro - 2009

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao meu orientador Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos pela paciência, dedicação, amizade e ensinamentos que foram de fundamental importância para a realização do trabalho. Não esquecendo o meu co-orientador Dr. Alan N. Andersen pelas correções e também pela possibilidade de estágio de um ano no CSIRO - Tropical Ecosystems Research Centre (TERC) em Darwin – NT, Austrália. Agradeço ao Alan também pela receptividade e pelo grande apoio em todos os sentidos durante minha estadia na Austrália. Também agradeço de coração a minha mãe Maria Aparecida Leal da Silva, ao meu pai Geraldo Ildefonso de Campos e ao meu irmão Geraldo Ildefonso de Campos Filho por todo amor e dedicação dados a mim em toda época do doutorado. Gostaria de agradecer também ao meu amor atual Marina Barbosa Cotan pela paciência, ajuda com as referências e também todos os momentos felizes que passamos juntos no meu último ano de doutorado.

Agradeço de coração a todos os meus amigos que integraram as equipes de coleta de dados em campo na fase brasileira e também na fase australiana. São eles: fase brasileira: Inácio Melo, Yukio Miwa, Ludmila Capingote, Felipe Grespan, Caue Thomé Lopes; fase australiana: Clemance Goyens, Pierre de Macedo, Sandra Bernard, Jeremy Goffiner e Davide Ascioi. Gostaria de agradecer em especial a Tiago Luiz Massochini Frizzo e Kelly Cordeiro Spina pelo grande apoio nas coletas, triagem e identificação do material durante todo o desenvolvimento do trabalho.

A todos os amigos do LEIS pela paciência e companhia em laboratório e também nos butecos. Sem esquecer é claro aos meus camaradas da república no Brasil Alexandre Gabriel Franchin, Ronan Caldeira Costa e Caue Thomé Lopes e meu grande amigo australiano Andrew White, pelas baladas, risadas e momentos de descontração

que juntamente a todos meus amigos da Ecologia foram também decisivos para a realização deste trabalho.

Gostaria também de agradecer as entidades que tiveram grande importância para o desenvolvimento da pesquisa. São elas: o Agencia Ambiental de Goiás e Universidade Federal de Uberlândia pela permissão de coleta e pela estrutura oferecida no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas e na Estação Ecológica do Panga respectivamente; a FAPEMIG pela bolsa de doutorado e a CAPES pela bolsa de doutorado sanduíche; a FAPEMIG e ao TERC pelo financiamento a pesquisa; ao Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (LEIS/UFU) e novamente ao TERC pelo apoio financeiro, logístico por todo apoio relacionado a triagem e identificação do material biológico; ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais pela possibilidade de realização do curso de doutorado;

A outros colaboradores, gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Glein Monteiro de Araújo (UFU) e Jon Schatz (TERC) pela identificação das espécies de plantas no Brasil e na Austrália respectivamente.

Agradeço também a todos que, não foram citados e que de uma forma ou de outra me ajudaram a cumprir mais essa meta em minha vida.

Resumo

Campos, R. I. 2009. Estrutura de comunidades de formigas em savanas arbóreas tropicais: um teste da generalidade de padrões ecológicos contrastando Brasil e Austrália. Tese de doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia – MG. 134p.

O objetivo da presente tese foi comparar a estrutura de comunidades de formigas da savana brasileira (cerrado) com a savana australiana. As coletas de dados foram realizadas em oito transectos, sendo quatro localizados na savana arbórea australiana (em áreas próximas a cidade de Darwin-NT) e quatro na savana arbórea brasileira (ao redor das cidades de Uberlândia-MG e Caldas Novas-GO). A riqueza, abundância, composição, grau de dominância e co-ocorrência de espécies de formigas foram acessadas por meio de armadilhas do tipo pitfall e iscas atrativas de mel e sardinha. No total foram amostradas 1280 armadilhas pitfall e 640 iscas atrativas em 160 “árvores” (estações de coleta contendo quatro armadilhas pitfall e duas iscas colocadas no chão e quatro armadilhas pitfall e duas iscas colocadas na árvore). Para medir a influência da escala espacial de amostragem, os dados de riqueza e troca de espécies de formigas foram calculados em três diferentes escalas espaciais separadamente para a Austrália e para o Brasil: pitfall dentro de “árvore”, “árvore” dentro do transecto e transectos dentro das savanas. A composição de espécies das savanas estudadas foi bem semelhante ao nível de subfamília, apesar de um baixo número de gêneros e espécies comuns. A abundância total de formigas foi quase três vezes maior na Austrália do que no Brasil, mas o número total de espécies foi bem maior no Brasil (150 espécies) do que na Austrália (93 espécies). A riqueza média de espécies foi similar em escalas pequenas (pitfall), porém foi maior no Brasil do que na Austrália em escalas maiores (árvore e transecto). Nas savanas da Austrália e em menor grau nas do Brasil, a fauna de formigas de vegetação é um subconjunto da fauna de solo. Porém, enquanto na savana australiana a abundância de formigas de vegetação relaciona-se positivamente com a abundância de formigas no solo, mas não há essa mesma relação com a riqueza, na savana brasileira essa relação existe com a riqueza, mas não com a abundância. A competição interespecífica se mostrou mais importante na estruturação da assembléia de formigas da savana australiana do que da savana brasileira independente do estrato de forrageamento das formigas. Foi também observado que a competição se mostrou relativamente mais importante no habitat de solo do que na vegetação independente do país. Finalmente, foi encontrado que independente do estrato de forrageamento houve uma maior riqueza e abundância de formigas e um maior grau de dominância em iscas ricas em N do que iscas ricas em CHO. De forma geral foi concluído aqui que a escala espacial de amostragem pode ser extremamente importante nas conclusões sobre padrões gerais de diversidade de espécies entre áreas geograficamente isoladas, enfatizando a importância de fatores agindo em escala regional. Além disso, foi observado que a competição é sim um importante fator de estruturação da fauna de formigas em savanas, porém outros fatores tais como história evolutiva das espécies, preferência de habitat e fatores estocásticos de extinção e colonização devem ser levados em consideração para explicar a organização de comunidades em savanas tropicais.

Palavras-chave: riqueza, abundância, composição, competição interespecífica, dominância, biogeografia, preferência alimentar, modelos nulos, co-ocorrência de espécies.

Abstract

Campos, R. I. 2009. Ant community structure in Neotropical savannas: a test of generality contrasting Brazil and Australia. Ph. D. Thesis. UFU. Uberlândia-MG, Brazil. 134p.

The aim of this study was to compare ant community structure between the savannas of Brazil and Australia. The study was conducted in woodland savanna areas nearby Darwin, in northern Australia, and Uberlândia and Caldas Novas in central Brazil. The sampling design consisted of eight 400 m line transects, four in each continent, with eight pitfall traps and four baits located on and around each of 20 trees evenly spaced along each transect. Ant richness and species turnover were compared at three spatial scales: pitfalls associated with a tree, trees within a transect, and transects within a savanna. The composition of the Australian and Brazilian savanna ant faunas was broadly similar at the sub-family level, despite the very low proportion of shared genera and species. Overall ant abundance was almost three times higher in Australia than in Brazil, both on the ground and on vegetation, but overall species richness was higher in Brazil (150 species) than in Australia (93). Species richness was similar at very small (pitfall trap) scales, but was increasingly higher in Brazil with increasing spatial scale. In the Australian savanna and, to a lower extent, in the Brazilian savanna the ant assemblage from the trees was a nested subset of the ground ant assemblage. However, while in Australia there was a positive relationship between tree and ground ant abundance, but not for ant richness, the same relationship was found for ant richness, but not for ant abundance, in the Brazilian savanna. Interspecific competition was relatively more important for the ant community structure of the Australian savanna than for the Brazilian savannas, regardless of the nesting/foraging stratum. Also, interspecific competition was relatively more important in structuring soil than compared to the tree assemblages. Finally it was found that there were greater ant richness, abundance and dominance at nitrogen-rich baits than at carbohydrate-rich baits for both soil and tree ant assemblages. My study revealed scale-dependent differences in species richness and species turnover for savanna ant assemblages in Australia and Brazil. This further underlines the importance of biogeographical context when analyzing ant communities and also highlights the importance of processes acting at regional scales in determining species richness in ant communities. I also concluded that interspecific competition is an important force in structuring the savanna ant community but other factors such as evolutionary history, habitat preferences and stochastic events may also play an important role in the organization of the savanna ant community.

Key-words: richness, abundance, composition, interspecific competition, dominance, biogeography, dietary preferences, null models, species co-occurrence.

Sumário

Capa.....	i
Folha de rosto.....	ii
Folha de aprovação.....	iii
Agradecimentos.....	iv
Resumo.....	vi
Abstract.....	vii
Sumário.....	viii
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
Referências bibliográficas.....	07
CAPÍTULO 1.....	12
Introdução.....	14
Material e métodos.....	16
Resultados.....	23
Discussão.....	32
Referências bibliográficas.....	39
CAPÍTULO 2.....	45
Introdução.....	46
Material e métodos.....	48
Resultados.....	51
Discussão.....	58
Referências bibliográficas.....	67
CAPÍTULO 3.....	72
Introdução.....	73
Material e métodos.....	77
Resultados.....	85
Discussão.....	89
Referências bibliográficas.....	95
CAPÍTULO 4.....	100
Introdução.....	101
Material e métodos.....	104
Resultados.....	107
Discussão.....	120
Referências bibliográficas.....	127
Conclusões gerais.....	131
Referências bibliográficas.....	134

Introdução geral

Uma questão ainda muito debatida atualmente é se existem padrões gerais em ecologia (Lawton 1999, Hillebrand 2004, Lange 2005, O'Hara 2005). Muitos trabalhos ecológicos falham em delimitar a generalidade dos padrões encontrados devido principalmente ao grande número de variáveis envolvidas (Lawton 1999). Um bom exemplo disso é uma das teorias mais aceitas dentro da ecologia atual, a teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur e Wilson 1967). Até a premissa mais simples dessa teoria, que sugere que ilhas maiores irão suportar um maior número de espécies, pode não ser corroborada se não for levado em consideração o número e a heterogeneidade de habitats presentes na ilha (Simberloff 1976). Fatores como o grande número de trabalhos conduzidos em escala única e a falta de padronização de metodologias são também citados entre os principais responsáveis pela ausência de padrões gerais em ecologia ou pela falha em detectados (Lawton 1999).

Outro fator comumente citado como um dos responsáveis pela dificuldade no encontro de padrões gerais em ecologia é a escala espacial de amostragem (Lawton 1999, Menke et al. 2009). Processos e padrões ecológicos são dependentes de escala (Wiens, 1989, Levin 1992), sendo que muitos trabalhos falham em delimitar a generalidade dos padrões encontrados devido principalmente à escala espacial de amostragem analisada (Lawton 1999). Muitas vezes, os fatores que determinam o número de espécies em escala local e regional são completamente diferentes (Ricklefs 1987). Para formigas vários trabalhos abordam a importância da escala espacial sobre a estruturação da comunidade (Albrecht e Gotelli 2002; Sanders et al. 2007, Spiesman e Cumming 2008). O efeito da escala espacial sobre comunidades de formigas pode influenciar padrões de diversidade de espécies (Leponce et al. 2004), partição de nicho (Albrecht e Gotelli 2002), e padrões de co-ocorrência e de distribuição de espécies (Sanders et al. 2007, Menke et al. 2009).

Também diretamente dependentes da escala espacial de amostragem, se encontram três das medidas mais utilizadas em ecologia: diversidade α , β e γ . A diversidade α , também conhecida como diversidade local, nada mais é do que o número de espécies de um determinado local em uma escala espacial pequena (onde todas as espécies da comunidade poderiam se encontrar; Begon et al. 2006). Por outro lado, a diversidade β , que é também conhecida como riqueza entre comunidades, tem por objetivo descrever a troca de espécies entre dois ou mais locais (Magurran 1988). Assim, a relação entre essas duas medidas se dá quando o objetivo de estudo é investigar a diversidade total de espécies em escalas maiores, ou seja, abrangendo duas ou mais localidades (diversidade γ ou regional). Assim, quando a diversidade β é igual a zero (nenhuma espécie diferente entre dois ou mais locais), a diversidade α (local) é igual a diversidade γ (regional). Essas medidas de diversidade são essenciais aqui, pois serão abordadas no presente estudo as diferenças na diversidade α , β e γ da comunidade de formigas entre as savanas da Austrália e do Brasil.

Os fatores determinantes da coexistência de espécies em habitats muito diversos também pode ser considerado como um dos assuntos mais debatidos dentro da ecologia teórica (Diamond 1975, Stone e Roberts 1990, Tobin 1997, Blüthgen et al. 2004, Parr 2008). Existem duas linhas de pensamento principais sobre qual é a força primária na estruturação das comunidades com alta diversidade: interações bióticas (principalmente competição) ou respostas individuais das espécies às condições ambientais (Weins 1984, Ribas e Schoereder 2002). Para formigas, apesar de existirem trabalhos em desacordo (revisão em Ribas e Schoereder 2002), existe um grande consenso da importância da competição na estruturação da comunidade (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Hölldobler e Wilson 1990, Albrecht e Gotelli 2001). Trabalhos abordando diferentes assuntos, tais como hierarquia de dominâncias (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Davidson 1998),

mosaicos (Majer et al 1994, Djieto-Lordon e Dejean 1999), e partição de recursos (Herbers 1989, Albrecht e Gotelli 2001) são exemplos da importância da competição para assembléias de formigas.

Quatro fatores podem ser apontados como principais na determinação do número de espécies de formigas que podem co-existir em assembléias estruturadas por competição (Schoener 1974). Primeiramente, a especialização de habitats pode influenciar significativamente a estruturação das comunidades (Davidson 1977, Lynch 1981, Yanoviak e Kaspari 2000, Vasconcelos e Vilhena 2006). Em segundo lugar, diferenças na preferência alimentar podem diminuir a sobreposição de nichos agindo como fator positivo para o aumento da riqueza de espécies (Yanoviak e Kaspari 2000). Em terceiro, a diferenciação do nicho temporal, determinada principalmente pela diferenciação do horário de atividade das espécies possui também um importante papel (Albrecht e Gotelli 2001). Finalmente, o comportamento de forrageamento, determinado principalmente por hierarquias de dominância (Davidson 1998), pode permitir que espécies possam forragear no mesmo local, sobre o mesmo recurso, na mesma hora, aumentando assim a riqueza local (Savolainen e Vepsäläinen 1988).

A especialização de habitats pode influenciar significativamente a estruturação das comunidades de formigas (Davidson 1977, Lynch 1981, Brühl et al. 1998, Yanoviak e Kaspari 2000, Vasconcelos e Vilhena 2006). As formigas ocupam três ambientes principais: a serapilheira, o solo e as árvores, sendo que em cada um desses habitats existe uma grande variedade de locais de nidificação que podem ser utilizados (Hölldobler e Wilson 1990). Dessa forma, boa parte da especialização de habitats se dá através da partição vertical das espécies. Em habitats mais heterogêneos (i.e., florestas tropicais), a comunidade de formigas pode ser claramente subdividida em terrestres e arbóreas, possuindo baixa sobreposição de fauna (Brühl et al. 1998). Para ambientes

savânicos, apesar da fauna possuir uma sobreposição relativamente alta, a abundância relativa das espécies indica uma clara partição da mirmecofauna entre solo e vegetação (Vasconcelos e Vilhena 2006, Andersen et al. 2006, Campos et al. 2008).

Assim como a especialização de habitats, a hierarquia de dominância entre espécies é apontada como um fator chave na estruturação das assembléias de formigas, podendo determinar mudanças na agressividade, preferência alimentar e horário de atividade das espécies (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Davidson 1998, Bestelmeyer 2000, Yanoviak e Kaspari 2000). De uma forma geral, as espécies de formigas podem ser classificadas em: 1 - agressivas obrigatórias ou dominantes, 2 - agressivas facultativas ou sub-dominantes e 3 - submissas (veja Davidson 1998, Yanoviak e Kaspari 2000 para detalhamento das classificações). As espécies de formigas numericamente e/ou comportamentalmente dominantes irão monopolizar o recurso principalmente em temperaturas favoráveis (não extremas, veja Bestelmeyer 2000). Em contraparte as formigas sub-dominantes e submissas são obrigadas a exercer três diferentes estratégias: 1 - encontrar o recurso rapidamente e removê-lo antes da chegada da espécie dominante (Davidson 1998); 2 - modificar o horário principal de atividade (Bestelmeyer 2000); e/ou 3 - modificar o item alimentar principal da dieta (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Davidson 1997, Kaspari e Yanoviak 2001). Dessa forma, o grau de incidência das espécies dominantes pode afetar a riqueza de espécies em assembléias de formigas (Andersen 1992, Parr et al. 2005).

Apesar da importância dos fatores apresentados acima para estruturação da comunidade de formigas, nenhum trabalho conseguiu levar em consideração todos eles simultaneamente para as mesmas assembléias. O presente trabalho teve como objetivo comparar a estrutura de comunidades de formigas da savana brasileira (Cerrado) com a savana australiana. Essa comparação é especialmente interessante, pois apesar das

similaridades no clima e estrutura da vegetação citadas acima, existe uma grande diferença taxonômica entre a fauna de formigas da região neotropical e a região indo-australiana (Bolton 1994). Assim, a priori, principalmente a nível taxonômico de gênero e espécies sabe-se que exista uma baixa similaridade entre a savana australiana e a savana brasileira (Andersen 1992, Silva et al. 2005, respectivamente). No entanto, nenhum trabalho abordou os possíveis fatores ecológicos e de história evolutiva que causaram essa grande diferença taxonômica entre ambas as savanas. Além disso, apesar da savana brasileira e australiana possuírem diferentes tipos de fitofisionomias dentro de seus domínios (Ribeiro e Walter 1998, Mott et al. 1985), ambas contêm a chamada savana arbórea, o que permitiu a comparação entre formigas de solo e vegetação. Os resultados desta tese terão implicações tanto teóricas quanto práticas já que um melhor entendimento dos fatores determinantes da estrutura de comunidades ecológicas (utilizando-se aqui formigas como um grupo indicador) poderá auxiliar-nos a determinar as conseqüências dos impactos humanos sobre os ecossistemas naturais.

A partir disso, foi feito no presente estudo um teste de generalidade de padrões em diferentes escalas espaciais. Assim, a importância dos fatores ecológicos na estruturação das assembléias de formigas foi testada tanto para a savana brasileira (cerrado) quanto para a savana australiana. Além disso, essa comparação sugere os fatores ecológicos e históricos que poderiam influenciar na diferenciação da fauna de formigas entre a savana brasileira e a savana australiana. Os objetivos gerais do presente estudo foram:

- 1 – Determinar se existe diferença na diversidade alfa e beta entre as savanas da Austrália e do Brasil e se a escala espacial de amostragem influencia esses padrões.

2 – Determinar se existe relação entre a fauna de formigas de solo e vegetação em ambas as savanas estudadas e se os eventuais padrões se repetem em diferentes escalas espaciais de amostragem.

3 – Determinar a importância da competição interespecífica na estruturação da assembléia de formigas na savana australiana e brasileira.

4 – Determinar as mudanças na diversidade e comportamento da assembléia de formigas causadas por diferenças nos habitats de solo e vegetação nas savanas da Austrália e do Brasil.

Referências Bibliográficas

- Albrecht, M. and N. J. Gotelli. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* **126**:134-141.
- Andersen, A. N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* **140**:401-420.
- Andersen, A. N., T. Hertog and J. C. Z. Woinarski. 2006. Long-term fire exclusion and ant community structure in an Australian tropical savanna: congruence with vegetation succession. *Journal of Biogeography* **33**: 823-832.
- Begon, M., C. R. Townsend and J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bestelmeyer, B. T. 2000. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* **69**:998-1009.
- Blüthgen, N., N. E. Stork and K. Fiedler. 2004. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* **106**:344-358.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts, USA.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam and K. E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **14**:285-297.

- Campos, R. I., C. T. Lopes, W. C. S. Magalhães and H. L. Vasconcelos. 2008. Estratificação vertical de formigas em cerrado sentido restrito no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas – GO. *Iheringia, Série Zoologia* **98**: 311-316.
- da Silva, R. R., C. R. F. Brandão, and R. Silvestre. 2004. Similarity between Cerrado localities in central and southeastern Brazil based on the dry season bait visitors ant fauna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **39**:191-199.
- Davidson, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* **58**:725-737.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* **61**:153-181.
- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* **23**:484-490.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M. L and J. M. Diamond, (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 342–444.
- Djipto-Lordon, C. and A. Dejean. 1999. Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**:219-225.
- Herbers, J. M. 1989. Community structure in north temperate ants: temporal and spatial variation. *Oecologia* **81**:201-211.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* **163**:192-211.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

- Kaspari, M. and S. P. Yanoviak. 2001. Bait use in tropical litter and canopy ants - Evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica* **33**:207-211.
- Lange, M. 2005. Ecological laws: what would they be and why would they matter? *Oikos* **110**:394-403.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**:177-192.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**:1943-1967.
- Leponce, M., L. Theunis, J. H. C. Delabie, and Y. Roisin. 2004. Scale dependence of diversity measures in a leaf-litter ant assemblage. *Ecography* **27**:253-267.
- Lynch, J. F. 1981. Seasonal, successional, and vertical segregation in a Maryland ant community. *Oikos* **37**:183-198.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Chapman and Hall, London. 179 p.
- Majer, J. D., J. H. C. Delabie and M. R. B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in brazilian cocoa farms. *Biotropica* **26**:73-83.
- Menke, S. B., D. A. Holway, R. N. Fisher, and W. Jetz. 2009. Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography* **18**:50-63.
- Mott, J. J., J. Williams, M. H. Andrew and A. N. Gillison 1985. Australia savanna ecosystems. In: Tothill J. C. and J. J. Mott, (eds.), *Ecology and Management of the World's Savanna*, Australian Academy of Science, Canberra, pp.56-82.
- O'Hara, R. B. 2005. The anarchist's guide to ecological theory. Or, we don't need no stinkin' laws. *Oikos* **110**:390-393.

- Parr, C. L. 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology* **77**:1191-1198.
- Parr, C. L., B. J. Sinclair, A. N. Andersen, K. J. Gaston and S. L. Chown. 2005. Constraint and competition in assemblages: A cross-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* **165**:481-494.
- Ribas, C. R. and J. H. Schoereder. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* **131**:606-611.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity - relative roles of local and regional processes. *Science* **235**:167-171.
- Ribeiro, J. F. and B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M. and S. P. Almeida, (eds.), *Cerrado ambiente e flora*, Brasília: Embrapa, pp.89-166.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, S. E. Wittman, J. S. Ratchford, A. M. Ellison, and E. S. Jules. 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography* **34**:1632-1641.
- Savolainen, R. and K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* **51**:135-155.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **174**: 27-37.
- Simberloff, D. 1976. Species Turnover and Equilibrium Island Biogeography. *Science* **194**:572-578.
- Spiesman, B. J., and G. S. Cumming. 2008. Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. *Landscape Ecology* **23**:313-325.

- Stone, L. and A. Roberts. 1990. The Checkerboard Score and Species Distributions. *Oecologia* **85**:74-79.
- Tobin, J. E. 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society* **105**:105-112.
- Vasconcelos, H. L. and J. M. S. Vilhena. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. *Biotropica* **38**:100-106.
- Weins, J. A. 1984. Resource systems, populations and communities. In: Price, P. W., Slobodchikoff, C. N. and W. N. Gaude, (eds.), *A new ecology: novel approaches to interactive systems*, Wiley, New York, pp. 397-436.
- Yanoviak, S. P. and M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* **89**:259- 266.

Capítulo 1

Multi-scale ant diversity in savanna woodlands: an inter-continental comparison

Abstract

This study examined scale-dependency in comparative ant species richness and turnover in savannas of Australia and Brazil, which are well-matched climatically but whose ant faunas have contrasting biogeographic origins. The study was conducted in woodland savanna areas near Darwin in northern Australia, and Uberlândia, in central Brazil. The sampling design consisted of eight 400 m line transects, four in each continent, with eight pitfall traps located on and around each of 20 trees evenly spaced along each transect. Ant richness and species turnover were compared at three spatial sampling scales: pitfalls associated with a tree, trees within a transect, and transects within a savanna. The composition of the Australian and Brazilian savanna ant faunas was broadly similar at the sub-family level, despite the very low proportion of shared genera and species. The ground and arboreal ant faunas were very distinct from each other in both savannas, but especially in Brazil. Overall ant abundance was almost three times higher in Australia than in Brazil, both on the ground and on vegetation, but overall species richness was far higher in Brazil (150 species) than in Australia (93). Species richness was similar at very small (pitfall trap) scales, but was increasingly higher in Brazil with increasing spatial scale. I attribute these scale-dependent intercontinental differences to biogeographical and historical factors in Brazil that have led to a large regional pool of species of rain forest origin. The results presented here underlines the importance of biogeographical context when conducting comparative analyses of community structure across biogeographical scales, and highlights the importance of process acting at regional scales in determining species richness in ant communities.

Key-words: richness, abundance, species turnover, spatial scale, biogeography

Resumo

O presente trabalho teve como objetivo determinar se existe diferença na riqueza, abundância e troca de espécies de formigas de solo e de vegetação entre a savana brasileira e a savana australiana. Além disso, foi determinado se eventuais diferenças nas diversidades alfa e beta entre a savana australiana e a savana brasileira dependem da escala espacial de amostragem. As coletas de dados foram realizadas em oito transectos, sendo quatro localizados na savana arbórea australiana (em áreas próximas a cidade de Darwin-NT) e quatro na savana arbórea brasileira (ao redor das cidades de Uberlândia-MG e Caldas Novas-GO). A riqueza, abundância e composição de espécies de formigas foram avaliadas por meio de armadilhas do tipo pitfall. No total foram amostradas 1280 armadilhas pitfall em 160 “árvores” (estações de coleta contendo quatro armadilhas pitfall no chão e quatro colocadas diretamente na árvore). Para medir a influência da escala espacial de amostragem, os dados de riqueza e troca de espécies de formigas foram calculados em três diferentes escalas espaciais separadamente para a Austrália e para o Brasil: pitfall dentro de “árvore”, “árvore” dentro do transecto e transectos dentro das savanas. A composição de espécies das savanas estudadas foi bem semelhante ao nível de subfamília, apesar de um baixo número de gêneros e espécies comuns. A abundância total de formigas foi quase três vezes maior na Austrália do que no Brasil, mas o número total de espécies foi bem maior no Brasil (150 espécies) do que na Austrália (93 espécies). A riqueza média de espécies foi similar em escalas pequenas (pitfall), porém foi maior no Brasil do que na Austrália em escalas maiores (árvore e transecto). Os resultados deste estudo demonstram que a escala espacial de amostragem pode ser extremamente importante nas conclusões sobre padrões gerais de diversidade de espécies entre áreas geograficamente isoladas, enfatizando a importância de fatores atuando em escala regional.

Palavras-chave: riqueza, abundância, troca de espécies, escala espacial, biogeografia.

Introduction

The effect of spatial scale on ecological patterns is a key issue in community ecology and biogeography, and studies comparing community structure at different spatial scales have made important contributions to ecological theory (Ricklefs 1987; Wiens 1989; Lawton 1999; Spiesman and Cumming 2008). The pervasiveness of scale-dependency (Wiens 1989) is a key factor limiting the generality of ecological patterns and processes (Lawton 1999). For example, it is particularly common for the factors controlling species diversity at local and regional scales to be quite different (Ricklefs 1987), so that comparative studies of species diversity can achieve different conclusions depending on the scale of analysis. Moreover, such comparative analyses are frequently confounded by the different scales at which species have been sampled. In order to develop a mechanistic understanding of the relative importance of different factors driving comparative species diversity, it is important to collect standardized data at comparable spatial scales, and to repeat this at different scales (Whittaker et al. 2001).

Several workers have noted the importance of spatial scale for ant communities (Lawton 1999; Parr et al. 2005; Spiesman and Cumming 2008), but there have been few studies purposely designed to investigate this. Here I report on such a study, which incorporates an inter-continental comparison between Australia and Brazil.

Ant diversity shows a strong latitudinal gradient globally, reaching a maximum in the tropics (Ward 2000). Most studies of tropical ant diversity have focused on rainforest, which supports a highly distinctive fauna both compositionally and functionally: local assemblages are exceptionally diverse, are highly segregated vertically, and contain few taxa from non-forest habitats (Wilson 1959; Brühl et al. 1998; Longino et al. 2002). However, the dominant tropical vegetation is savanna, characterized by a dominant herbaceous layer and sparse trees, whose open structure is driven by highly seasonal

rainfall and high rates of disturbance, especially by fire and grazing (Huntley and Walker 1982). Tropical savannas also possess very high ant diversity (Parr and Chown 2001; da Silva et al. 2004; Vasconcelos and Vilhena 2006), but the extent of vertical segregation varies markedly. Savannas in Australia and South Africa support few tree-nesting species, and the arboreal fauna is overwhelmingly dominated by ground-nesting species (Majer 1990; Parr and Chown 2001; Andersen et al. 2006). In contrast, Brazilian savannas (*cerrado*) support an exceptionally diverse specialist arboreal ant fauna, dominated by taxa of rain forest origin (Ribas et al. 2003; da Silva et al. 2004; Vasconcelos and Vilhena 2006; Campos et al. 2008).

The understanding of inter-continental patterns of savanna ant diversity is limited to these general findings, and, as is the case for most taxa, detailed comparisons are confounded by highly variable sampling methodology and intensity. A comparison of Brazilian and Australian savannas is especially interesting because they are located at similar latitudes, are very similar in size (*ca.* 2,000,000 km²), and experience comparable rainfall and temperature regimes (Mott et al. 1985; Oliveira and Marquis 2002). Conversely, their ant faunas have strikingly different biogeographic origins that reflect contrasting environments at the continental scale, and drive the distinct representation of arboreal species described above. A large proportion of the Australian savanna ant fauna (such as the genera *Iridomyrmex*, *Melophorus* and *Meranoplus*) is arid-adapted, derived from that continent's vast central arid zone (Andersen 2000), and very few taxa have originated from tropical forest, whose extent in Australia is extremely limited (Taylor 1972). In contrast, Brazilian savannas contain few arid zone taxa but very many derived from tropical forest (e.g. *Azteca*, *Cephalotes*, *Pseudomyrmex*; see Kempf 1972; Brown 2000), as a consequence of the proximity to the Amazonian Basin to the north and the Atlantic rain forest to the south and east. Such contemporary biogeography is also

reflected in the evolutionary histories of the two savannas, which were embedded in expansions and retractions of desert in Australia (Horton 1984) and rain forest in Brazil (Redford and Fonseca 1986).

Here I used standardized sampling methodology to compare ant species richness in Australian and Brazilian savanna ant communities, and to examine how this comparison varies with spatial scale. The specific aims of this paper are to: i) compare the extent of vertical segregation of ant communities between the two continents; ii) compare ant species richness and species turnover at multiple spatial scales; and iii) examine the extent to which intercontinental comparisons of ant diversity are scale-dependent.

Methods

Study area

The study was conducted near Darwin (12°24'S, 130°55'E) in northern Australia and Uberlândia (18°30'S, 45°40'W) in central Brazil. There were four Australian study sites: 1) a five ha savanna remnant located within the CSIRO Tropical Ecosystem Research Centre 15 km from central Darwin, representing re-growth from Cyclone Tracy in 1974 that had been very infrequently (about once every decade) burnt; 2) a similar cyclone re-growth area located 1 km from the first study site, that has been very frequently (almost annually) burnt; 3) a frequently burnt 'old growth' area located on a private land 50 km south of Darwin; 4) an infrequently burnt 'old growth' area located inside the Territory Wildlife Park (TWP), 12 km southeast of the third study site. The temperature in Darwin ranges from an overnight minimum of 15°C in winter to a daytime maximum of 35°C in summer, and mean annual rainfall is 1600 mm with around 80%

concentrated in the wet season between December and April. All study sites were dominated by *Eucalyptus tetradonta* and/or *E. miniata*, which together dominate much of the high rainfall savannas across northern Australia (Mott et al. 1985). The two frequently burnt sites have simplified vegetation structure, with a sparse mid-layer and low woody species richness (Table 1). The grass layer of these sites was dominated by the tall annual *Sarga intrans*, in contrast to the perennial *Heteropogon triticeus* at the two infrequently burnt sites.

In Brazil, the study was conducted in two preserved areas of *cerrado*: *Estação Ecológica do Panga*, located 30 km from Uberlândia and owned by the Federal University of Uberlândia; and *Parque Estadual da Serra de Caldas Novas* (PESCAN), state-owned and located in the southeast of Goiás State, 170 km from Uberlândia (Table 1). The regional climate is very similar to that of Darwin, with mean annual precipitation around 1500 mm, and rainfall concentrated in the summer wet season. Temperatures are also very similar, except that minimum overnight temperatures during the dry season are lower because of the lack of a coastal influence. The vegetation of both Brazilian sites is classified as *cerrado sentido restrito* (Ribeiro and Walter 1998). The physiognomy is quite different to that in Australia, with short, ‘crooked’ trees and higher woody species richness (Table 1, Figure 1). Both Brazilian areas have been burnt on average once every three years.

Table 1. Vegetation description, dominant tree species in the canopy, number of tree species by transect and geographic coordinates from the eight transects located four in the Brazilian savanna and four in the Australian savanna.

Country	Transect	Vegetation	Dominant species in the canopy	N°. of tree species (n=20)	Coordinates
Australia	1	Canopy approximately 15 m height with 15% of foliage cover.	<i>Eucalyptus tetrodonta</i>	9	12° 24' 38" S 130° 55' 19" L
Australia	2	Canopy approximately 12 m height with 15% of foliage cover.	<i>E. tetrodonta</i>	2	12° 24' 54" S 130° 55' 58" E
Australia	3	Canopy approximately 15 m height with 15% of foliage cover.	<i>E. miniata</i>	4	12° 40' 25" S 131° 4' 7" E
Australia	4	Canopy approximately 20 m height with 10% of foliage cover.	<i>E. tetrodonta/E. miniata.</i>	11	12° 42' 6" S 130° 58' 14" E
Brazil	1	Canopy approximately 5 m height with 15% of foliage cover.	several	12	19° 10' 01" S 48° 23' 20" W
Brazil	2	Canopy approximately 4 m height with 12% of foliage cover.	several	11	19° 10' 58" S 48° 23' 87" W
Brazil	3	Canopy approximately 4 m height with 10% of foliage cover.	several	13	17° 43' 75" S 48° 42' 23" W
Brazil	4	Canopy approximately 4 m height with 10% of foliage cover.	several	10	17° 43' 22" S 48° 42' 02" W



Figure 1. Photographs of representative vegetation of study sites in Australia (A, transect 2) and Brazil (B, transect 1).

Ant sampling

Ant sampling was conducted along four 400 m transects in each country, with one transect located in each of the four Australian sites, and two (spaced by 1 km) in each of the two Brazilian sites. Along each transect, the nearest tree taller than 2 m was located at each 20 m interval ($n = 20$ trees). Eight pitfall traps were established on and around each tree, four buried in the ground beneath the tree canopy and four fixed in the tree branches with masking tape, with traps spaced by at least 2 m. These eight traps will subsequently be referred to as a “tree” (Figure 2). Pitfall traps were 4-cm diameter plastic containers partially filled with water and detergent. For each set of four ground and arboreal traps, two had their inner rims smeared with sardine oil, and two with honey, as ant attractants. Each trap was kept open for a 48 h period. In total 1280 pitfalls were sampled on and around 160 trees. Ants were observed for 1 hour on each tree to identify which species nest arboreally.

Ants were sampled during November and December (early rainy season) of 2005 in Brazil and during the same months and season of 2006 in Australia. All ants collected in traps were sorted to species, and where possible named, with species nomenclature following Bolton (2003). Species that could not be confidently named were assigned voucher codes. Voucher specimens of all Australian species are held at the CSIRO Tropical Ecosystems Research Centre, and Brazilian species in the *Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais* of the Federal University of Uberlândia.

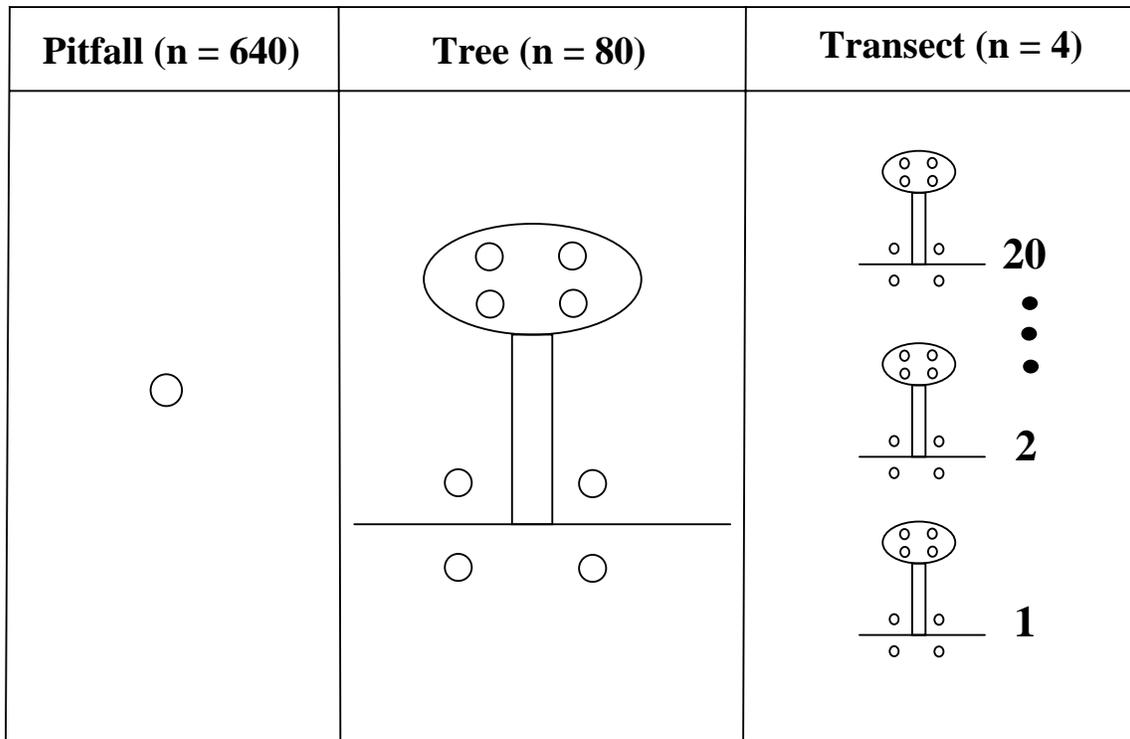


Figure 2. Diagram showing the three different spatial scales of sampling for comparing species richness between Australian and Brazilian savannas. In each savanna, ants were sampled in 640 pitfalls (scale 1); these pitfalls were grouped into 80 “trees” (eight in each tree: four in the ground and four in the tree - scale 2); and these “trees” were distributed in four line transects (20 trees by transect; scale 3).

Data analysis

Vertical segregation

The extent of vertical segregation (ground and arboreal) of ant species was investigated using multidimensional scaling (MDS) in two dimensions, on log-transformed species abundance data from ground and arboreal traps. MDS was based on a Bray-Curtis dissimilarity matrix, and performed using the software Systat 10 (SPSS 2000). The effect of stratum on the species composition was then assessed by MANOVA (Zar 1999) using the MDS axes as dependent variables. For this former test the “trees”

were considered as blocks to assess only the effect of stratum independent from the effect of plant species (for block designs see Clarke and Warwick 2001).

Species richness and species turnover

The comprehensiveness of my sampling protocol was evaluated by constructing two sample (pitfall trap)-based rarefaction curves (Gotelli and Colwell 2001) one for Australia and the other for Brazil (n = 640 pitfalls each), using EstimateS 7.5 (Colwell 2004). A t-test was used to compare mean ant abundance at the pitfall trap scale, and mean species richness at the pitfall, ‘tree’ and transect scales, between Australia and Brazil (Figure 2). The data were LOG (x + 1) transformed prior to analysis to meet the normality assumption.

For each country, species turnover was calculated based on the proportion of unique species within sampling units at each scale. At the pitfall trap scale (n = 640 pitfalls), the number of unique species (those occurring in a single trap) for each “tree” (n = 8 traps) was divided by the total number of species collected for the respective “tree”. Likewise at the scale of “tree” (n = 80 “trees”), the number of unique species (those occurring in a single “tree”) within each transect (n = 20 “trees”) was divided by the total number of species collected for the respective transect. Finally at the scale of transect (n = 4 transects), species turnover was calculated as the number of unique species per transect, divided by the total number of species recorded in each country. T-tests were used to compare mean species turnover at each scale between the Australian and Brazilian savannas (Figure 2). I based my species turnover calculations on unique species rather than using similarity indices (e.g. Sorensen and Jaccard) because unique species directly affect species accumulation across sampling units. Transects in the two countries showed different levels of geographic separation, ranging from 1-40 km in Australia, and

1- 130 km in Brazil. The extent to which species turnover was related to geographic separation was examined by calculating the proportion of unique species for each pair of transects in each country.

Results

Faunal composition

A total of, 185,334 ants representing 242 species, 48 genera and 7 subfamilies were collected in traps (Table 2). In Australia, the richest genera were *Monomorium* (13 species) and *Polyrhachis* (9), and in Brazil *Camponotus* (27 species) and *Pheidole* (23). Despite only eight genera co-occurring in Australia and Brazil (16%), the composition of the two faunas was extremely similar at the sub-family level when considering species richness (Figure 3A). In both cases, by far the richest sub-families were Myrmicinae and Formicinae, representing about one-half and one-quarter of total species respectively. However, there were very considerable differences when considering proportional abundance (Figure 3B). Behaviourally dominant dolichoderines were proportionally far more abundant (65% of all individuals) in Australia, with myrmicines being likewise in Brazil. These differences were accounted by four genera: *Iridomyrmex* and *Papyrius* (Dolichoderinae, with 38 and 27% of all individuals respectively) in Australia, and *Pheidole* and *Solenopsis* (Myrmicinae, with 41 and 25% of all individuals, respectively) in Brazil.

Table 2. Number of species within different ant genera collected in pitfalls buried in the ground and placed in trees in each savanna (Australian and Brazilian). Also shown is the number of species which have arboreal nests. Genera that are primarily of rain forest origin are indicated by an ‘f’ superscript.

Genera	Australia				Brazil			
	Ground	Tree	Total	Arboreal nests	Ground	Tree	Total	Arboreal nests
Dolichoderinae								
<i>Azteca</i> ^f					2	4	4	4
<i>Dolichoderus</i> ^f					1	2	3	2
<i>Dorymyrmex</i>					8	5	8	0
<i>Iridomyrmex</i>	5	5	5	0				
<i>Tapinoma</i>	2	2	2	0	0	1	1	1
<i>Papyrius</i>	2	2	2	0				
Ecitoninae								
<i>Labidus</i> ^f					1	0	1	0
Ectatominae								
<i>Ectatomma</i>					6	2	7	0
<i>Gnamptogenys</i> ^f					1	0	1	0
<i>Rhytidoponera</i>	6	1	6	0				
Formicinae								
<i>Brachymyrmex</i>					3	2	3	0
<i>Camponotus</i>	5	7	8	0	25	24	27	10
<i>Melophorus</i>	2	1	2	0				
<i>Oecophylla</i> ^f	1	1	1	1				
<i>Opisthopsis</i>	2	2	2	0				
<i>Paratrechina</i>	4	2	4	0	2	1	2	0
<i>Polyrhachis</i>	7	8	9	0				
Myrmicinae								
<i>Acromyrmex</i> ^f					2	1	2	0
<i>Atta</i> ^f					1	0	1	0
<i>Carebara</i> ^f	1	1	1	0				
<i>Cardiocondyla</i>	1	1	1	0				
<i>Cephalotes</i> ^f					4	7	8	8
<i>Crematogaster</i>	2	4	4	3	5	3	5	5
<i>Cyphomyrmex</i> ^f					2	0	2	0
<i>Hylomyrma</i> ^f					2	0	2	0
<i>Leptothorax</i> ^f					0	2	2	2
<i>Mycetophylax</i> ^f					1	0	1	0
<i>Meranoplus</i>	7	0	7	0				
<i>Monomorium</i>	13	9	13	0	1	1	1	0
<i>Myocepurus</i> ^f					3	1	3	0
<i>Ochetellus</i>	1	0	1	0				
<i>Oxyepoecus</i> ^f					1	0	1	0
<i>Pheidole</i>	8	2	8	0	22	6	23	0
<i>Pyramica</i> ^f					1	0	1	0
<i>Sericomyrmex</i> ^f					1	0	1	0
<i>Solenopsis</i>	5	1	5	0	7	3	7	0
<i>Tetramorium</i>	6	3	6	0				

<i>Trachymyrmex</i> ^f					6	0	6	0
<i>Tranopelta</i> ^f					1	0	1	0
<i>Wasmannia</i>					3	1	3	1
Ponerinae								
<i>Bothroponera</i>	3	0	3	0				
<i>Dinoponera</i> ^f					1	0	1	0
<i>Hypoponera</i> ^f					2	0	2	0
<i>Odontomachus</i>	2	0	2	0	3	0	3	0
<i>Pachycondyla</i> ^f					4	2	4	2
Pseudomyrmecinae								
<i>Pseudomyrmex</i> ^f					5	12	13	12
<i>Tetraponera</i> ^f	1	1	1	1				
Total richness	86	53	93	5	126	81	150	48

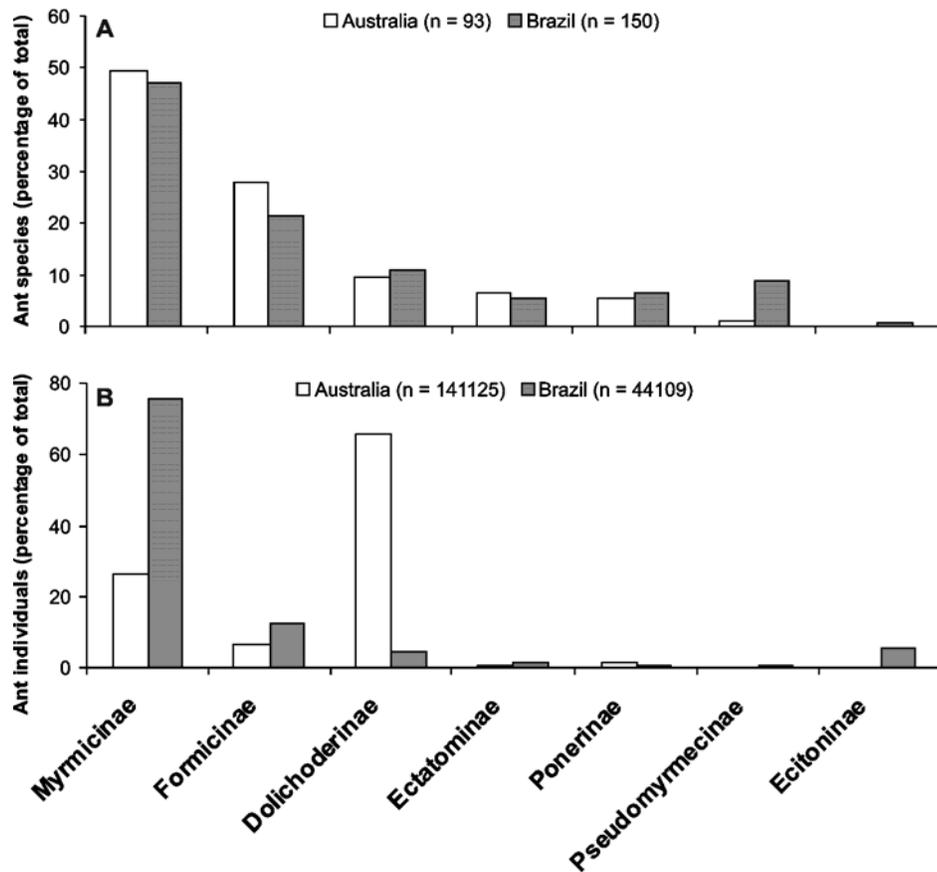


Figure 3. Percentage of the total number of species (A) and individuals (B) by subfamily sampled in Australian savanna and Brazilian savanna.

In Brazil, 48 species exhibited arboreal nests (Table 2), and these represented >60% of ants collected on trees. In contrast, only five Australian species exhibited arboreal nests, and these accounted for <11% ants collected in arboreal traps. Even more notably, 22 of the Brazilian genera are of rain forest origin, accounting for 61 species, compared with just three genera each with a single species in Australia. This contrast would have been even more striking if rain forest species groups within widely distributed genera such as *Camponotus* and *Pheidole* were considered. The contrast is epitomized by the ecologically comparable pseudomyrmecines *Pseudomyrmex* (Brazil) and *Tetraponera* (Australia), which were represented by 13 and 1 species, respectively.

The MDS plots based on species abundance showed a clear separation between the fauna from the ground and vegetation for Australia (Bray-Curtis similarity index of 0.27) and Brazil (Bray-Curtis similarity index of 0.24), (MANOVA $p < 0.001$ in both cases; Figure 4). These intercontinental differences in between-stratum similarity were more pronounced when considering species occurrence rather than abundance, with Sørensen similarity indexes of 0.66 for Australia and 0.55 for Brazil. In Australia, 46% of species were collected in both strata, compared with 38% in Brazil, and the proportion of species recorded exclusively in arboreal traps was twice as high in Brazil (9.3%) compared with Australia (4.3%).

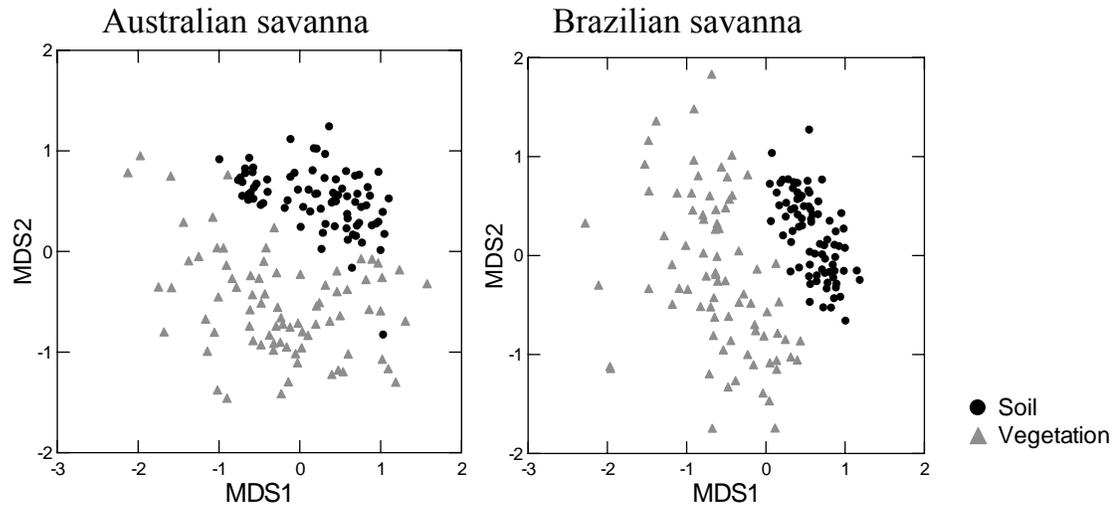


Figure 4. Non-metric multidimensional scaling (MDS) showing differences in ant species composition between soil and vegetation in the savannas of Brazil and Australia. Each point represents a different sampling unit (“tree”) where four pitfalls were placed on the ground and four in the vegetation.

Ant abundance

Overall ant abundance was almost three times higher in Australia than in Brazil, both on the ground and on vegetation (Figure 5). For example, only four *Iridomyrmex* species were responsible for 36% of the total individual ant numbers. This becomes clear when I directly compared the total number of individuals of the most abundant species from both savannas (Australia: *Iridomyrmex pallidus* = 34258; Brazil: *Pheidole fallax* = 6646).

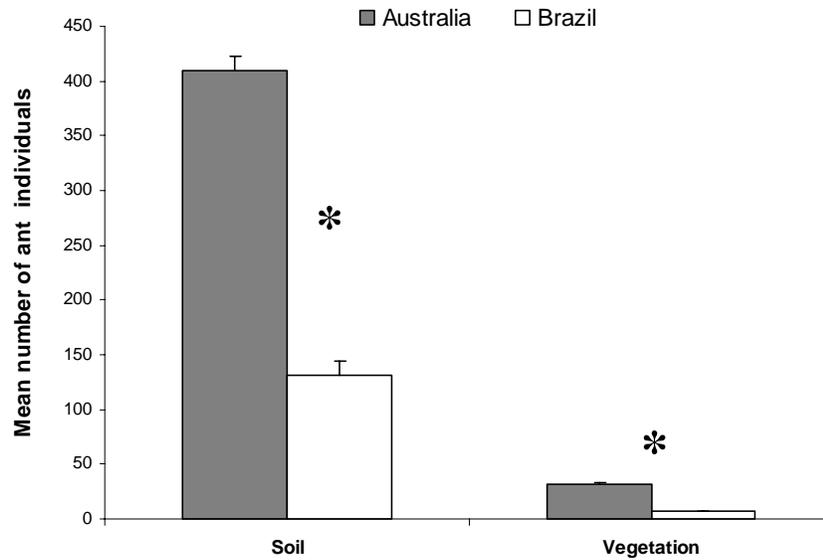


Figure 5. Mean (\pm SE) number of ant individuals per pitfall on the ground and on trees. The differences between Australia and Brazil are significant in both cases (t-tests, $p < 0.001$).

Species richness and species turnover

Despite markedly lower ant abundance, overall species richness was far higher in Brazil (150 species) than in Australia (93; Figure 6). The species-abundance curves were extremely similar for the two faunas, with the difference in overall richness being driven by the number of rare species; there were 68 Brazilian species occurring in < 5 trees, compared with only 25 in Australia (Figure 7). In both Australia and Brazil, the total number of species on the ground was 60% greater than on vegetation.

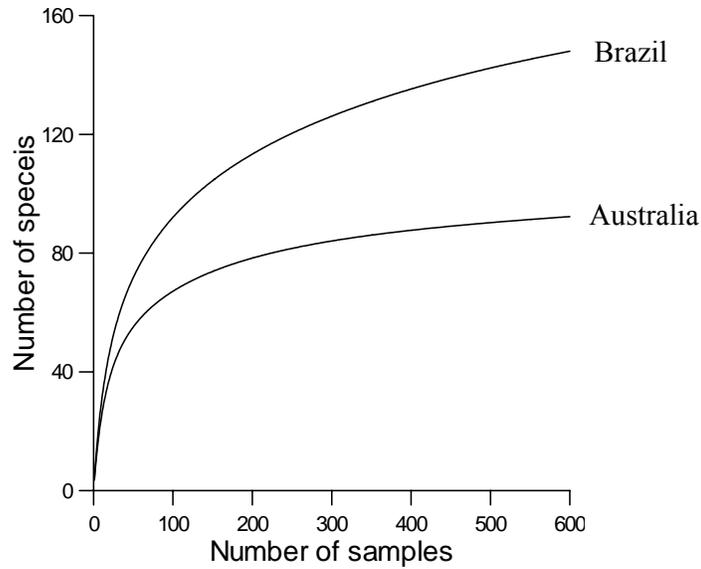


Figure 6. Cumulative number of ant species recorded, in the Australian and Brazilian savannas, as a function of sampling effort (n = 640 pitfall traps per savanna).

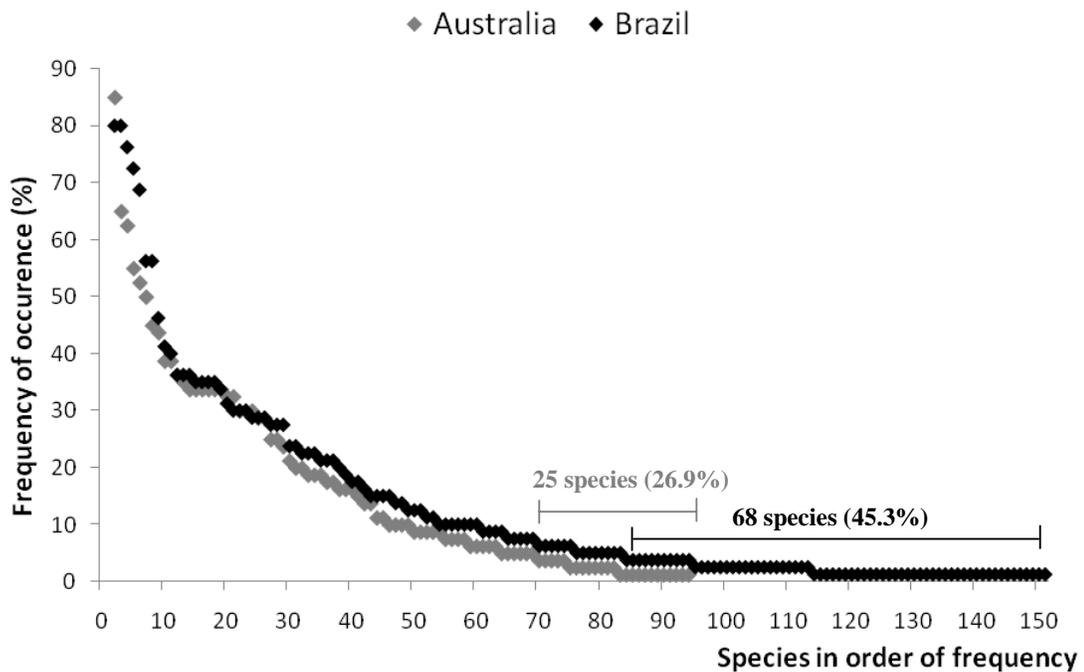


Figure 7. Frequency-dominance curves showing the proportion of species sampled on less than 5% of the “trees” in the Australian and Brazilian savannas. The species were ranked in order of frequency (n = 80 “trees” by savanna).

Comparative species richness between Australia and Brazil varied markedly with spatial scale. Despite the marked overall difference, there was no significant difference in the mean number of species per trap either on the ground ($t = 1.85$; $df = 640$; $p = 0.08$) or on trees ($t = 0.83$; $df = 640$; $p = 0.40$; Figure 8). The mean number of species was significantly higher in Brazil at the tree scale for both strata (ground: $t = 4.66$, $df = 158$ $p < 0.001$; trees: $t = 2.51$, $df = 158$, $p = 0.022$), and also significantly higher at the transect scale for both strata (ground: $t = 2.59$, $df = 6$, $p = 0.045$; trees: $t = 2.71$, $df = 6$, $p = 0.037$).

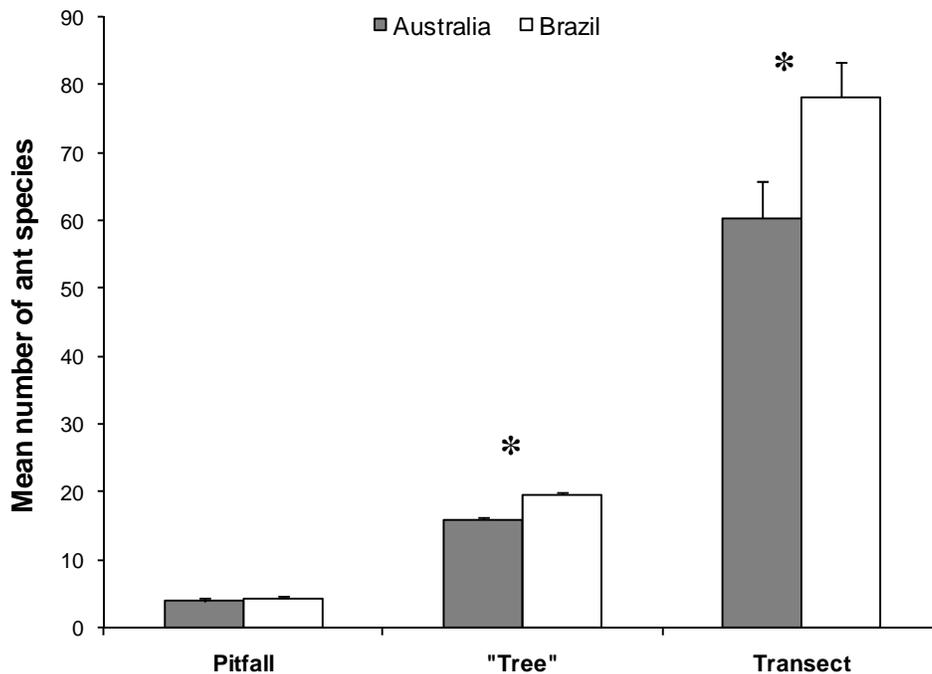


Figure 8. Mean (\pm SE) number of ant species per pitfall ($n = 640$), “tree” ($n = 80$) and transect ($n = 4$) in the Australian and Brazilian savannas. In each case, the symbols above the bars indicate significant differences ($p < 0.05$).

Comparative species turnover between Australia and Brazil also varied markedly with spatial scale, with similar results for ground, arboreal and combined data. Species turnover was significantly higher in Brazil than in Australia at the pitfall trap scale, and was more than twice as high at the transect scale (combined data: pitfall: $t = 3.3$; $df = 1278$; $p = 0.001$ and transect: $t = 2.46$; $df = 6$; $p = 0.049$; Figure 9). However, there was no significant difference for turnover at the tree scale (combined data: $t = 0.061$; $df = 158$; $p = 0.95$). The greater species turnover at the transect scale in Brazilian savanna was not caused by the greater distance between the two pair of transects in Brazil when compared with Australia; indeed, the smallest proportion of unique species for a pair of transects in Brazil was greater than the largest in Australia (Figure 10).

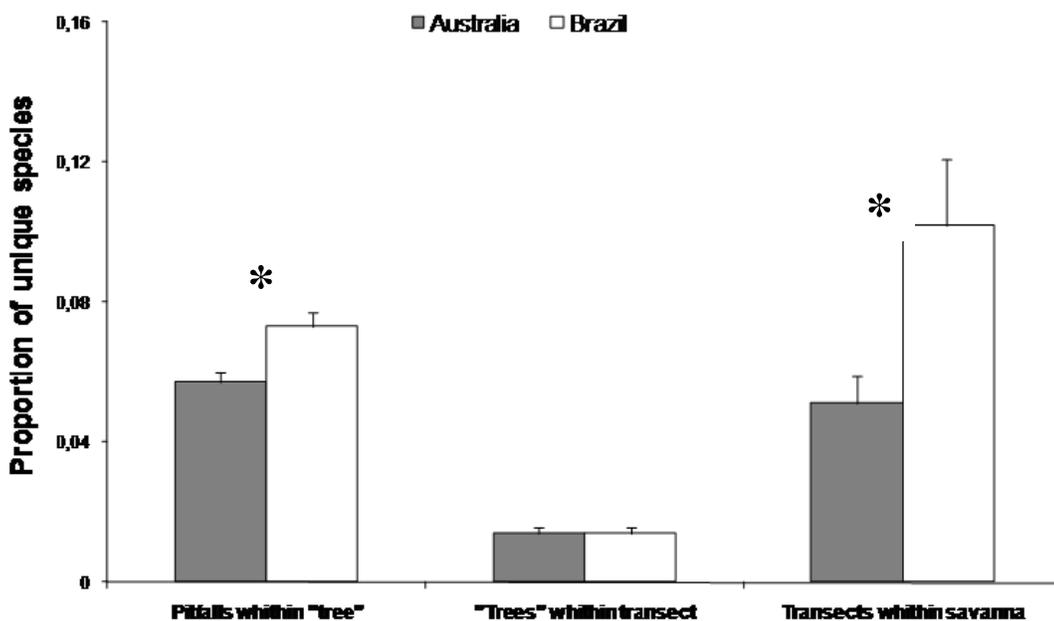


Figure 9. Mean (\pm SE) proportion of unique species at three different spatial scales: pitfalls within "tree" ($n = 640$), "trees" within transect ($n = 80$) and transects within savanna ($n = 4$). In each case, the symbols above the bars indicate significant differences ($p < 0.05$). Very similar results were found when ground and arboreal results were analyzed separately, and these are therefore not been presented.

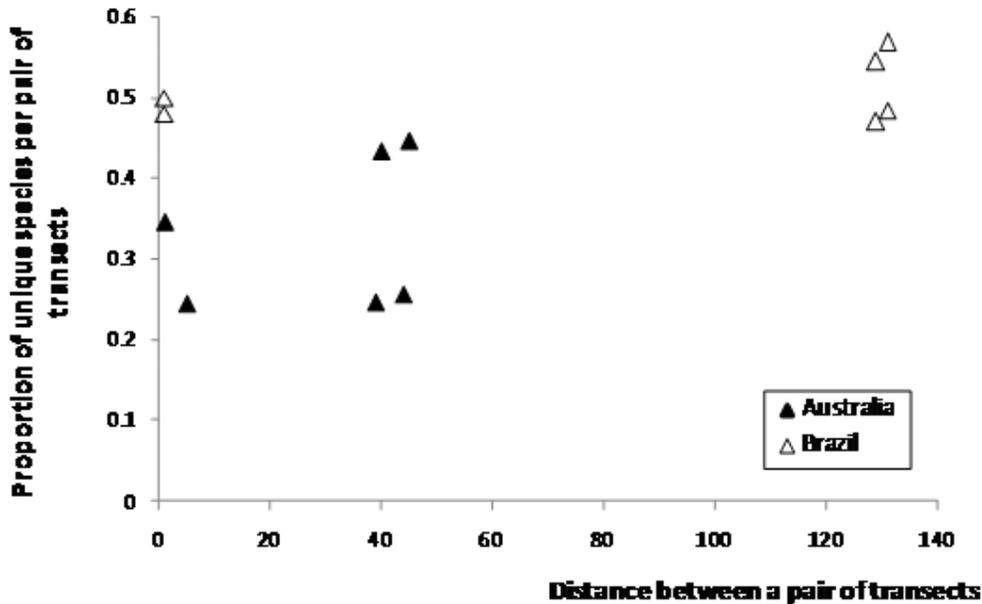


Figure 10. Proportion of unique species calculated for each pair of transects (four in each savanna) plotted against the geographical distance (Km) between the respective pair of transects.

Discussion

Faunal composition

The Australian and Brazilian savanna faunas showed remarkable compositional similarity at the subfamily level in terms of relative contribution to species richness, despite the very low proportion of shared genera. Subfamily composition varies widely between habitats within any particular biogeographic region (Andersen 1995), so such similarity must be seen as adaptive convergence in response to similar climatic and other environmental conditions (Kelt et al. 1996). However, there were very marked intercontinental differences in subfamily composition in terms of contribution to relative abundance, with dolichoderines (*Iridomyrmex* and *Papyrius*) being far more common in Australia, and myrmicines (*Pheidole* and *Solenopsis*) likewise in Brazil. This difference

reflects the broader ecological domination of Australian ant communities by dolichoderines, which is unparalleled elsewhere in the world and arguably represents the most significant intercontinental ‘anomaly’ in ant community ecology (Andersen 1995). Although the Brazilian species of *Pheidole* and *Solenopsis* can be considered as ecologically dominant ants, it is not a simple case of ecological equivalence to behaviorally dominant dolichoderines, as the myrmicines are functionally quite different in terms of their (lower) rates of activity and abundance (see below). Ground-nesting behaviorally dominant dolichoderines (species of *Dorymyrmex*) occur in Brazilian savannas, but they tend to be minor components of ant communities, especially in terms of abundance and behavioral dominance (Campos et al. unpublished data).

There is also a major functional difference in the composition of the Australian and Brazilian savanna faunas in terms of nest location. The ground-active and arboreal faunas were quite distinct from each other in both countries, but especially so in Brazil, which had a dramatically higher representation of tree-nesting species. In Brazil, nearly 50 species collected on trees, representing more than 60% of total ants, have arboreal nests; this compares with only five species representing 11% of total ants in Australia. Other studies have shown that arboreal ant faunas in Australian savannas contain few tree-nesting species and are dominated by ground-nesting species (Majer 1990; Andersen 2000; Andersen et al. 2006), and that Brazilian savannas have a high diversity of specialist arboreal ants (Ribas et al. 2003, da Silva et al. 2004; Vasconcelos and Vilhena 2006; Campos et al. 2008). However, this is the first time that such differences have been explicitly examined and quantified.

Tree-nesting in Brazil occurs in a range of subfamilies, all of which occur in Australia, and in many genera, so this intercontinental contrast cannot be attributed to phylogenetic constraints. The most likely explanation lies in the contrasting

biogeographic and evolutionary histories of the Australian and Brazilian savanna faunas. Australian savannas are biogeographically and evolutionarily associated with arid lands (Horton 1984), which characteristically have few specialist arboreal ants (Greenslade 1979; Andersen 2003). In contrast, Brazilian savannas are biogeographically and evolutionarily associated with rain forest (Redford and Fonseca 1986), which characteristically supports many arboreal specialists (Wilson 1959; Longino et al. 2002; Brühl et al. 1998). This explanation is supported by the fact that 22 of the genera that we collected in Brazilian savanna are of rain forest origin, accounting for 61 species, compared with just three genera and three species in Australia.

Ant abundance

Overall ant abundance was almost three times higher in Australia than in Brazil, both on the ground and on trees. This difference indicates a major intercontinental difference in ant productivity. Arid, semi-arid and seasonally arid Australia is renowned for its remarkably high ant productivity (Andersen 2003), but this is the first time that standardized quantitative data have been obtained to document this difference. More specifically, much of the intercontinental difference is due to an extraordinarily high abundance of dolichoderines in Australia. Species of *Iridomyrmex* alone contributed to nearly 40% of total ant abundance in Australia, and the most common species in Australia (*Iridomyrmex pallidus*) was five times more abundant than the most common Brazilian species (*Pheidole fallax*).

Extremely high ant productivity in Australia, and in particular the exceptional abundance of behaviorally dominant dolichoderines, has been linked to low soil fertility acting through the provision of liquid carbohydrates (Andersen 2003). Behaviorally dominant *Iridomyrmex* and other dolichoderines require liquid carbohydrates in the form

of nectar or honeydew to maintain their large colony sizes and high rates of activity, as is the case for behaviorally dominant ants in general (Davidson 1997). Indeed, access to such liquid carbohydrate is the fundamental reason why ground-nesting dolichoderines are so abundant in trees in Australia. The availability of liquid carbohydrate is strongly promoted by low soil fertility, as plants are limited by nutrients rather than by their ability to photosynthesise carbohydrate (Mattson 1980), such that Australia's characteristically infertile landscapes provide bountiful carbohydrate resources (Stafford-Smith and Morton 1990). Comparative data on the availability of liquid carbohydrates in Australia and Brazil are unavailable. However, Brazilian woodland savanna soils, in spite of being also poor, are relatively richer in nutrients than Australian woodland savanna (Montgomery and Askew 1983), and because of this we speculate that carbohydrate resources for ants might be lower in Brazil than Australia.

Species richness and turnover

Despite having far lower overall ant abundance, total species richness was markedly higher in Brazil (150) than Australia (93). Richness was similar at the pitfall trap scale, but the difference became more pronounced with increasing spatial scale. In particular, it was strongly influenced by species turnover at the transect scale, which was twice as high in Brazil as in Australia. This parallels with results from a comparative study of harvester ants in Australian and North American deserts, where richness was similar at small scales, but considerably higher in Australia at larger scales due to higher species turnover (Morton and Davidson 1988).

Such scale-dependent patterns in comparative species richness indicate that comparative diversity is influenced more by regional than by local factors. The most obvious regional factor in my study is the very large regional pool of rain forest taxa,

including many arboreal species, in Brazil, a species pool that is virtually absent from savanna landscapes in Australia. Indeed, if species from rain forest taxa are excluded, the total number of species recorded in Brazil (89) is almost identical to that in Australia (90). I have previously noted that Brazilian savannas are surrounded by vast expanses of tropical rain forests, the Amazon to the north and the Atlantic to the south, and that the evolutionary history of the savanna biota is embedded in expansions and retractions of rain forest (Redford and Fonseca 1986). In addition, within Brazilian savanna habitats there are many intrusions of gallery and other mesophytic forests that are extremely rich in forest ant species (Lopes and Vasconcelos 2008), whereas Australian savanna landscapes contain very small and isolated forest patches, and these support a depauperate ant fauna (Andersen et al. 2007a).

In addition to specialist arboreal species, tropical rain forests also support a great diversity of cryptic species associated with the soil-litter interface (Ward 2000). Very few such species were recorded in the present study, but cryptic ants are not well-represented in pitfall samples. Australian savannas have a very depauperate cryptic ant fauna (Andersen 2000; Andersen et al. 2006), while in the savannas of Brazil cryptic species of the genera *Gnamptogenys*, *Hylomyrma*, *Hypoponera*, *Oligomyrmex*, *Prionopelta*, *Rogeria* and *Strumigenys* are often collected by sorting the leaf-litter (Lopes and Vasconcelos 2008).

There are two ecological factors that potentially contribute to higher ant diversity in Brazilian compared with Australian savannas. The first is a difference in structural complexity of savanna vegetation. Vegetation structure in Australian savanna woodlands is often strongly bimodal, with a poorly developed mid-storey. Moreover, Australian savannas are often dominated by just one or two tree species, such as *Eucalyptus tetradonta* and *E. miniata* (Mott et al. 1985). In contrast, Brazilian savanna woodlands

are multi-layered (Ribeiro and Walter 1998, Campos et al. 2008), which might promote ant richness through greater habitat heterogeneity (Ribas et al. 2003). Similarly, Brazilian savannas have greater tree species richness (Oliveira-Filho and Ratter 2002) - I recorded a total of 41 tree species in Brazil, compared with only 19 in Australia. This might also contribute to greater ant richness species in Brazil, especially since there is a positive relationship between the number of tree species and ant richness in Brazilian savanna (Ribas et al. 2003). However, there is no evidence that ant richness varies substantially with tree richness or vegetation structural complexity in Australian savannas. Indeed, transect 1 had lowest ant richness (45, compared with 62-68 at others) despite its high vegetation complexity, and the relatively high tree richness at sites 1 and 4 (Table 1) was not associated with higher ant richness. This suggests that the relationship between tree and ant species richness in Brazil (Ribas et al. 2003) is contingent upon the regional availability of forest species, and especially tree-nesting specialists.

The second ecological factor potentially contributing to the observed intercontinental differences in ant richness is the higher abundance of behaviorally dominant ants, and therefore higher rates of competitive exclusion, in Australia. However, this seems unlikely for two reasons. First, differences in competitive exclusion would affect comparative species richness at small spatial scales, whereas the differences I have revealed operate at larger spatial scales. Second, although competition from dominant ants can strongly affect foraging success of subordinate species, there is little evidence that it prevents such species from occurring (Gibb 2003, Andersen 2008). Indeed, within Australia there is a positive relationship between the abundance of behaviorally dominant dolichoderines and species richness (Andersen 1995).

Concluding remarks

This study has revealed scale-dependent differences in species richness between ants in Australian and Brazilian savannas. Species richness was similar at very small (pitfall trap) scales, but was increasingly higher in Brazil with increasing spatial scale. I have attributed these intercontinental differences to biogeographical and historical factors in Brazil that have led to a large regional pool of species of rain forest origin. This further underlines the importance of biogeographical context when analyzing ant communities, following recent work showing that the responses of ant communities to disturbance are contingent upon their biogeographical history (Bestelmeyer and Wiens 1996; Andersen et al. 2007b). It also further highlights the importance of processes acting at regional scales in determining species richness in ant communities (Parr et al. 2005; Andersen 2008).

The present study has compared savanna faunas at the highest end of the savanna rainfall gradient, and concluded that the large regional pool of rain forest taxa in Brazil has been a key factor contributing to higher species richness at larger spatial scales in Brazil compared with Australia. I would therefore predict that the intercontinental differences in species richness would diminish, and even be reversed, for savannas in lower rainfall zones. This is because the prevalence of rain forest taxa would be expected to decline with decreasing rainfall, with a concomitant favoring of arid-adapted taxa. Such a climatic shift would strongly change relative richness in Australia's favor. This would suggest that not only are cross-continental comparisons of species richness scale-dependent, but they are also likely to vary with the climate zone under investigation.

References

- Andersen, A. N. 1995. A classification of Australian ant communities based on functional-groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* **22**:15-29.
- Andersen, A. N. 2000. The ants of northern Australia: a guide to the monsoonal fauna. CSIRO, Collingwood, Vic.
- Andersen, A. N. 2003. Ant biodiversity in arid Australia: productivity, species richness and community organization. *Records of the South Australian Museum Monograph Series* **7**:79-92.
- Andersen, A. N. 2008. Not enough niches: non-equilibrial process promoting species co-existence in ant communities. *Austral Ecology* **33**: 211-220.
- Andersen, A. N., T. Hertog, and J. C. Z. Woinarski. 2006. Long-term fire exclusion and ant community structure in an Australian tropical savanna: congruence with vegetation succession. *Journal of Biogeography* **33**: 823-832.
- Andersen, A. N., L. T. van Ingen and R. I. Campos. 2007a. Contrasting rainforest and savanna ant faunas in monsoonal northern Australia: a rainforest patch in a tropical savanna landscape. *Australian Journal of Zoology* **55**. 363–369.
- Andersen, A. N., C. L. Parr, L. M. Lowe, and W. J. Muller. 2007b. Contrasting fire-related resilience of ecologically dominant ants in tropical savannas of northern Australia. *Diversity and Distributions* **13**:438-446.
- Bestelmeyer, B. T. and J. A. Wiens. 1996. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* **6**. 1225–1240.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* **71**:1-370.

- Brown W. L. Jr. 2000. Diversity of ants. In: Agosti D., J. Majer, L. Alonso, T. Schultz, (eds.), *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 45-79.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam, and K. E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **14**:285-297.
- Campos, R. I., C. T. Lopes, W. C. S. Magalhães and H. L. Vasconcelos. 2008. Estratificação vertical de formigas em cerrado sentido restrito no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas – GO. *Iheringia, Série Zoologia* **98**: 311-316.
- Clarke, K. R. and R. M. Warwick. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, United Kingdom.
- Colwell, R. K. 2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 7.5. User's Guide and application published at <http://purl.oclc.org/estimates>. Accessed 12/20/2007.
- da Silva, R. R., C. R. F. Brandao, and R. Silvestre. 2004. Similarity between Cerrado Localities in central and southeastern Brazil based on the dry season bait visitors ant fauna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **39**:191-199.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* **61**: 153-181.
- Gibb, H. 2003. Dominant meat ants affect only their specialist predator in an epigeaic arthropod community. *Oecologia* **136**:609-615.
- Gotelli, N. J. and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.

- Greenslade, P. J. M. 1979. 'A Guide to Ants of South Australia'. South Australian Museum: Adelaide.
- Horton, D. R. 1984. Dispersal and speciation: Pleistocene biogeography and the modern Australian biota. In: Archer M. and G. Clayton, (eds.), Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australasia: Animals in Space and Time, Hesperian Press, Sydney, pp. 113-118.
- Huntley, B.J. and B.H. Walker. 1982. Ecology of Tropical Savannas. Springer-Verlag, Berlin.
- Kelt, D. A., J. H. Brown, E. J. Heske, P. A. Marquet, S. R. Morton, J. R. W. Reid, K. A. Rogovin, and G. Shenbrot. 1996. Community structure of desert small mammals: Comparisons across four continents. *Ecology* **77**:746-761.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Studia Entomologica* **15**:3-344.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**:177-192.
- Longino, J. T., J. Coddington and R. K. Colwell. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* **83**: 689-702.
- Lopes, C. T. and H. L. Vasconcelos 2008. Evaluation of three methods for sampling ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* **37**: 399-405.
- Majer, J. D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica*, **22**, 191-199.
- Mattson, W. J. Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 119-161.
- Montgomery, R.F. and G.P. Askew. 1983. Soils of tropical savannas. In: Bourlière, F., (ed.), *Ecosystems of the World, Vol. 13. Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam, pp 63–78.

- Morton, S. R. and D. W. Davidson. 1988. Comparative Structure of Harvester Ant Communities in Arid Australia and North-America. *Ecological Monographs* **58**:19-38.
- Mott, J. J., J. Williams, M. H. Andrew and A. N. Gillison 1985. Australia savanna ecosystems. In. Tohill J. C and J. J Mott, (eds), *Ecology and Management of the World's Savanna*, Australian Academy of Science, Canberra, pp.56-82.
- Oliveira, P. S. and R. Marquis. 2002. Introduction: Development of Research in the Cerrados. In. Oliveira P. S. and R. J. Marquis, (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, Columbia: Columbia University Press, pp.1-10.
- Oliveira-Filho, A. T. and J. A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and wood flora of the Cerrado Biome. In. Oliveira P. S. and R. J. Marquis, (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, Columbia: Columbia University Press, pp.91-120.
- Parr, C. L. and S. L. Chown. 2001. Inventory and bioindicator sampling: Testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation* **5**:27-36.
- Parr, C. L., B. J. Sinclair, A. N. Andersen, K. J. Gaston, and S. L. Chown. 2005. Constraint and competition in assemblages: A cross-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* **165**:481-494.
- Redford, K. H. and G. Fonseca. 1986. The role of gallery forest in the zoogeography of the cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica* **18**:126-135.
- Ribas, C. R., J. H. Schoereder, M. Pic, and S. M. Soares. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* **28**:305-314.

- Ribeiro, J. F. and B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In. Sano, S. M. and S. P. Almeida, (eds.), Cerrado ambiente e flora, Brasília: Embrapa, pp.89-166.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community Diversity - Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* **235**:167-171.
- Spiesman, B. J. and G. S. Cumming. 2008. Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. *Landscape Ecology* **23**:313-325.
- SPSS Inc. 2000. Systat® version 10.0. Chicago, SPSS Inc.
- Stafford Smith, D. M. and Morton, S. R. 1990. A framework for the ecology of arid Australia. *Journal of Arid Environments* **18**: 255-278.
- Taylor, R. W. 1972. Biogeography of insects in New Guinea and Cape York Peninsula. In. Walker, D., (ed.), Bridge and barrier: the natural and cultural history of Torres Strait, pp. 213-230. Australian National University Press, Canberra.
- Vasconcelos, H. L. and J. M. S. Vilhena. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. *Biotropica* **38**:100-106.
- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In. Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso, and T. R. Schultz, (eds.), *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 99-101.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis and R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* **28**: 453-470.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* **3**: 385-397.

Wilson, E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinean rain forests.

Ecology **40**: 437-447.

Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Capítulo 2

Correlação entre a fauna de formigas de solo e vegetação em savanas arbóreas tropicais: um teste de hipóteses em multi-escala contrastando as savanas da Austrália e do Brasil

Resumo

O presente trabalho testou duas hipóteses: (1) enquanto na savana da Austrália existe uma correlação positiva e significativa entre a riqueza e abundância de formigas no solo e a riqueza, abundância e composição de formigas na vegetação, na savana brasileira essa correlação é inexistente; (2) a assembléia de formigas que forrageia na vegetação é um subconjunto da fauna de solo para a savana australiana, mas não para a savana brasileira. As coletas de dados foram realizadas em oito transectos, sendo quatro localizados na savana arbórea australiana (em áreas próximas a cidade de Darwin-NT) e quatro na savana arbórea brasileira (ao redor das cidades de Uberlândia-MG e Caldas Novas-GO). A riqueza e abundância de formigas foram acessadas por meio de armadilhas do tipo pitfall. No total foram amostradas 1280 armadilhas pitfall em 160 “árvores” (estações de coleta contendo quatro armadilhas pitfall no chão e quatro colocadas diretamente na árvore). Foi encontrado que a correlação entre a fauna de solo e vegetação em ambas as savanas é diferenciada. Assim, na savana australiana a riqueza e composição de espécies formigas na vegetação relacionaram-se positivamente com a abundância de formigas no solo, mas não com a riqueza. Ao contrário disso, na savana brasileira essa mesma correlação existiu com a riqueza, mas não com a abundância. Além disso, na savana australiana e em menor grau na savana brasileira, a fauna de formigas de vegetação foi um subconjunto da fauna de solo. Fatores como origem biogeográfica, disponibilidade de recursos na vegetação e competição com espécies de solo talvez possam explicar a grande diferença encontrada nas relações de diversidade de espécies que nidificam em árvores entre as savanas estudadas. Estudos experimentais que possam controlar alguns desses fatores são encorajados para explicar a diferença na estrutura e distribuição da fauna de formiga em savanas tropicais.

Palavras-chave: riqueza, abundância, composição, aninhamento e estratificação vertical

Introdução

As formigas são um dos grupos de insetos mais importantes das savanas tropicais em termos de biomassa, número de indivíduos e impacto ecológico (Andersen 1992, Andersen e Patel 1994, Parr e Chown 2001, da Silva et al. 2004, Vasconcelos e Vilhena 2006). Além disso, apesar da característica esparsa da vegetação em savanas, as formigas estão presentes em grande atividade tanto no solo quanto em árvores e arbustos (Andersen et al. 2006, Campos et al. 2008), sendo dessa forma um bom modelo biológico para estudos de partição vertical (Brühl et al. 1998). Apesar disso, em termos de diversidade e composição da fauna de formigas, pouco se sabe sobre a correlação entre a fauna de solo e vegetação em savanas tropicais (Vasconcelos e Vilhena 2006).

De modo geral, a partição vertical pode gerar faunas adaptadas a explorar diferentes tipos de recursos, diminuindo assim a competição e aumentando o número de espécies que podem co-existir em um mesmo local (Tobin 1997). Para habitats de mata, a fauna de formigas parece estar distribuída em três estratos bem definidos: solo, sub-bosque e dossel (Itino e Yamane 1995, Brühl et al. 1998). Em cada um desses estratos parece existir uma fauna bem diferenciada, sendo que em um levantamento intensivo na floresta tropical de Borneo (524 espécies amostradas), 75% das espécies foram encontradas exclusivamente em um determinado estrato (Brühl et al. 1998). Já para as savanas, devido ao aspecto geralmente mais aberto da vegetação, uma diferença maior na composição da fauna de formigas é esperada entre apenas dois estratos: solo e vegetação (Campos et al. 2008).

Dentre as savanas tropicais, se destacam a savana australiana e a brasileira como duas das mais importantes em termos de área (Huntley e Walker 1982). Além disso, ambas as savanas possuem a chamada savana arbórea sendo que as mesmas podem ser

consideradas como bons modelos para o estudo das relações entre a fauna de formigas de solo e vegetação.

Apesar da ausência de trabalhos que demonstrem uma correlação da diversidade de formigas de solo e de vegetação em savanas, pode-se hipotetizar que enquanto a fauna de formigas de vegetação tem sua riqueza e abundância significativamente relacionada com a fauna de solo na Austrália, essa correlação é inexistente para a savana brasileira. Tanto fatores históricos quanto fatores ecológicos podem ser citados para dar apoio a essa hipótese. Como fator histórico principal tem-se a própria origem da fauna de formigas dentro de cada uma dessas áreas de savana. Enquanto nas savanas do Brasil, a fauna de formigas parecer sofrer grande influência de regiões florestais, as quais possuem uma alta biomassa e riqueza de formigas no dossel (Wilson 1987, Erwin 1989, Brühl et al. 1998, Harada e Adis 1998), na savana australiana cerca de 40% da mirmecofauna é de origem desértica (Andersen 2000) com baixa afinidade pelo hábito arborícola. Já como fator ecológico, a disponibilidade de sítios de nidificação para formigas em plantas pode ser decisiva para a diferença na correlação entre a fauna de formigas de solo e vegetação entre essas duas áreas de savana. Na savana australiana, devido a grande dominância de algumas espécies de árvores, eretas, com baixa presença de cavidades pré-existentes e com cascas finas (p. ex. *Eucalyptus tetradonta* e *Eucalyptus miniata*), parece haver uma baixa disponibilidade de ninhos para formigas arborícolas. Já na savana brasileira existe uma alta riqueza de árvores, com troncos tortuosos e cascas grossas (Oliveira-Filho e Ratter 2002) fazendo com que haja uma alta abundância de sítios de nidificação para formigas. Esses fatores indicam que enquanto nas savanas do Brasil existe uma alta riqueza de espécies de formigas que nidificam e forrageiam em árvores, na Austrália a grande maioria das espécies nidifica no solo e apenas utiliza a vegetação para a busca de alimento (Capítulo 1 da presente tese).

Assim, o presente trabalho pretende testar duas hipóteses principais: (1) que enquanto na savana da Austrália existe uma correlação significativa entre a riqueza e abundância de formigas de solo e a riqueza, abundância e composição de formigas na vegetação, no Brasil essa correlação é inexistente; (2) que a assembléia de formigas que forrageia na vegetação é um subconjunto da fauna de solo para a savana australiana, mas não para a savana brasileira. Como no capítulo 1 da presente tese foi demonstrado que a escala espacial de amostragem influencia diretamente no padrão de riqueza e troca de espécies entre as savanas estudadas, as duas hipóteses do presente capítulo serão testadas em três escalas espaciais.

Material e métodos

Área de estudo

As coletas de dados foram realizadas exatamente nos mesmos locais e nos mesmos transectos descritos no capítulo 1 e dessa forma as informações referentes a este tópico não serão repetidas aqui.

Coleta de formigas

A coleta de formigas foi realizada utilizando-se armadilhas do tipo pitfall. Essa metodologia foi a mesma descrita no capítulo 1.

Análise dos dados

Para determinar se existe correlação entre a riqueza e a abundância de formigas no solo e a riqueza e a abundância de formigas na vegetação foram utilizados testes de correlação de Pearson em diferentes escalas espaciais. Foi utilizado aqui a correlação ao invés da regressão, pois não foi possível para o presente estudo estabelecer uma relação de cause e efeito clara entre as variáveis analisadas. Como uma das premissas mais importantes do teste de correlação de Pearson é a utilização de unidades amostrais independentes (Sokal e Rohlf 1995), essa análise não foi realizada na escala de pitfall, pois os mesmos se localizaram entre pequenas distâncias dentro de cada “árvore” (Figura 1, capítulo 1). Assim, as correlações foram feitas em apenas duas escalas (“árvore” e transecto - Figura 1, Capítulo 1). Assim, foram realizados testes de correlação entre a riqueza e abundância de formigas no solo e a riqueza e abundância de formigas na vegetação separadamente para a Austrália e para o Brasil (quatro testes). Os dados de abundância de indivíduos de formiga foram transformados em $\log(x+1)$ para atenderem requisitos de normalidade (Sokal e Rohlf 1995).

O teste de Mantel (Sokal e Rohlf 1995) foi utilizado para determinar a influência da riqueza de espécies e abundância de indivíduos de formigas no solo sobre a composição de formigas de vegetação. Esse teste avalia o grau de correlação entre duas matrizes de dados ou uma matriz e um vetor linear, utilizando processos de permutação de dados (1000 iterações). As matrizes de similaridade para as formigas de vegetação foram construídas utilizando-se o índice de similaridade de Sørensen (Magurran 1988). Essas análises foram feitas nas três escalas espaciais de amostragem (pitfall, árvore e transecto, Figura 1, Capítulo 1). Depois de calculadas, as matrizes de similaridade para a assembléia de formigas de vegetação foram então correlacionadas aos seus respectivos vetores lineares de riqueza de espécies e abundância de indivíduos no solo

separadamente para cada escala. Os testes de Mantel foram realizados por meio do programa PCORD versão 5.10.

Foi calculado o grau de aninhamento da assembléia de formigas por meio do programa ANINHADO (Guimarães e Guimarães 2006), utilizando matrizes de presença e ausência em três escalas espaciais (pitfall, árvore e transecto, Figura 1, Capítulo 1). Esse método estima o grau de aninhamento de uma determinada matriz através de uma re-organização das espécies e pitfalls de modo a minimizar as ocorrências de espécies inesperadas (Atmar e Patterson 1993). Foi utilizado o programa ANINHADO devido ao fato de que sua métrica não é baseada na temperatura da matriz e conseqüentemente é menos propenso a erros de probabilidade do tipo I, rejeitando consistentemente um falso padrão de aninhamento para diferentes tipos de matrizes (Almeida-Neto et al. 2008). Assim, com o objetivo de testar se a assembléia de formigas de vegetação é um subconjunto da assembléia de formigas de solo, foi construída uma matriz para cada escala espacial, separando-se os pitfalls colocados no solo e na vegetação. As matrizes foram construídas: uma na escala de pitfall (93 espécies para a Austrália e 150 para o Brasil x 640 pitfalls – 320 pitfalls de solo e 320 de vegetação), uma na escala de árvore (93 espécies para a Austrália e 150 para o Brasil x 160 árvores – 80 árvores no solo e 80 na vegetação) e uma na escala de transecto (93 espécies para a Austrália e 150 para o Brasil x quatro transectos no solo e quatro na vegetação).

Resultados

Correlação entre a riqueza e abundância de formigas no solo e na vegetação

Houve uma correlação positiva e significativa entre a abundância de formigas no solo e a abundância de formigas na vegetação tanto na escala de árvore (Figura 1) quanto na escala de transecto (Figura 2) para a savana australiana, mas não para a savana brasileira. Em contraste, não houve correlação significativa entre a riqueza de formigas de solo e a riqueza de formigas de vegetação para a savana australiana em nenhuma das escalas de amostragem e para a savana brasileira essa mesma correlação foi marginalmente significativa para a escala de árvore (Figura 3) e não significativa para a escala de transecto (Figura 4).

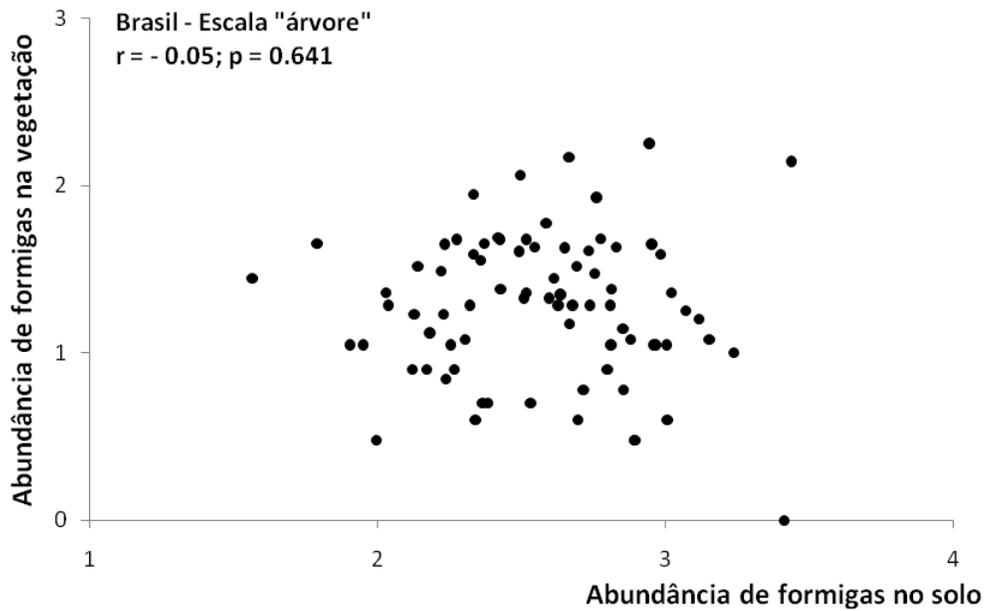
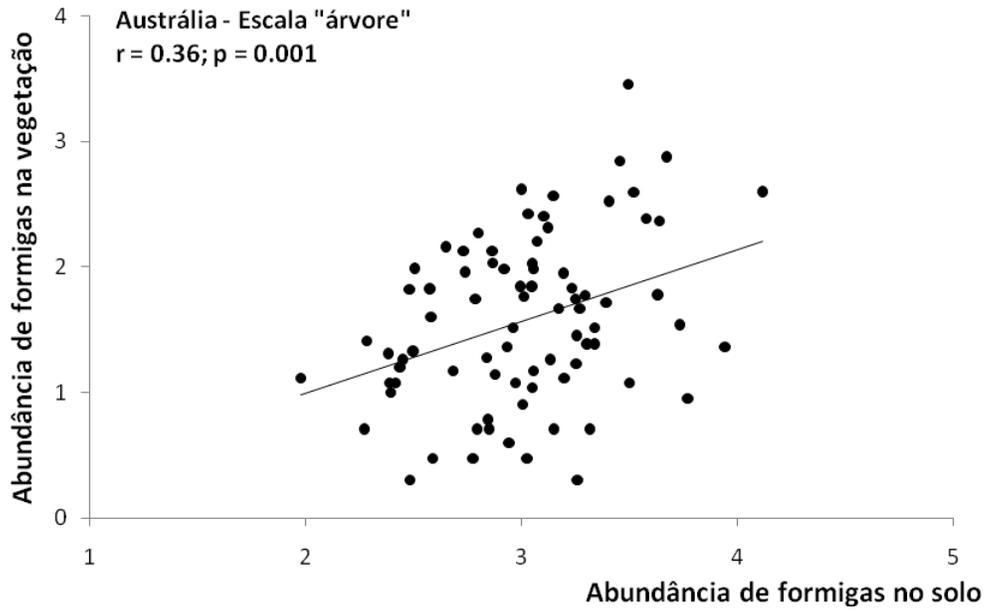


Figura 1. Correlação entre o número de indivíduos de formigas capturadas em pitfalls colocados na vegetação e o número de indivíduos de formigas capturadas em pitfalls colocados no solo. Essa análise foi feita em escada de “árvore” ($n = 80$). Os dados foram transformados em $\log(x+1)$.

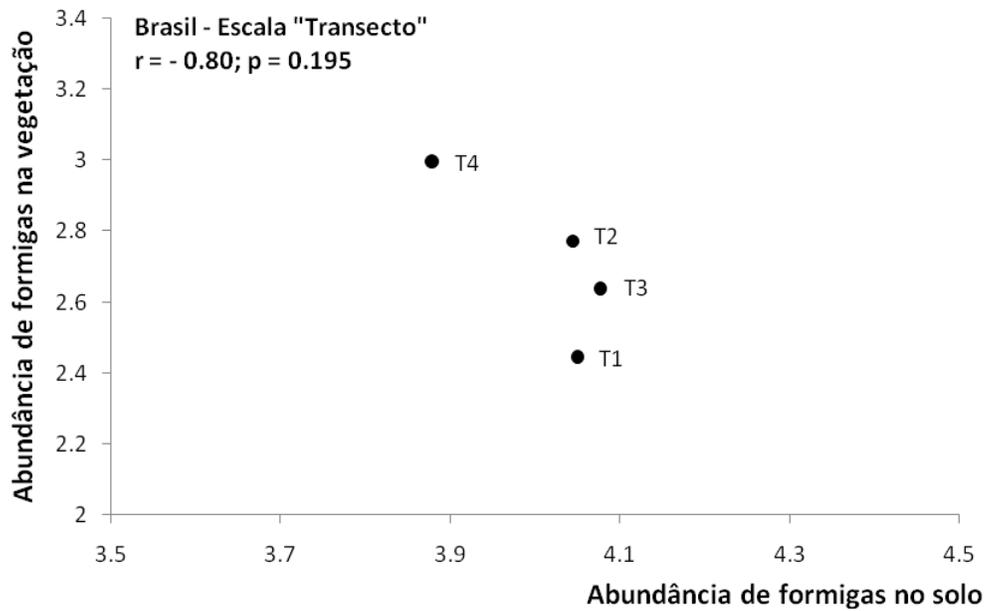
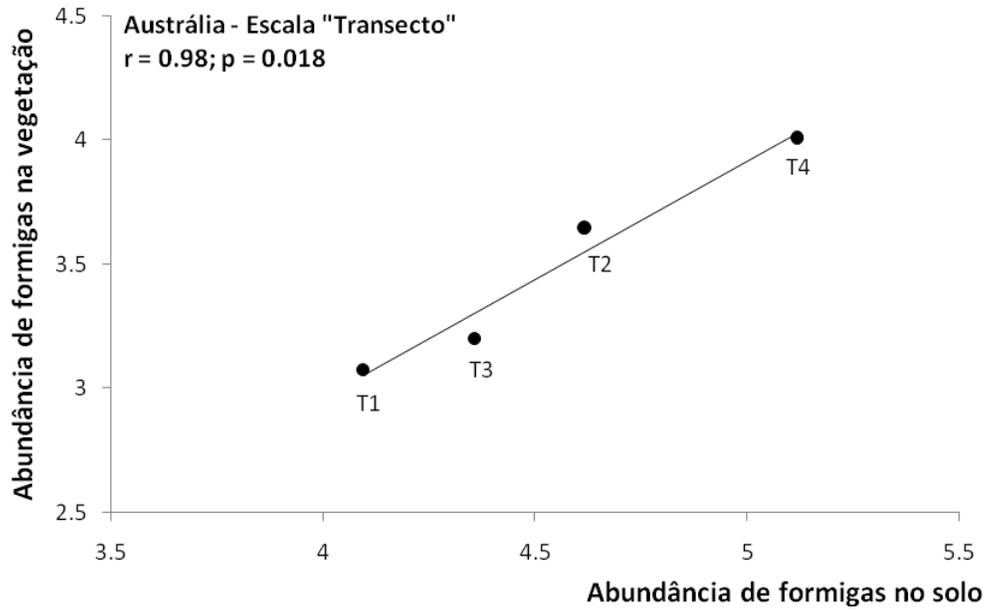


Figura 2. Correlação entre o número de indivíduos de formigas capturadas em pitfalls colocados na vegetação e o número de indivíduos de formigas capturadas em pitfalls colocados no solo. Essa análise foi feita em escada de “transecto” (n = 4). Os dados foram transformados em $\log(x+1)$.

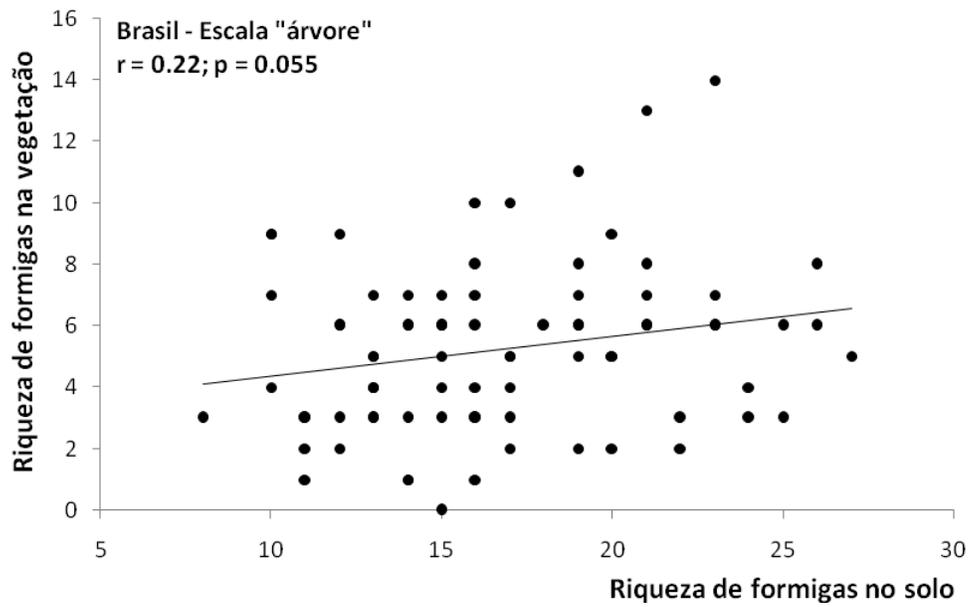
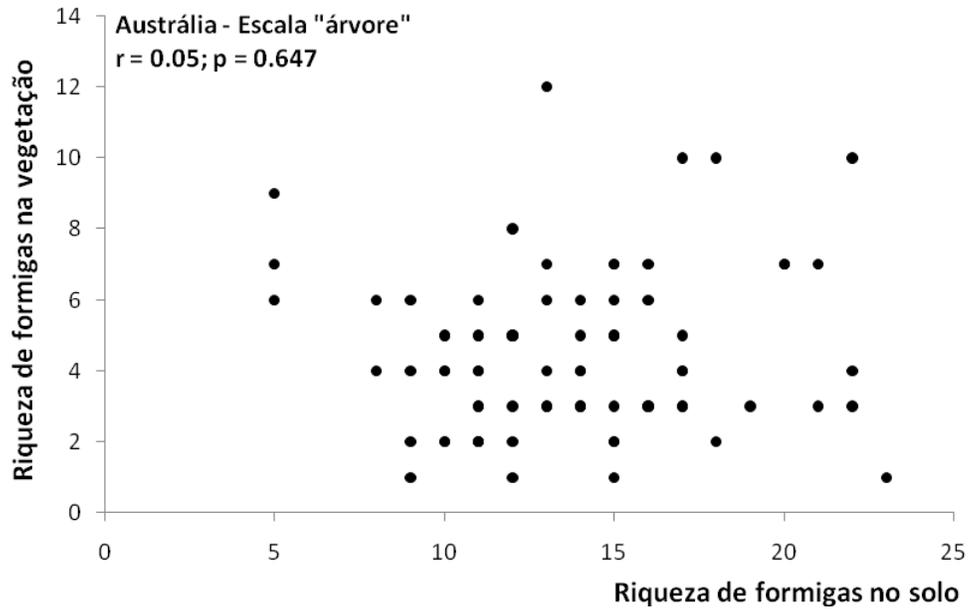


Figura 3. Correlação entre o número de espécies de formigas capturadas em pitfalls colocados na vegetação e o número de espécies de formigas capturadas em pitfalls colocados no solo. Essa análise foi feita em escala de “árvore” (n = 80).

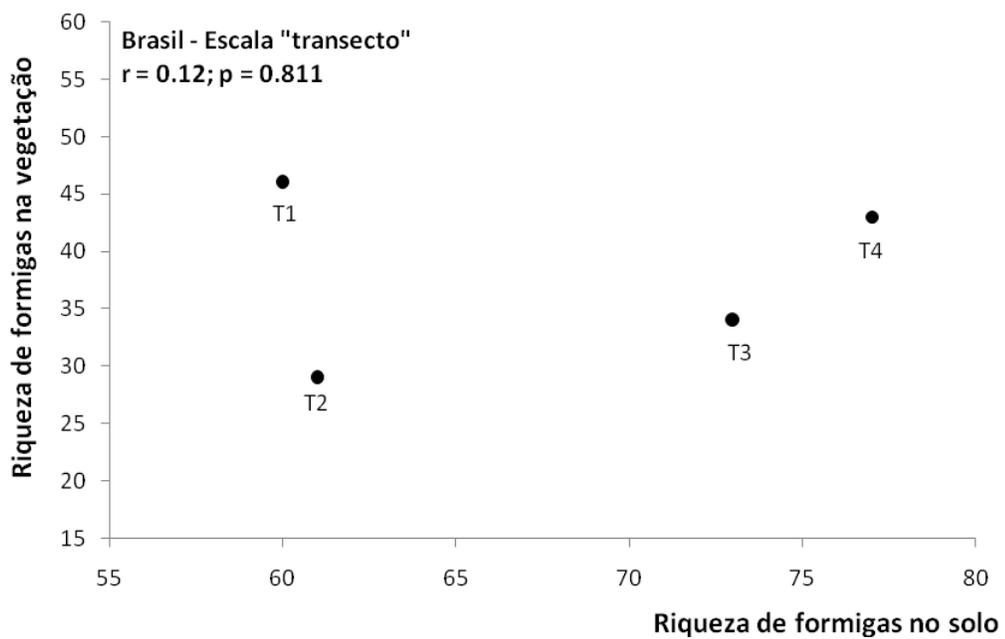
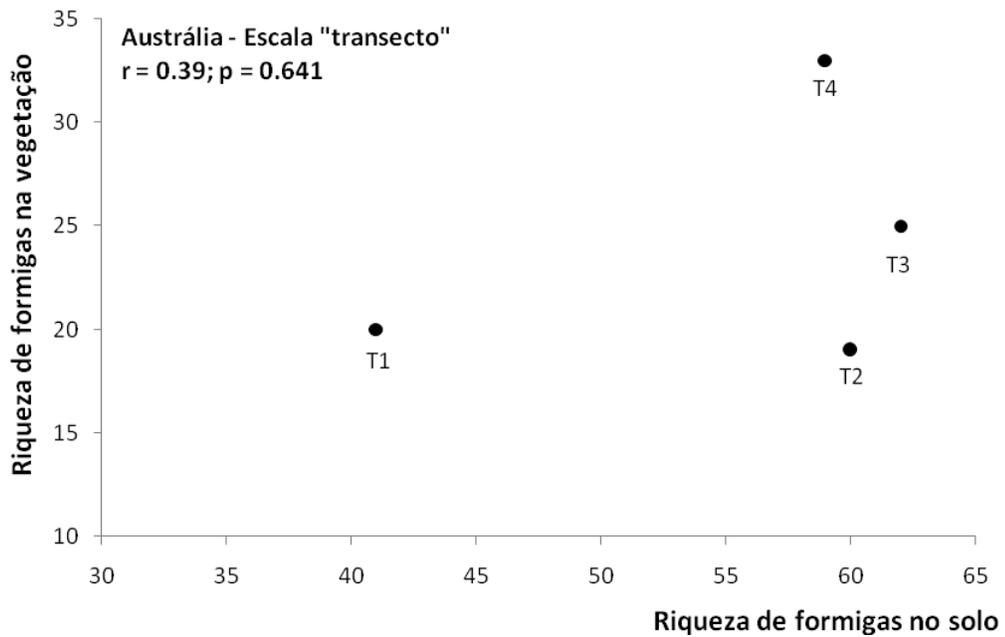


Figura 4. Correlação entre o número de espécies de formigas capturadas em pitfalls colocados na vegetação e o número de espécies de formigas capturadas em pitfalls colocados no solo. Essa análise foi feita em escala de “transecto” ($n = 4$).

Relação entre a riqueza e abundância de formigas no solo e a composição de espécies na vegetação

Baseado no teste de Mantel foi detectado uma relação significativa entre a riqueza de espécies no solo e a composição de espécies de formigas na vegetação para o Brasil em todas as escalas, exceto na escala de transecto (pitfall: $r = 0.03$; $p = 0.015$; árvore: $r = 0.23$; $p < 0.001$ e transecto: $r = 0.95$; $p = 0.143$). Por outro lado para a Austrália não houve relação significativa em nenhuma das escalas espaciais (pitfall: $r = 0.004$; $p = 0.69$; árvore: $r = 0.03$; $p = 0.49$ e transecto: $r = 0.75$; $p = 0.142$). Não houve relação significativa entre a abundância de indivíduos de formiga no solo e a composição de espécies de formiga na vegetação para a savana brasileira em nenhuma das escalas (pitfall: $r = -0.004$; $p = 0.659$; árvore: $r = 0.09$; $p = 0.28$ e transecto ; $r = 0.24$; $p = 0.187$) enquanto para a savana australiana esse relação foi significativa para todas as escalas espaciais de amostragem, exceto na escala de transecto (pitfall: $r = 0.03$; $p = 0.005$; árvore: $r = 0.16$; $p < 0.001$ e transecto: $r = 0.28$; $p = 0.513$).

Para a savana australiana, as espécies de formiga que forrageiam mais frequentemente em árvores foram também as espécies mais abundantes no solo, sendo que isso não ocorreu na savana brasileira. De fato, entre as dez espécies capturadas em maior abundância no solo na Austrália, oito figuram entre as 20 mais frequentes na vegetação (Tabela 1). Além disso, as cinco espécies mais abundantes no solo da Austrália estão também entre as 20 mais frequentes na vegetação. São elas *Irydomyrmex pallidus*, *Papyrius* sp.4, *Iridomyrmex* sp.21 (gr. *gracilis*), *Monomorium* sp.8 (gr. *carinatum*), *Papyrius* sp.1 (Tabela 1). Por outro lado, no Brasil apenas uma espécie que figura entre as dez mais abundantes no solo está presente entre as mais frequentes na vegetação. Finalmente, enquanto a soma de todos os indivíduos das 20 espécies mais frequentes na

vegetação representa 22% do total de indivíduos na savana brasileira, na savana australiana elas representa 76% do total de indivíduos.

Tabela 1. Frequência (%) das 20 espécies de formigas mais frequentes nas árvores (n = 80) e sua respectiva abundância de indivíduos de formigas no solo (Abn. solo). As espécies foram organizadas em ordem decrescente de frequência nas árvores. Os números entre parênteses representam a ordem das espécies em relação a sua abundância (ordem crescente).

Espécies	Austrália		Espécies	Brasil	
	Árvore (%)	Abn. solo		Árvore (%)	Abn. Solo
Opis had	47,5	541 (20)	Cep pus	30	491 (19)
Cam sp9	40	245 (33)	Pse gra sp3	28.75	8 (85)
Poly sp2A	28,75	254 (32)	Cam sp43	25	84 (46)
Poly sp1	27,5	87 (51)	Cam atri	25	270 (29)
Cam sp2	26,25	504 (21)	Cam seri	22.5	181 (35)
Mon sp1*	25	5061 (7)	Cam sp50	22.5	9 (84)
Opis sp1	22,5	209 (36)	Cam sp1	21.25	419 (22)
Oeco SMA	20	201 (38)	Cam sp10	21.25	298 (27)
Tap sp2	17,5	201 (39)	Cam cra	20	464 (21)
Irido sp1*	16,25	34258 (1)	Cam sp2	20	103 (43)
Cam sp4	15	367 (25)	Cam sp15	12.5	123 (39)
Para long*	13,75	3333 (9)	Cam sp34	12.5	282 (28)
Crem sp2	12,5	177 (43)	Cam sp5	12.5	2 (80)
Pap sp4*	11,25	28023 (2)	Tap sp2	12.5	0 (127)
Irido sp5*	8,75	12207 (3)	Phe sp2*	10	4367 (3)
Mon sp7*	8,75	10046 (5)	Bra sp3	10	530 (16)
Tetrap pun	7,5	152 (46)	Pse sp9	10	5 (93)
Pap sp1*	7,5	10174 (4)	Sol sp1	8.75	859 (12)
Para sp7*	7,5	2243 (10)	Sol sp2	8.75	668 (13)
% indivíduos		76%			22%

*As espécies que figuram entre as dez mais abundantes da amostragem em cada savanna.

Aninhamento da fauna de vegetação dentro da fauna de solo

As matrizes de composição de espécies se mostraram significativamente aninhadas para ambos os países e em todas as escalas espaciais, porém no Brasil o grau de aninhamento foi menor do que na Austrália também em todas as escalas de amostragem (escala de pitfall: Austrália, $N = 0.21$; $p < 0.001$ e Brasil, $N = 0.14$; $p < 0.001$; escala de árvore: Austrália, $N = 0.35$; $p < 0.001$ e Brasil, $N = 0.22$; $p < 0.001$; escala de transecto: Austrália, $N = 0.69$; $p < 0.001$ e Brasil, $N = 0.60$; $p = 0.009$). Assim, para ambos os países a fauna de vegetação se mostrou estar aninhada dentro da fauna de solo. Isso ocorre, pois existe ao mesmo tempo uma pequena porcentagem de espécies que ocorrem exclusivamente na vegetação (4,3% para a Austrália e 9,3% para o Brasil) e uma alta porcentagem de espécies que ocorrem apenas no solo (36,6% para a Austrália e 40% para o Brasil) ou em ambos os estratos (46,2% para a Austrália e 38% para o Brasil).

Discussão

Corroborando a primeira hipótese, foi encontrada, em todas as escalas espaciais, uma correlação significativa entre a abundância de formigas no solo e a abundância e composição de formigas na vegetação para a savana australiana, porém não para a savana brasileira. De forma geral, esse padrão pode ser explicado pelo fato de que a assembléia de formigas de vegetação na savana australiana é composta primariamente por formigas que nidificam no solo e que são numericamente abundantes, enquanto na savana brasileira a maioria das espécies mais abundantes no solo não forrageia na vegetação. Como um fator ecológico-evolutivo principal para explicar esse padrão, pode ser citado que na savana australiana a atividade e abundância das espécies de formigas dominantes (e.g. espécies dos gêneros *Irydomyrmex* e *Papyrius* que são ausentes no Brasil) é bem

mais alta do que na savana brasileira. Assim, devido ao grande tamanho dos ninhos dessas mesmas espécies na Austrália (Andersen 1992, Gibb 2005), há então a necessidade de um aumento da área de forrageamento. Dessa forma, as formigas dominantes na Austrália utilizam árvores para a busca de alimento. Essa hipótese é apoiada por outros trabalhos realizados em diferentes regiões da Austrália (Greenslade 1985, Majer 1990, Andersen e Yen 1992). Greenslade (1985) em um trabalho realizado em savanas arbóreas no norte da Austrália demonstrou que espécies do gênero *Irydomyrmex* são as principais limitadoras de formigas exclusivamente arborícolas, pois as mesmas são altamente agressivas e dominantes sobre os recursos encontrados em plantas (ex. nectários extraflorais e excretas açucaradas de hemípteros). De fato, já foi descrito na literatura que espécies do gênero *Irydomyrmex* desenvolveram até mesmo comportamentos mutualísticos com hemípteros que produzem excretas açucaradas (Gibb 2003). Finalmente, Andersen e Yen (1992) apresentam resultados similares ao do presente trabalho, sendo que no dossel de florestas de eucaliptos do tipo *Malee* as duas espécies de formigas mais abundantes nas árvores também foram as mais abundantes no solo. Já no Brasil, apesar de não existirem trabalhos que apontam a influência direta das espécies de formiga de solo sobre as espécies de vegetação, a grande maioria espécies dominantes de solo (ex. gêneros *Pheidole* e *Dorymyrmex*) não são muito abundantes. Além disso, tanto *Pheidole* quanto *Dorymyrmex* possuem poucas espécies associadas ao hábito arborícola (veja Wilson 2003 para *Pheidole* e Shattuck 1992 para *Dorymyrmex*). Por esse motivo, a fauna de formigas de vegetação na savana brasileira parece ter sua abundância e composição de fauna independentes da abundância de formigas de solo.

Ao contrário da hipótese proposta, em termos da riqueza de espécies, excetuando-se a escala de transecto, existe uma correlação significativa entre a riqueza de formigas de solo e a riqueza e composição de formigas de vegetação no Brasil, enquanto na

Austrália essa correlação é inexistente. Esse resultado pode ser explicado pelo fato de que cerca de um terço da fauna de formigas se movimentam entre estratos na savana brasileira. Assim, enquanto 32,4% das espécies que nidificam no solo (33 espécies) forrageiam também na vegetação, 29,2% das espécies que nidificam em árvores (14 espécies) descem também ao solo para forragear. Contudo, usando o mesmo raciocínio para a savana australiana, e levando em consideração que 54,5% das espécies de solo (48 espécies), também sobem nas árvores, o que estaria explicando a falta de correlação entre a riqueza de espécies de solo e a riqueza e composição de espécies na vegetação? Fatores ecológicos relacionados com a estruturação do hábitat e competição podem ser apontados como possíveis. Primeiramente, a assembléia de formigas que forrageia em árvores na Austrália é composta em sua maioria de espécies dominantes que nidificam no solo. Além disso, a própria estrutura do ambiente arborícola (formando rotas limitadas para o forrageamento de formigas) permite que exista uma maior probabilidade de encontros competitivos entre espécies nas árvores quando comparado com o solo (Yanoviak e Kasparý 2000). Assim, é de se esperar que as formigas dominantes na Austrália tenham um efeito bastante negativo sobre a presença de outras espécies principalmente na vegetação e assim anular o padrão de correlação entre riqueza de solo e vegetação. Yanoviak e Kasparý (2000) encontraram que a fauna de vegetação no dossel de uma floresta tropical tem maior atividade e defende com mais agressividade os recursos alimentares do que formigas que forrageiam na serrapilheira. Outro importante fator a ser considerado, é a própria resposta da fauna de ambos os estratos em relação à estruturação do hábitat. Para a savana brasileira, a riqueza de formigas no solo e na vegetação parece responder de forma similar a mudanças na estruturação do habitat. Por exemplo, tanto a riqueza de espécies de formigas no solo quanto a riqueza de espécies de vegetação respondem positivamente à riqueza e densidade de árvores (Ribas et al. 2003, Lopes e

Vasconcelos 2008). Assim, para a savana brasileira fatores como maior riqueza de espécies de árvores, maior conectividade entre copas (ambos relacionados com a fauna de vegetação) e maior quantidade e variedade da serrapilheira (para a fauna de solo) são geralmente positivamente correlacionados entre si e também com a riqueza de espécies de formigas tanto de solo quanto de vegetação. Por outro lado, na savana australiana, não existe uma relação entre a complexidade da vegetação e a riqueza e abundância de formigas arborícolas (dados não publicados). Ao contrário, por facilitarem o forrageamento das formigas, áreas com uma menor densidade arbórea e menor quantidade de serrapilheira parecem possuir um maior número de espécies de alguns gêneros de formigas dominantes de solo na savana australiana (Andersen et al. 2007a). Assim, os efeitos dos fatores relacionados com a heterogeneidade de habitat poderiam ser diferenciados sobre a fauna de formigas de solo e de vegetação fazendo com que a correlação entre a riqueza de espécies entre estratos seja perdida na savana australiana.

A ausência de correlação entre a riqueza de espécies no solo e a riqueza e composição de espécies na vegetação no Brasil, especificamente na escala de transecto, pode ser explicada por diferentes fatores metodológicos. Primeiramente, a ausência de correlação pode ter sido influenciada pela maior densidade arbórea presente na área do transecto 1 (dez das 20 “árvores” desse transecto se localizam em uma mancha de cerrado denso dentro da RPPN Panga). Estudos apontam que existe uma relação positiva entre a densidade arbórea e a riqueza de espécies de formigas em árvores (Ribas et al. 2003), sendo que a riqueza de espécies no solo pode não acompanhar essa relação. De fato, o transecto 1 foi o transecto que apresentou o maior número de espécies de formigas na vegetação e se os dados desse transecto fossem retirados da análise a correlação passaria a ser significativa (Figura 4). Isso sugere que na savana brasileira a correlação entre a riqueza de espécies no solo e vegetação seja existente apenas em áreas de savana

com uma densidade arbórea mediana (ex. *cerrado sentido restrito*; Ribeiro e Walter 1998). Já a falta de significância entre riqueza de espécies no solo e a composição de espécies na vegetação mesmo com um alto valor de relação ($r = 0,95$) pode ser atribuída ao baixo número de transectos ($n = 4$).

Em termos de aninhamento de espécies, assim como esperado, a fauna de formigas de vegetação na Austrália é um subconjunto da fauna de formigas de solo sendo que este aninhamento é causado primordialmente pela alta riqueza de espécies ativas e abundantes no solo somado a escassez de espécies exclusivas de vegetação (cerca de 5% do total de espécies). Por outro lado, ao contrário do esperado, houve também um aninhamento significativo da fauna de vegetação dentro da fauna de solo para a savana brasileira. A principal causa deste inesperado padrão de aninhamento para o Brasil é baseado em dois fatores principais: (1) o número de espécies na vegetação é muito menor do que no solo (81 e 126 espécies, respectivamente) e (2) a movimentação entre estratos é praticamente igual (um terço da fauna de cada estrato forrageia tanto no solo quanto na vegetação). Assim, o número de espécies exclusivas no solo se torna muito maior do que na vegetação (45 e 14 espécies, respectivamente), causando assim o aninhamento.

De forma geral, para ambas as savanas o aninhamento foi causado basicamente pelo fato de que, diferentemente do habitat de solo, existe uma série de limitações para formigas exclusivamente arborícolas no habitat vegetação. Dentre essas limitações, duas podem ser consideradas como principais. Em primeiro lugar, a baixa estatura da vegetação em savanas aliada a falta de um dossel contínuo (Ruber 1987) fazem com que a dispersão das espécies de formigas que vivem em plantas seja muito dificultada. Por último, a disponibilidade de alimento em uma árvore isolada é limitada, sendo que a grande maioria das espécies de formiga terá que necessariamente forragear também no solo para a obtenção de alimento. Assim, essas limitações apresentadas acima que apenas

influenciam a fauna de formigas arborícolas acaba diminuindo o número de espécies em árvores e causando a falta de uma fauna exclusiva de vegetação. Isso acaba por determinar que a fauna de vegetação seja um subconjunto da fauna de solo.

Contraste entre o número de espécies exclusivamente arborícolas nas savanas da Austrália e Brasil

Assim como diversos outros trabalhos realizados na Austrália (Greenlade 1985, Majer 1990, Andersen e Yen 1992, Andersen et al. 2006) foi encontrado na presente tese que a assembléia de formigas da savanna australiana que nidifica e forrageia em árvores tem uma baixa riqueza de espécies (apenas cinco das 93 espécies). Por outro lado, na savana brasileira 43 das 150 espécies coletadas fazem ninhos em árvores, sendo que fauna que nidifica na vegetação pode ser considerada rica para ambientes savânicos. Tanto fatores históricos quanto fatores ecológicos podem ser citados como possíveis causadores desse padrão. Serão apresentados aqui três possíveis fatores principais:

(1) Origem biogeográfica

No Brasil as savanas surgiram através de retrações de formações florestais (Redford e Fonseca 1986) que nunca desapareceram completamente. Por outro lado, a savana australiana, se retraiu e se expandiu em áreas desérticas (Horton 1984) sendo que suas formações florestais se tornaram ao longo do tempo sucessivamente isoladas ou possivelmente totalmente eliminadas durante períodos antigos de contração (Webb e Tracey 1981). Dessa forma, levando em consideração que as florestas tropicais suportam a maior biodiversidade de formigas exclusivamente arborícolas (Brühl et al. 1998) é plausível se esperar que o número de espécies exclusivamente arborícolas deva ser bem

menor na savana australiana do que o da savana brasileira. Essa hipótese é reforçada ao analisarmos a fauna de formigas atual dentro das intrusões florestais nas savanas da Austrália e do Brasil. Assim, enquanto no Cerrado Brasileiro existem intrusões florestais (principalmente matas de galeria e matas mesófilas), que são ricas em espécies de formigas exclusivamente arborícolas (Lopes e Vasconcelos 2008), na Austrália as florestas de moções apresentam baixa riqueza de espécies de vegetação (Andersen et al. 2007b). Em suporte a essa hipótese Majer (1990) também cita, dentre outros fatores, a origem biogeográfica como um possível causador da baixa diversidade de formigas arborícolas nas florestas australianas.

(2) Disponibilidade de locais de nidificação para formigas em árvores

Em termo de disponibilidade de sítios de nidificação, a vegetação na savana australiana pode ser considerada pouco atrativa para formigas. Isso ocorre, pois a savana arbórea na Austrália possui freqüentemente uma monodominância de espécies arbóreas (principalmente *Eucalyptus tetradonta* e *Eucalyptus miniata*; Mott et al. 1985). Essas também possuem troncos lisos eretos e poucas cavidades naturais, que são muito importantes para a nidificação de formigas (Hölldobler e Wilson 1990). Por outro lado, na savana brasileira existe um alto número de espécies de árvores que são, em sua maioria, tortuosas, possuem cascas grossas e cavidades naturais (Ribeiro e Walter 1998), aumentando a disponibilidade de sítios de nidificação para formigas. Assim, a maior disponibilidade de sítios de nidificação para formigas em árvores na savana brasileira aumentaria o número de espécies que nidificam e forrageiam na vegetação em comparação com a savana australiana.

(3) *Competição com espécies dominantes de solo*

Assim como já discutido acima, a presença de formigas altamente abundantes e agressivas de solo forrageando em árvores pode ser considerado como um dos fatores mais importantes para a escassez de formigas exclusivamente arborícolas na savana australiana. Vários trabalhos demonstram a importância das formigas carnívoras (“meat ants”) sobre a estruturação da comunidade de formigas na Austrália (Andersen e Patel 1994, Gibb e Hochulli 2003, Gibb 2005). Dessa forma, um número muito reduzido de espécies que consegue escapar dos efeitos negativos das espécies dominantes acaba por nidificar em árvores (ex. *Oecophila smaradigna*, *Crematogaster* spp. e *Tetraponera punctulata*). Já para o Brasil, meus dados indicam que provavelmente o efeito negativo das espécies dominantes de solo causados na vegetação são muito pequenos ou praticamente nulos.

Conclusão

Os resultados encontrados aqui indicam que diferentemente das florestas tropicais, onde a estratificação vertical da fauna é bem clara (Brühl et al. 1998), nas savanas tropicais da Austrália e em menor grau nas do Brasil, a fauna de formigas de vegetação é um subconjunto da fauna de solo. Apesar disso, a correlação entre a fauna de solo e vegetação em ambas as savanas é diferenciada. Assim, enquanto na savana australiana a abundância de formigas de vegetação relaciona-se com a abundância de formigas no solo, mas não com a riqueza, na savana brasileira a correlação existe com a riqueza, mas não com a abundância. A partir disso pode-se concluir que a assembléia de formigas de vegetação na savana australiana é composta primariamente pelas formigas mais abundantes que nidificam no solo, além de algumas poucas espécies exclusivas de vegetação. Já a savana brasileira, a assembléia de formigas arborícolas é composta de

espécies que nidificam e forrageiam na própria vegetação e também por várias espécies, não necessariamente as dominantes numéricas, que nidificam no solo. Fatores como origem biogeográfica, disponibilidade de recursos na vegetação e competição com espécies de solo são apontados como principais para grande diferença encontrada no número de espécies que nidificam em árvores entre as savanas estudadas. Estudos experimentais que possam controlar tais fatores são encorajados para explicar a diferença na estrutura e distribuição da fauna de formiga em savanas tropicais.

Referencias Bibliográficas

- Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P. R. G. Jr, R. D. Loyola and W. Ulrich, 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. *Oikos* **117**: 1227-1239.
- Andersen, A. N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* **140**:401-420.
- Andersen, A. N. 2000. The ants of northern Australia: a guide to the monsoonal fauna. CSIRO, Collingwood, Vic.
- Andersen A. N. and A. D. Patel. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* **98**: 15-24.
- Andersen, A. N., and A. Y. Yen. 1992. Canopy ant communities in the semiarid Mallee region of north-western Victoria. *Australian Journal of Zoology* **40**:205-214.
- Andersen, A. N., T. Hertog, and J. C. Z. Woinarski. 2006. Long-term fire exclusion and ant community structure in an Australian tropical savanna: congruence with vegetation succession. *Journal of Biogeography* **33**:823-832.
- Andersen, A. N., C. L. Parr, L. M. Lowe, and W. J. Muller. 2007a. Contrasting fire-related resilience of ecologically dominant ants in tropical savannas of northern Australia. *Diversity and Distributions* **13**:438-446.
- Andersen, A. N., L. T. van Ingen and R. I. Campos. 2007b. Contrasting rainforest and savanna ant faunas in monsoonal northern Australia: a rainforest patch in a tropical savanna landscape. *Australian Journal of Zoology* **55**: 363–369.

- Atmar, W., and B. D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* **96**: 373-382.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam and K.E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **14**:285-297.
- Campos, R. I., C. T. Lopes, W. C. S. Magalhães and H. L. Vasconcelos. 2008. Estratificação vertical de formigas em cerrado sentido restrito no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas – GO. *Iheringia, Série Zoologia* **98**: 311-316.
- da Silva, R. R., C. R. F. Brandao, and R. Silvestre. 2004. Similarity between Cerrado localities in central and southeastern Brazil based on the dry season bait visitors ant fauna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **39**:191-199.
- Erwin, T. L., 1989, Canopy arthropod biodiversity: A chronology of sampling techniques and results. *Revista Peruana de Entomologia*, **32**: 71-77.
- Gibb H. 2003. Dominant meat ants affect only their specialist predator in a complex natural system. *Oecologia*. **136**: 609-615.
- Gibb, H. 2005. The effect of a dominant ant, *Iridomyrmex purpureus*, on resource use by ant assemblages depends on microhabitat and resource type. *Austral Ecology* **30**: 856-867.
- Gibb, H., and D. F. Hochuli. 2003. Anthropogenic disturbance facilitates colonization by a dominant ant: effects on ant community composition, biomass and resource use. *Oikos* **103**: 469-478.
- Greenslade, P. 1985. Preliminary observations on ants (Hymenoptera: Formicidae) of forests and woodlands in the Alligator Rivers region, N.T. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*. **13**: 153-60 12.

- Guimarães, P. R. and P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. **21**: 1512-1513.
- Harada, A. Y. and J. Adis. 1998. Ants obtained from trees of a “Jacareúba” (*Calophyllum brasiliense*) forest plantation in Central Amazonian by canopy fogging: first results. *Acta Amazônica* **28**: 309-318.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Horton, D. R. 1984. Dispersal and speciation: Pleistocene biogeography and the modern Australian biota. In: Archer M. and G. Clayton, (eds.), *Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australasia: Animals in Space and Time*, Hesperian Press, Sydney, pp. 113-118.
- Huntley, B. J. and B. H. Walker. 1982. Introduction. *Ecology of Tropical Savannas*. *Ecological Studies* **42**: 1-2.
- Itino, T. and Sk. Yamane. 1995. The vertical distribution of ants on canopy trees in a Bornean lowland rain forest. *Tropics* **4**: 277-281.
- Lopes, C. T. and H. L. Vasconcelos 2008. Evaluation of three methods for sampling ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* **37**: 399-405.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Chapman and Hall, London. 179 p.
- Majer, J. D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australian. *Biotropica* **21**: 193-220.
- Mott, J. J., J. Williams, M. H. Andrew and A. N. Gillison 1985. Australia savanna ecosystems. In: Tohill J. C and J. J Mott, (eds), *Ecology and Management of the World's Savanna*, Australian Academy of Science, Canberra, pp.56-82.

- Oliveira-Filho, A. T. and J. A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and wood flora of the Cerrado Biome. In. Oliveira P. S. and R. J. Marquis, (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, Columbia: Columbia University Press, pp.91-120.
- Parr, C. L. and S. L. Chown. 2001. Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation* **5**: 27-36.
- Redford, K. H. and G.A.B. Fonseca. 1986. The role of the gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's nonvullant mammalian fauna. *Biotropica* **18**:126-135.
- Ribas, C. R., J. H. Schoereder, M. Pic, and S. M. Soares. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* **28**:305-314.
- Ribeiro, J. F. and B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In. Sano, S. M. and S. P. Almeida, (eds.), *Cerrado ambiente e flora*, Brasília: Embrapa, pp.89-166.
- Ribeiro, J. F., B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomia do bioma Cerrado. In: Sano, S. M., Almeida, S. P. (Eds.) *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, DF: EMBRAPA. p.47-86.
- Shattuck, S. O. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* **21**:1-176.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf . 1995. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Freeman, New York.

- Tobin, J. E. 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society* **105**:105-112.
- Vasconcelos, H. L. and J. M. S. Vilhena. 2006. Species Turnover and Vertical Partitioning of Ant Assemblages in the Brazilian Amazon: A Comparison of Forests and Savannas. *Biotropica* **38**: 100-106.
- Webb, L. J. and J. G. Tracey. 1981. Australian rainforests: patterns and change, In: *Ecological Biogeography of Australia* pp. 607-94. Ed. A. Keast (W. Junk, TheHague).
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* **19**: 245-251.
- Wilson, E. O. 2003. *Pheidole* in the new world, a dominant, hyperdiverse ant genus. Harvard University Press. Cambridge, MA. 794 pp.
- Yanoviak, S. P., and M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* **89**:259- 266.

Capítulo 3

A importância da competição interespecífica na estruturação de assembléias de formigas em savanas tropicais: um teste de hipóteses contrastando Austrália e Brasil

Resumo

O objetivo do presente trabalho foi determinar a importância da competição interespecífica sobre a estruturação da comunidade de formigas nas savanas da Austrália e do Brasil. Foram utilizados modelos nulos de co-ocorrência de espécies baseados em coletas de pitfall e observações comportamentais diretas em iscas atrativas. A competição se mostrou mais importante na estruturação da assembléia de formigas da savana australiana do que da savana brasileira independente do estrato de forrageamento das formigas. Tanto no Brasil quanto na Austrália a competição se mostrou relativamente mais importante no solo do que na vegetação. Apesar disso, modelos nulos de co-ocorrência de espécies sugerem que a competição é um fator importante na estruturação da assembléia de formigas apenas para o habitat de solo da savana australiana. Isto porque para a fauna de formigas de solo no Brasil e de vegetação em ambas as savanas, foi encontrado um padrão aleatório de co-ocorrência de espécies. Este estudo demonstra que a competição é sim um importante fator de estruturação da fauna de formigas em savanas, porém outros fatores tais como preferência de habitat e fatores estocásticos de extinção e colonização devem ser levados em consideração para explicar a organização de comunidades de formigas em savanas tropicais.

Palavras-chave: modelos nulos, co-ocorrência de espécies, comportamento, dominância e estrutura de comunidades.

Introdução

O papel da competição na determinação da estrutura de comunidades é um dos assuntos mais controversos dentro da ecologia (Schoener 1974, Connell 1980, Ribas e Schoereder 2002). Existem duas linhas de pensamento principais, que se dividem ao considerar qual é a força primária na estruturação das comunidades: interações bióticas (principalmente competição) ou respostas individuais das espécies às condições ambientais (Gurevitch et al. 1992, Ribas e Schoereder 2002). Para formigas existe um grande consenso sobre a importância da competição na organização de suas assembléias (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Hölldobler e Wilson 1990, Albrecht e Gotelli 2001). Trabalhos abordando diferentes assuntos, tais como hierarquia de dominâncias (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Davidson 1998), mosaicos (Djiéto-Lordon e Dejean 1999), e partição de recursos (Albrecht e Gotelli 2001) são exemplos da importância da competição para assembléias de formigas.

Em savanas tropicais, os trabalhos envolvendo competição e formigas estão concentrados em determinar a importância das espécies dominantes na redução da diversidade (Andersen 1992, Andersen e Patel 1994, Parr 2008 e Vasconcelos et al. 2008). Apesar disso, Parr (2008) demonstrou por meio de modelos nulos que dentre três diferentes fisionomias da savana africana apenas uma possui a assembléia de formigas significativamente estruturada por competição. Além disso, Ribas e Schoereder (2004) sugerem que além da competição, as condições do habitat e fatores estocásticos de colonização e extinção também devem ser considerados para explicar a formação de mosaicos de formigas arborícolas na savana brasileira. No entanto, nenhum trabalho comparou a importância da competição na estruturação de comunidades de formigas entre áreas de savana isoladas geograficamente.

Dentre as savanas tropicais, as savanas da Austrália e do Brasil se destacam como duas das mais importantes em termos área (Huntley e Walker 1982). A comparação da importância da competição sobre a comunidade de formigas entre áreas de savana localizadas nesses dois países se torna especialmente interessante pelas diversas similaridades encontradas em suas vegetações. A savana australiana e o Cerrado brasileiro localizam-se em latitudes similares, possuem uma extensão territorial bem semelhante (aproximadamente 1.900.000 Km²), e também clima e regimes de pluviosidade parecidos (Mott et al. 1985, Oliveira-Filho e Ratter 2002). Além disso, apesar de existirem trabalhos abordando a importância da competição tanto na savana brasileira quanto na australiana (Andersen e Patel 1994, Vasconcelos et al. 2008), nenhum trabalho apresentou uma comparação direta entre elas baseada em uma coleta totalmente padronizada.

Apesar da falta de dados sobre a importância da competição interespecífica nas savanas da Austrália e do Brasil, dados comparativos sobre a riqueza, abundância e composição da fauna formigas entre esses dois biomas (Capítulo 1 da presente tese) indicam que a competição interespecífica seria mais intensa na savana australiana do que na brasileira. Assim, começando com riqueza, foi constatado que o número total de espécies de formigas na savana australiana é muito menor que na savana brasileira. Diversos estudos demonstram que a competição interespecífica pode causar um decréscimo no número de espécies em assembléias de formigas (Andersen 1992, Andersen e Patel 1994, Parr 2008, Vasconcelos et al. 2008). Em segundo lugar, já em relação a abundância, foi encontrado três vezes mais indivíduos de formigas na Austrália do que no Brasil. Já foi demonstrado para três diferentes continentes, que a abundância de espécies dominantes pode causar uma alta pressão competitiva sobre toda a comunidade de formigas (Parr et al. 2005). Finalmente, como indicativo mais importante,

se encontra a diferença na composição de espécies entre savanas. Assim, várias espécies de formigas altamente agressivas e dominantes (p. ex. espécies dos gêneros *Iridomyrmex* e *Papyrius*, além de *Oecophyla smaradigna*) são componentes conspícuos da savana australiana, porém não ocorrem no Brasil. As espécies pertencentes a esses gêneros são consideradas quase sempre as competidoras mais fortes principalmente pelo fato de sua elevada abundância e agressividade (Andersen e Patel 1994). Vários trabalhos já demonstram a importância de *Iridomyrmex* na modificação da comunidade de formigas na Austrália (Andersen e Patel 1994, Gibb e Hochulli 2003, Gibb 2005). Ao contrário disso, no Brasil as espécies dominantes (espécies do gênero *Pheidole*) possuem uma abundância e agressividade bem reduzidas quando comparadas a *Iridomyrmex* e *Papyrius*. Desse modo, é plausível acreditar que a maior abundância de formigas dominantes poderia agir aumentando a competição e diminuindo assim a riqueza de espécies na Austrália (Capítulo 1 da presente tese).

Atualmente, modelos nulos que testam padrões de co-ocorrência de espécies vêm sendo largamente utilizados para determinar se a competição é um importante fator na estruturação de comunidades de formigas (Gotelli e Ellison 2002, Ribas e Schoereder 2002, Sanders et al. 2007a, Parr 2008). Por meio da comparação de matrizes reais contra matrizes nulas (geradas por algoritmos que simulam mecanismos ecológicos), é possível testar o grau de estruturação de determinada assembléia (Gotelli 2000). Assim, dependendo do padrão de co-ocorrência de espécies, uma assembléia pode estar estruturada de forma agregada, aleatória ou segregada (Diamond 1975). Em uma assembléia estruturada por competição, se esperaria que a co-ocorrência de espécies fosse menor do que a esperada ao acaso, causando segregação (Diamond, 1975). Assim, baseado no fato de que a competição é considerada um importante fator na estruturação de comunidades de formigas (Hölldobler e Wilson 1990), é de se esperar que tanto a

assembléia de formigas da Austrália quanto a do Brasil sejam significativamente segregadas. Além disso, através dos mesmos modelos de co-ocorrência de espécies é possível também comparar o grau de estruturação entre diferentes assembléias de formigas (Sanders et al. 2003, Sanders et al. 2007a).

Apesar disso, a simples demonstração de padrões de co-ocorrência de espécies não-aleatórios não indica quais os fatores que causaram esse padrão (Stone e Roberts 1992). Desse modo, não é possível determinar a importância da competição isoladamente apenas se baseando em modelos nulos (Diamond 1975). Diferentes forças, como por exemplo a preferência das espécies por determinado habitat ou microhabitat (Zobel 1997) ou diferentes histórias evolutivas dos habitats ou espécies (Badano et al. 2005), podem também causar segregação ou agregação em comunidades (Gotelli e Ellison 2002). Dessa forma, ainda fazem-se necessários outros métodos para que se detecte de uma maneira mais precisa a real importância da competição em uma comunidade (Parr 2008). Um dos métodos mais eficazes de análise da competição em assembléias de formigas é a observação direta de interações antagônicas entre indivíduos e/ou espécies (Hölldobler e Wilson 1990, Yanoviak e Kaspari 2000). Através dessas observações é possível definir a hierarquia de dominância entre espécies estudadas além de determinar o grau de dominância local da fauna de formigas (Savolainen e Vepsäläinen 1988, Davidson 1998, Yanoviak e Kaspari 2000). Neste caso, comparando-se a savana australiana com a savana brasileira, minha hipótese é que a assembléia de formigas na Austrália possui uma maior dominância sobre as iscas, expressa através de uma maior proporção de espécies dominantes.

O objetivo do presente trabalho foi unir métodos modernos de modelos nulos baseados em matrizes de presença e ausência de espécies (Gotelli 2000) com observações comportamentais diretas (Yanoviak e Kaspari 2000) para gerar informações sobre a

importância da competição interespecífica sobre a comunidade de formigas nas savanas da Austrália e do Brasil (Parr 2008). Como a estrutura da comunidade de formigas de solo e vegetação possui características diferenciadas para as savanas estudadas (Capítulo 2 da presente tese), o presente trabalho pretende responder a seguinte pergunta: a competição interespecífica seria mais intensa na savana australiana do que na savana brasileira tanto para formigas de solo quanto para formigas de vegetação?

Material e métodos

Área de estudo

As coletas de dados foram realizadas exatamente nos mesmos locais e nos mesmos transectos do capítulo 1 e dessa forma as informações referentes a este tópico não serão repetidas aqui.

Coleta de formigas: modelos nulos

O método para medir o padrão de co-ocorrência de espécies da assembléia de formigas foi baseado no índice C (Stone e Roberts 1990). Para a obtenção do índice C foram realizadas coletas utilizando-se armadilhas do tipo pitfall. O pitfall foi escolhido por dois fatores principais. Primeiramente, essa metodologia já foi largamente utilizada em trabalhos que testam o padrão de co-ocorrência de espécies utilizando-se o índice C (Gotelli e Ellison 2002, Parr 2008). Em segundo lugar o pitfall é considerado a metodologia mais eficiente na coleta de espécies de formigas para os habitats savânicos (Lopes e Vasconcelos 2008).

Os pitfalls foram instalados seguindo como base as 20 árvores dentro de cada transecto. Cada uma dessas plantas correspondeu a uma “estação de coleta”, que é o

conjunto formado por oito armadilhas do tipo pitfall subdivididas em dois estratos (solo e vegetação) (Figura 1A). Assim, quatro armadilhas foram colocadas no solo exatamente abaixo da planta escolhida, enquanto as outras quatro foram fixadas com fita adesiva, o mais perto possível da copa da própria planta. As armadilhas do tipo pitfall foram confeccionadas utilizando-se tubos plásticos do tipo coletor universal de 80 ml. Para aumentar a captura de formigas, dentro de cada estrato duas armadilhas foram iscadas com sardinha e óleo e duas com mel. Esses atrativos foram passados dentro e na borda dos tubos. Os pitfalls foram preenchidos até a metade por água com detergente e recolhidos após 48 horas do início do experimento. Assim, dentro dos oito transectos (quatro em cada país) foram instalados ao todo 1280 pitfalls em 160 estações de coleta (20 estações dentro de cada transecto; figura 1A).

Coleta de formigas: observações comportamentais

Para as observações comportamentais sobre o recrutamento e agressividade das espécies, a metodologia de coleta escolhida foi a de iscas atrativas. Cada isca atrativa foi construída com um pedaço de papel A4 (exatamente $\frac{1}{4}$ de folha) colocado diretamente no solo, sendo que para aumentar o número de formigas atraídas para as iscas foram colocadas sobre o papel aproximadamente 30 g de mel ou 30 g de sardinha em lata conservada em óleo vegetal. Assim, no estrato de vegetação as iscas foram fixadas com fita crepe nos galhos ou troncos de cada árvore. Exatamente abaixo da base de cada árvore escolhida, foram também colocados os mesmos dois tipos de isca (mel e sardinha) diretamente sobre o solo. Tanto no solo quanto na vegetação essas iscas foram colocadas a uma distância de 0,5 até 1,0 m uma da outra para facilitar o censo das quatro iscas ao mesmo tempo. Durante 64 minutos, essas iscas foram observadas continuamente e após esse tempo foi anotado o número de espécies e indivíduos de formigas em cada isca. Ao

fim do tempo, quando possível, pelo menos três exemplares de cada espécie foram coletados para posterior montagem e identificação em laboratório. Para diminuir o efeito do horário do dia e também da estação de coleta, esse procedimento foi realizado sempre durante a estação seca e também em horários específicos do dia (entre 6 e 9 horas da manhã e 3 e 6 horas da tarde). Cada conjunto de quatro iscas (duas na planta e duas logo abaixo no solo) foi considerado como uma “estação de coleta”. Dentro de cada um dos oito transectos foram amostradas 20 estações de coleta totalizando 640 iscas distribuídas em 160 estações de coleta (80 por país; figura 1B).

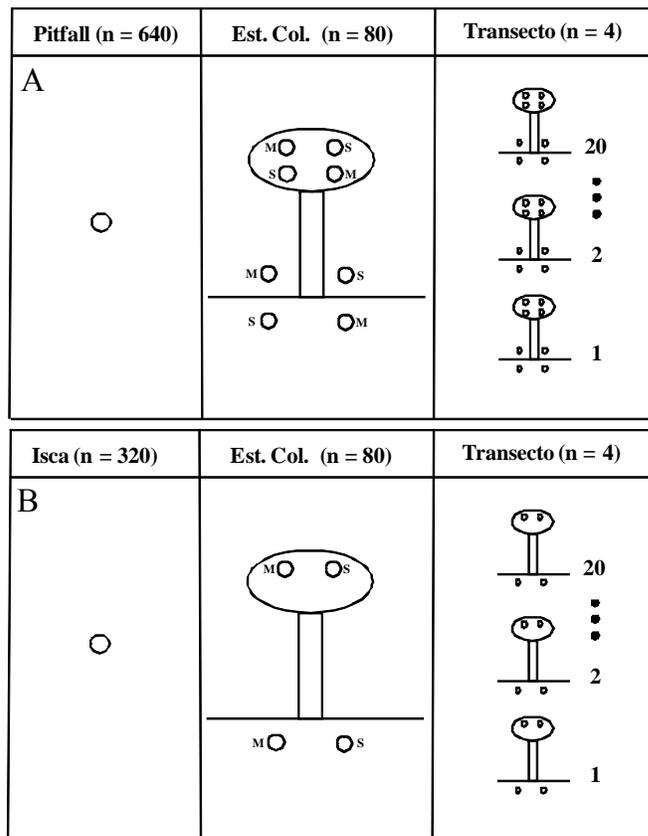


Figura 1. Desenho esquemático mostrando o número de pitfalls/iscas, “estações de coleta” e transectos. Dentro de cada savana foram amostrados 640 pitfalls (A) e 320 iscas (B); esses pitfalls e iscas foram distribuídos em 80 “estações de coleta” que por sua vez foram distribuídas em quatro transectos lineares (20 “estações de coleta” em cada). Est. Col. : Estação de coleta; M: isca ou pitfall de mel e S: isca ou pitfall de sardinha.

Classificação das iscas e espécies

Ainda dentro da metodologia de observação comportamental, para avaliar e comparar a importância da competição da assembléia de formigas entre as savanas da Austrália e do Brasil foram feitas duas classificações distintas, uma baseada na dominância de formigas sobre as iscas e outra baseada na classe de dominância de cada espécie de formiga. Em relação à dominância sobre as iscas, para que se obtivesse uma medida única da intensidade competitiva, foi criado um critério de classificação que levasse em consideração ao mesmo tempo dominância numérica e comportamental nas iscas. Por meio da observação direta das iscas, as mesmas foram classificadas em três classes: 1 - “iscas com dominância”: aquelas que dentro do tempo de observação apresentaram a presença de pelo menos duas espécies de formigas, sendo que apenas uma monopolizou a isca de forma a repelir a presença de outras espécies; 2 - “iscas sem dominância”: aquelas que apresentaram a presença de duas ou mais espécies de formigas na isca sendo que nenhuma delas teve a sua abundância excessivamente aumentada, de forma que as espécies dividiram o recurso oferecido dentro do tempo de observação; 3 - “não se aplica”: aquelas que apresentaram nenhuma ou apenas uma espécie de formiga na isca durante todo o tempo de observação. Essas iscas foram retiradas da análise, pois não foi possível determinar dominância comportamental (interações antagônicas) nas mesmas. Assim, foi calculada a proporção média de “iscas com dominância” por transecto para iscas colocadas no solo e na vegetação.

Para a segunda classificação baseada na observação direta de comportamento das formigas, também dentro do tempo de 64 minutos, as espécies de formiga foram classificadas de acordo com a sua classe de dominância. Para essa classificação foi utilizado um modelo proposto por Davidson (1998) e modificado por Yanoviak e Kaspari (2000): As espécies foram separadas em três classes: 1 - “espécies dominantes” -

espécies que defenderam e dominaram a isca contra qualquer outra espécie, tendo sua abundância aumentada em todos os tempos de observação; 2 - “espécies subdominantes” - espécies que defenderam e conseguiram dominar a isca apenas na ausência das espécies dominantes; 3 - “espécies submissas” - formigas que se comportaram subordinadamente, não recrutando ou abandonando a isca com a chegada de qualquer outra espécie. Dessa forma foi obtida a proporção de espécies por classe de dominância em iscas colocadas no solo e na vegetação separadamente para a savana australiana e para a savana brasileira.

Toda a coleta de formigas foi realizada na estação seca entre setembro e novembro de 2005 no Brasil e na mesma estação e entre os mesmos meses do ano de 2006 na Austrália. Todo o material coletado foi triado, montado e identificado até o nível de espécie quando possível. Espécimens testemunhos de cada espécie de formiga foram depositadas na coleção de referência do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais da Universidade Federal de Uberlândia (coleta no Brasil) e no Tropical Ecosystems Research Centre (coleta na Austrália).

Análise dos dados

Obtenção e comparação do padrão de co-ocorrência de espécies

Como medida de intensidade competitiva foi escolhido o índice C (Stone e Roberts 1990). O índice C foi calculado a partir da seguinte fórmula:

$$\text{Índice C} = \frac{\sum(S_i - Q) * (S_i - Q)}{(R) * (R-1) / 2}$$

Onde S_i = total de registros para uma dada espécie (incidência) i ; R = no. de espécies; Q = número de locais (armadilhas pitfall) em que ambos os membros de um par de espécies estão presentes. Para se obter a grau de estruturação das comunidades estudadas, o índice C foi calculado e então comparado a índices calculados para assembleias nulas, onde a co-ocorrência de espécies estaria ocorrendo ao acaso ou sem competição e sobreposição de nichos. Quanto maior o índice C calculado mais segregada se encontra a organização das espécies em uma dada comunidade. Com o resultado do cálculo desses índices foram geradas matrizes de co-ocorrência de espécies. Cada matriz observada foi comparada a matrizes cujos índices de C foram gerados por comunidades aleatorizadas 5000 vezes. Para a cálculo do modelo nulo foi utilizado o algoritmo “fixo-fixo” (Gotelli 2000). Para este algoritmo as somas das linhas e colunas da matriz observada são mantidas fixas, sendo que esse modelo utilizado em conjunto com o índice C de Stone e Roberts (1990) se mostrou menos propenso a erros tipo I e II, podendo detectar padrões significativos mesmo em conjuntos de dados com ruído (Gotelli 2000).

Para calcular o padrão de co-ocorrência de espécies separadamente para a savana australiana e a savana brasileira e também para formigas de solo e vegetação foram criadas 16 planilhas de presença e ausência ao nível de transecto. Essa análise foi feita

separadamente dentro de cada transecto já que é esperado que a interação entre as espécies (p. ex. competição) atue na estruturação de comunidades em escala local (Sanders et al. 2007a). Assim, dentro de cada um dos oito transectos (quatro em cada savana) foram criadas duas planilhas separadamente para formigas de solo e vegetação. Essas planilhas foram organizadas com as espécies como linhas e as “estações de coleta” como colunas.

Como medida de comparação do padrão de co-ocorrência de espécies entre a savana australiana e a savana brasileira para formigas de solo e vegetação ao invés de utilizar diretamente o índice C observado, foi calculado o “tamanho do efeito padronizado” (Standardized Effect Size – SES) para cada uma das 16 matrizes (Sanders et al. 2007a). O valor de SES foi utilizado, pois baseado na teoria de metas-análise, ao se comparar matrizes de dados com tamanhos diferentes (neste caso diferente número de espécies), deve-se buscar o tamanho da diferença (efeito) padronizada entre elas (Gurevitch et al. 1992). No caso do presente trabalho, ao se utilizar diretamente o índice C observado para comparar o grau de estruturação entre assembléias, poderia se incorrer a erro, pois o mesmo é sensível ao número de espécies dentro de cada matriz. Assim, mesmo para uma assembléia totalmente randômica (índice C observado igual ao índice C aleatorizado) o valor do índice C observado pode ser alto dependendo do número de espécies da matriz. Este erro pode ser evitado ao se utilizar o valor do SES, pois o mesmo é calculado pelo número de desvios padrões que o valor do índice C observado fica acima ou abaixo da média dos 5000 índices simulados.

O SES é calculado a partir da fórmula $(I_{obs} - I_{sim})/S_{sim}$, onde I_{obs} é dado pelo índice C observado, o I_{sim} representa o índice C simulado e o S_{sim} mostra o desvio padrão dos índices simulados. Considerando-se uma distribuição de erros normal com um intervalo de confiança de 95%, sabe-se que os valores de SES randômicos ficariam entre -2 e 2.

Assim valores de SES significativamente maiores que 2 representam assembléias segregadas e menores que -2 assembléias agregadas. Todas as análises de modelos nulos foram feitas através do programa EcoSim 7.0 (Gotelli e Entsminger 2002). Para testar a se existe diferença nos valores de SES entre as savanas da Austrália e do Brasil foi feita uma ANOVA bi-fatorial utilizando-se como variável dependente os valores de SES calculado separadamente para cada transecto e para cada estrato (n = 16). Para este mesmo modelo, os tratamentos país (Austrália e Brasil) e estrato (solo e vegetação) foram considerados como variáveis independentes (fatores).

Comparação do padrão de dominância nas iscas

Para determinar se existe diferença na proporção de “iscas com dominância” entre países (Austrália e Brasil) ou estrato de forrageamento (solo ou vegetação) foi utilizado um modelo de ANOVA bi-fatorial. Para garantir independência entre as unidades amostrais a variável dependente foi medida pela proporção média de “iscas com dominância” por transecto (n = 4). Para este mesmo modelo, os tratamentos país (Austrália e Brasil) e estrato (solo e vegetação) foram considerados como variáveis independentes (fatores). Os dados da proporção média de “iscas com dominância” por transecto foram transformados em arco-seno para cumprirem requisitos de normalidade.

Para determinar se a proporção de espécies por classe de dominância variou entre o país (Austrália e Brasil) e o estrato de forrageamento (solo ou vegetação) foram realizados dois testes de qui-quadrado de independência por meio de duas tabelas de contingência 3x2.

Resultados

Modelos nulos

A análise de modelos nulos de co-ocorrência de espécies separadamente para cada transecto demonstrou que as assembléias de formigas de solo, em todos os transectos exceto dois na savana brasileira, obtiveram índices de co-ocorrência maiores do que o esperado ao acaso (Tabela 1), indicando assembléias significativamente segregadas. Por outro lado, para as assembléias de formigas de vegetação, apenas em dois transectos na savana australiana, foram observadas assembléias significativamente segregadas (índices C observados maiores que os aleatorizados; Tabela 1).

Tabela 1. Valores dos testes de modelos nulos para a co-ocorrência de espécies de formigas, calculados separadamente para os quatro transectos localizados na savana australiana e na savana brasileira e também para formigas de solo e vegetação. Para assembléias potencialmente estruturadas por competição o índice C observado (obs.) deve ser significativamente maior que o índice C aleatorizado (ale.). Em negrito valores de p que demonstram valores de índices observados significativamente maiores que seus respectivos índices aleatorizados.

	Austrália				Brasil			
	Índice C obs.	Índice C ale.	Var.	P	Índice C obs.	Índice C ale.	Var.	P
T1-Solo	5.16	4.83	0.002	0.008	5.61	5.60	0.002	0.343
T2-Solo	7.55	7.35	0.004	0.002	6.94	6.91	0.003	0.141
T3-Solo	6.57	6.45	0.007	0.038	6.68	6.60	0.006	0.041
T4-Solo	7.55	7.50	0.003	0.010	9.03	8.94	0.001	0.008
T1-Vegetação	5.97	5.70	0.016	0.018	4.90	4.89	0.002	0.372
T2-Vegetação	6.30	6.23	0.023	0.306	3.80	3.83	0.004	0.641
T3-Vegetação	6.48	6.48	0.002	0.453	4.29	4.30	0.003	0.567
T4-Vegetação	6.17	6.09	0.006	0.045	4.45	4.41	0.005	0.269

Em relação a comparação do valor médio do SES por transecto foi observado um efeito significativo dos fatores país ($F_{1,12} = 8,13$; $P = 0,015$) e estrato ($F_{1,12} = 12,11$; $P = 0,005$), com os valores de SES sendo maiores para a Austrália do que para o Brasil, e maior no solo do que na vegetação (Figura 2). Não houve interação significativa entre os fatores estrato e país ($F_{1,12} = 0,006$; $P = 0,943$). Baseado na média e no erro padrão dos valores de SES por transecto, apenas as formigas de solo da savana australiana foram em média significativamente segregadas, embora para formigas de solo no Brasil o valor tenha se aproximado de +2, (Figura 2).

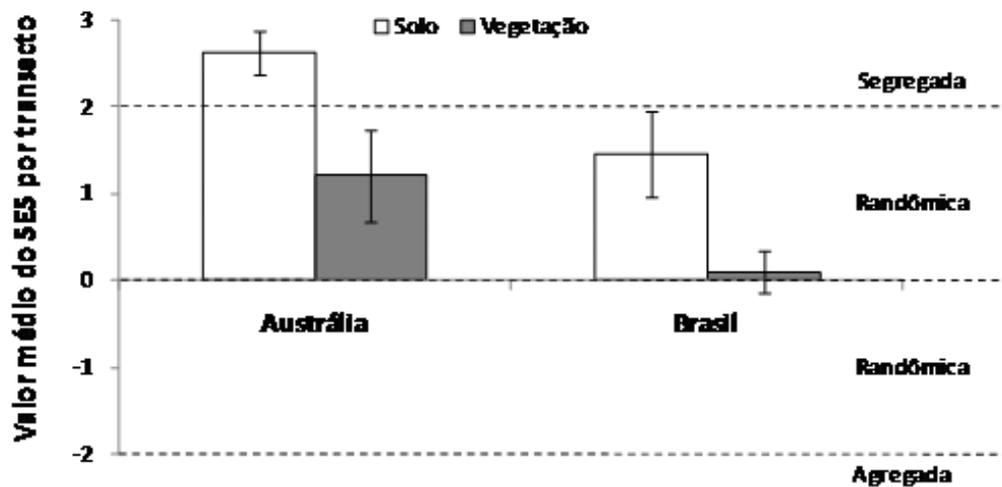


Figura 2. Valores médios do SES por transecto dentro de país (Austrália e Brasil) para assembléias de formigas de solo e vegetação. As barras verticais representam o erro padrão da média. As linhas pontilhadas representam 1.96 desvios padrões a um nível de significância aproximado de $p \geq 0,05$. A esse nível de significância, os valores de SES maiores que 2 representam assembléias significativamente segregadas e menores que -2 assembléias significativamente agregadas.

Dominância nas iscas

A proporção média de “iscas com dominância” por transecto variou significativamente entre países ($F_{1,12} = 46,06$; $P < 0,001$) e estratos ($F_{1,12} = 42,77$; $P < 0,001$) e não houve interação significativa entre esses dois fatores ($F_{1,12} = 4,40$; $P = 0,058$). A proporção de “iscas com dominância” na Austrália foi mais de duas vezes maior que no Brasil e também mais de duas vezes maior para formigas de solo do que para formigas de vegetação (Figura 3).

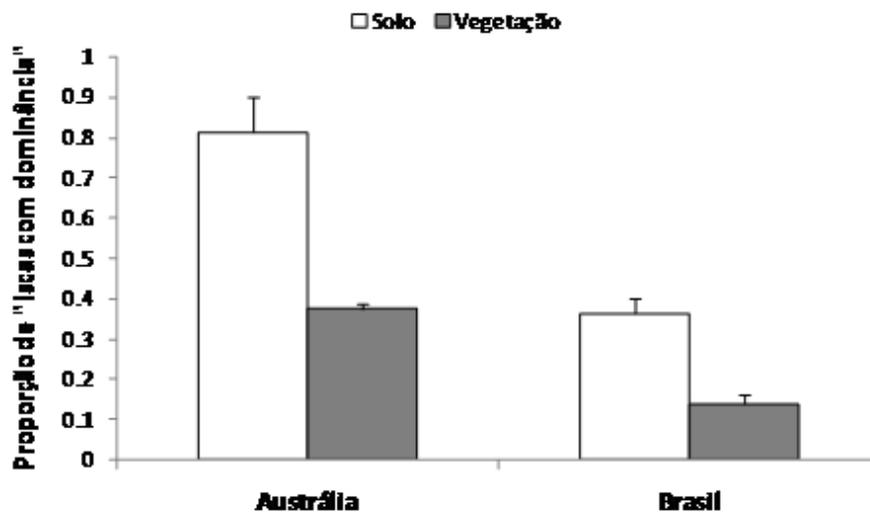


Figura 3. Proporção média de “iscas com dominância” por transecto dentro de cada país (Austrália e Brasil) e estrato (solo e vegetação). As barras verticais representam o erro padrão da média.

Além disso, também houve uma diferença significativa na proporção de espécies por classe de dominância entre as savanas da Austrália e do Brasil (Solo: $\chi^2 = 14,49$; $gl = 2$; $p = 0,0007$ e Vegetação; $\chi^2 = 18,43$ $gl = 2$, $p = 0,0001$) e também entre assembléias de solo e vegetação (Austrália: $\chi^2 = 10,61$; $gl = 2$; $p = 0,005$ e Brasil; $\chi^2 = 14,91$ $gl = 2$, $p < 0,001$; figura 4). Enquanto na Austrália a proporção de espécies na classe “dominante”

chegou a 25% no solo e cerca de 10% na vegetação, no Brasil essa mesma proporção foi menor do que 10% no solo e 7% na vegetação. Em relação à diferença entre estratos pode-se notar que a proporção de espécies submissas foi bem maior na vegetação (certa de 50% na Austrália e 80% no Brasil) do que no solo (certa de 35% na Austrália e 60% no Brasil; figura 4).

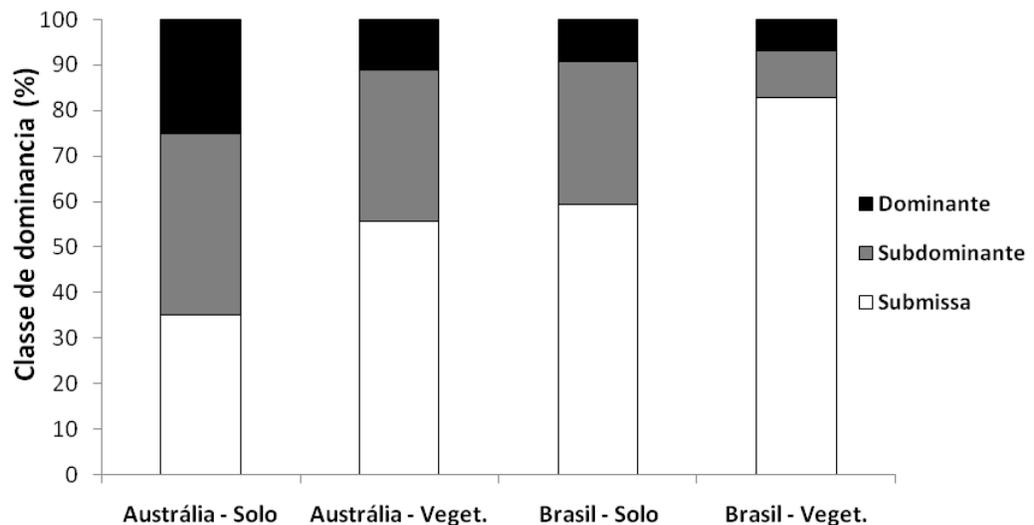


Figura 4. Porcentagem do número total de espécies em cada classe de dominância para formigas que forrageiam no solo ou na vegetação na savana australiana e na savana brasileira.

Para a savana australiana, entre as 10 espécies de formigas classificadas como “dominantes” se destacam como mais freqüentes *Oecophylla smaradigna*, todas as cinco espécies do gênero *Irydomyrmex* e todas as duas espécies do gênero *Papyrius*. Entre as espécies classificadas como “subdominantes” (16 espécies) e “submissas” (14 espécies) na Austrália podem ser citadas como mais freqüentes seis espécies do gênero *Monomorium* e três espécies do gênero *Meranoplus*, respectivamente. Já para a savana brasileira, a classe “dominante” foi composta por sete espécies, onde se destacam duas

espécies do gênero *Pheidole* e uma espécie de *Solenopsis*. Ainda para a savana brasileira, os gêneros que possuíam as espécies mais frequentes classificadas como “subdominantes” (20 espécies) foram *Camponotus* e *Dorymyrmex*. Entre as espécies “submissas” (56 espécies) se destacam oito espécies de *Pseudomyrmex* e oito espécies de *Ectatomma*.

Discussão

Corroborando a hipótese proposta, especificamente para a fauna de formigas de solo, os dados de modelos nulos em conjunto com os dados de observações comportamentais, evidenciam que a competição interespecífica é mais importante para a organização da comunidade de formigas da savana australiana do que da savana brasileira. Outros trabalhos envolvendo competição e formigas nessas duas áreas de savana tropical se limitaram a determinar a importância das espécies dominantes sobre o restante da assembléia de formigas, não fazendo referência a importância da competição de uma forma geral (Andersen 1992, Andersen e Patel 1994, Parr et al. 2005, Vasconcelos et al. 2008). Fatores históricos e ecológicos podem ser citados como possíveis causadores da maior importância da competição interespecífica na savana australiana. Como fator histórico, há a contrastante origem biogeográfica das espécies de Formicidae habitantes destas duas savanas. Enquanto 40% da fauna de formigas da savana australiana possuem afinidades Eyreanas, sendo de origem primariamente de zonas áridas (Andersen 2000), a maioria dos gêneros da savana brasileira são provavelmente de origem florestal, por possuírem como seu centro de biodiversidade as florestas tropicais (Kempf 1972). Isso pode influenciar diretamente na abundância de formigas, pois as áreas desérticas possuem tipicamente uma grande biomassa de

formigas, sendo que isso é especialmente válido para as regiões áridas australianas (Andersen 2003). Entre as formigas australianas de origem desértica podem ser citadas as espécies dos gêneros *Irydomyrmex* e *Papiryus* (Dolichoderinae). De fato, todas as espécies desses gêneros foram classificadas como dominantes e juntamente com algumas espécies do gênero *Monomorium* e *Oecophilla smaragdina* foram as espécies que mais realizaram comportamentos agressivos na iscas. Por outro lado, na savana do Brasil, com exceção de *Monomorium*, nenhum destes gêneros é presente. Além disso, as espécies dominantes da savana brasileira (p. ex. espécies do gênero *Pheidole* e *Solenopsis*, Myrmicinae) possuem ninhos menores e com atividade bem inferior às apresentadas pelas espécies australianas.

Fatores ecológicos atuais podem também influenciar as diferenças na intensidade da competição encontradas aqui. Contrastes na estrutura da vegetação entre ambas as savanas pode ser um possível fator. Enquanto na savana australiana a vegetação possui frequentemente uma monodominância de espécies arbóreas distribuídas em apenas dois estratos (Mott et al. 1985), na savana brasileira existe uma alta riqueza de plantas em três estratos bem definidos (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Essa maior heterogeneidade da vegetação na savana brasileira pode aumentar a disponibilidade de alimento e abrigo para formigas, aumentando assim a riqueza e troca de espécies (Capítulo 1) e diminuindo por consequência a competição. No caso das formigas de solo, o fato de que a riqueza de plantas na savana brasileira (Oliveira-Filho e Ratter 2002) é maior que na savana australiana (Crisp et al. 2001), pode fazer com que a heterogeneidade da serrapilheira seja maior no Brasil do que na Austrália. Isso pode gerar como consequência uma maior disponibilidade de sítios de nidificação para formigas de solo causando uma diminuição da competição na savana brasileira em relação a savana australiana. De fato, na serrapilheira existe uma maior riqueza de espécies de formigas e um maior número de

ninhos em conjuntos de galhos pertencentes a diferentes espécies de plantas quando comparado a conjuntos de galhos pertencentes a apenas uma espécie de planta (Armbrecht et al. 2004). É importante lembrar que no presente trabalho não foi testada a competição por sítios de nidificação e sim por alimento, sendo que o argumento apresentado acima deve ser interpretado com essa ressalva.

Por outro lado, apesar da menor co-ocorrência de espécies na Austrália do que no Brasil independente do estrato, o valor médio do SES por transecto demonstrou padrões randômicos de co-ocorrência de espécies para a assembléia de formigas de vegetação em ambas as savanas. Esse resultado, apesar de não ser surpreendente para a savana brasileira, é para a savana australiana. Assim, mesmo sabendo-se que assembléia de formigas de vegetação na savana australiana é composta primariamente pelas formigas dominantes que nidificam no solo (capítulo 2 da presente tese), a competição não parece ser um fator de grande importância na estruturação dessa fauna. Isso poderia ser possivelmente explicado pelo fato de que para grande maioria das espécies de formigas a agressividade tende a aumentar com a proximidade do ninho (Hölldobler e Wilson 1990). Isso responderia o porquê das espécies de formigas de solo serem menos agressivas quando forrageiam em árvores, gerando assim um padrão de co-ocorrência não segregado. Além disso, Sanders et al. (2007b), trabalhando em cultivos de cacau na Mata Atlântica brasileira, demonstrou que a presença de espécies de formigas dominantes pode causar uma randomização na co-ocorrência de espécies de formigas arborícolas. No entanto, para a savana australiana, é pouco provável que a presença das espécies dominantes tenha causado o padrão de co-ocorrência randômico. Ao contrário disso, a menor proporção de espécies dominantes na vegetação quando comparado com o solo (10 e 25% respectivamente), juntamente com a menor abundância de formigas (Capítulo

1), podem ter tornado o efeito da competição não detectável estatisticamente para esse estrato.

Foi também observado aqui que independente do país, tanto os dados de modelos nulos quanto os dados de observação comportamental demonstraram que a competição é relativamente menos importante para a assembléia de formigas de vegetação do que de solo. Um trabalho de revisão bibliográfica demonstrou que de 14 diferentes artigos que analisavam mosaicos de formigas arborícolas apenas sete demonstraram que a competição era importante para estruturação das comunidades (Ribas e Schoereder 2002). Para as savanas estudadas, contrastes na disponibilidade de sítios de nidificação para formigas dominantes entre os habitats de solo e vegetação podem possivelmente explicar a diferença da competição entre estratos. Assim, o menor tamanho das árvores e a falta de conectividade entre copas nas savanas do Brasil (Oliveira-Filho e Ratter 2002) somado as árvores de tronco liso e sem cavidades naturais na savana australiana (Mott et al. 1985) limitaria em grande parte a disponibilidade de ninhos para formigas altamente abundantes. Isso diminuiria o número de espécies de formigas dominantes (que possuem ninhos grandes) em árvores, diminuindo por consequência a abundância de formigas e a competição no habitat de vegetação em relação ao de solo. Realmente, o número de espécies classificadas como dominantes foi inferior na vegetação do que no solo para ambas as savanas (Figura 4). O aumento da disponibilidade de recursos é considerado um fator positivo para o aumento da abundância de espécies dominantes (Parr et al. 2005). Provavelmente, a distribuição de formigas em copas de árvores nessas duas áreas de savana parece ser definida por um conjunto de fatores diferentes de competição, tais como preferência de habitat (diferente disponibilidade de recursos em diferentes espécies de árvores) e fatores estocásticos de extinção e colonização (Ribas e Schoereder 2002).

Esses são os mesmos fatores citados por Ribas e Schoereder (2004) para explicar a presença de mosaicos de formigas arborícolas no cerrado brasileiro.

Conclusão

Baseado nos resultados do presente trabalho é possível concluir que devido a alta riqueza, abundância e agressividade das espécies dominantes, a competição é um fator de grande importância apenas para formigas de solo na savana australiana. Isso sugere que para a fauna de formigas de solo no Brasil e de vegetação em ambas as savanas, que possuem um baixo nível de dominância, outros fatores tais como disponibilidade e preferência de habitat e fatores estocásticos de extinção e colonização também devem ser importantes para a estruturação da fauna de formigas (Ribas e Schoereder 2002, Sanders et al. 2007b).

É possível também concluir que devido a fatores de história evolutiva das espécies e adicionalmente fatores ecológicos atuais, a competição se mostrou mais importante na estruturação da assembléia de formigas de solo na savana australiana do que na savana brasileira. Foi também concluído que a competição se mostrou relativamente mais importante no habitat de solo do que de vegetação independente do país. Além disso, foi demonstrado aqui que a união de métodos de modelos nulos de co-ocorrência de espécies com métodos de observações comportamentais em iscas (Parr 2008) pode de fato aumentar a generalização das conclusões sobre a importância da competição para a fauna de formigas. Mais estudos que levem em consideração essas duas metodologias e que também incorporem partes experimentais de manipulação são encorajados para a elucidação da importância da competição na organização de comunidade. Finalmente, a competição pode ser considerada um importante fator de estruturação da fauna de formigas em savanas, porém outros fatores tais como

preferência de habitat e fatores estocásticos de extinção e colonização devem ser levados em consideração para explicar a organização de comunidades de formigas em savanas tropicais.

Referências bibliográficas

- Albrecht, M. and N. J. Gotelli. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* **126**:134-141.
- Andersen, A. N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* **140**:401-420.
- Andersen, A. N. 2000. The ants of northern Australia: a guide to the monsoonal fauna. CSIRO, Collingwood, Vic.
- Andersen, A. N. 2003. Ant biodiversity in arid Australia: productivity, species richness and community organization. *Records of the South Australian Museum Monograph Series* **7**:79-92.
- Andersen A. N. and A. D. Patel. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* **98**: 15-24.
- Armbrecht, I., I. Perfecto, and J. Vandermeer. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: Ant diversity responds to diverse resources. *Science* **304**:284-286.
- Badano, E.I., H. A Regidor, H. A Núñez, R. Acosta, and E. Gianoli. 2005. Species richness and structure of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age. *Journal of Biogeography* **32**: 221-227.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**:131-138.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder, and A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**:183-198.

- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* **23**:484-490.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M. L and J. M. Diamond, (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 342–444.
- Djipto-Lordon, C. and A. Dejean. 1999. Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**:219-225.
- Gibb, H. 2005. The effect of a dominant ant, *Iridomyrmex purpureus*, on resource use by ant assemblages depends on microhabitat and resource type. *Austral Ecology* **30**: 856-867.
- Gibb, H., and D. F. Hochuli. 2003. Anthropogenic disturbance facilitates colonization by a dominant ant: effects on ant community composition, biomass and resource use. *Oikos* **103**: 469-478.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* **81**:2606-2621.
- Gotelli, N. J. and G. L. Entsminger. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. *Oecologia* **129**:281-291.
- Gotelli, N. J., and A. M. Ellison. 2002. Biogeography at a regional scale: Determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* **83**:1604-1609.
- Gurevitch, J., L. L. Morrow, A. Wallace, and J. S. Walsh. 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* **140**:539-572.

- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Huntley, B.J. and B.H. Walker. 1982. *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Studia Entomologica* **15**:3-344.
- Lopes, C. T. and H. L. Vasconcelos 2008. Evaluation of three methods for sampling ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* **37**: 399-405.
- Mott, J. J., J. Williams, M. H. Andrew and A. N. Gillison 1985. Australia savanna ecosystems. In: Tohill J. C and J. J Mott, (eds.), *Ecology and Management of the World's Savanna*, Australian Academy of Science, Canberra, pp.56-82.
- Oliveira-Filho, A. T. and J. A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and wood flora of the Cerrado Biome. In. Oliveira P. S. and R. J. Marquis, (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, Columbia: Columbia University Press, pp.91-120.
- Parr, C. L. 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology* **77**:1191-1198.
- Parr, C. L., B. J. Sinclair, A. N. Andersen, K. J. Gaston and S. L. Chown. 2005. Constraint and competition in assemblages: A cross-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* **165**:481-494.
- Ribas, C. R. and J. H. Schoereder. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* **131**:606-611.
- Ribas, C. R., and J. H. Schoereder. 2004. Determining factors of arboreal ant mosaics in Cerrado vegetation (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **44**:49-68.

- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, N. E. Heller, and D. M. Gordon. 2003. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:2474-2477.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, S. E. Wittman, J. S. Ratchford, A. M. Ellison, and E. S. Jules. 2007a. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography* **34**:1632-1641.
- Sanders, N. J., G. M. Crutsinger, R. R. Dunn, J. D. Majer, and J. H. C. Delabie. 2007b. An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly. *Biotropica* **39**:422-427.
- Savolainen, R. and K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* **51**:135-155.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **174**: 27-37.
- Stone, L. and A. Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**:74-79.
- Stone, L., and A. Roberts. 1992. Competitive-exclusion, or species aggregation - an aid in deciding. *Oecologia* **91**:419-424.
- Vasconcelos, H. L., M. F. Leite, J. M. S. Vilhena, A. P. Lima, and W. E. Magnusson. 2008. Ant diversity in an Amazonian savanna: Relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Austral Ecology* **33**:221-231.
- Yanoviak, S. P. and M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* **89**:259- 266.

Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 266-269.

Capítulo 4

Partição espacial e alimentar da assembléia de formigas contrastando Austrália e Brasil: aplicação da teoria do *habitat templet* em savanas tropicais

Resumo

O objetivo do presente trabalho foi determinar se há mudanças na diversidade e comportamento da assembléia de formigas causadas por diferenças nos habitats de solo e vegetação nas savanas da Austrália e do Brasil. Foram utilizadas observações comportamentais em iscas atrativas e modelos nulos de co-ocorrência de espécies baseados em coletas de pitfall. De modo geral houve uma maior riqueza e abundância de espécies de formigas, além de um maior grau de dominância e uma menor co-ocorrência de espécies, no solo do que na vegetação. Observou-se também que, independente do estrato de forrageamento, as formigas de savana preferem iscas de sardinha, ricas em nitrogênio, do que iscas de mel, ricas em carboidratos. Houve uma menor co-ocorrência de espécies em pitfalls iscados com mel do que com sardinha, sendo que para a assembléia de formigas solo foram observados padrões de co-ocorrência de espécies significativamente segregados para armadilhas iscadas com mel e randômicos para armadilhas iscadas com sardinha. Esses resultados indicam que existem importantes mudanças na estrutura da assembléia de formigas entre os habitat templets de solo e vegetação em savanas sendo essas praticamente iguais para as savanas da Austrália e do Brasil. Isso demonstra que a teoria do habitat templet pode ser aplicada para diferentes fisionomias vegetais e também em diferentes partes do globo. Os resultados deste estudo também sugerem que provavelmente o nitrogênio pode ser um fator limitante para outros grupos animais e até mesmo para plantas em savanas tropicais.

Palavras-chave: modelos nulos, co-ocorrência de espécies, preferência alimentar, dominância e estrutura de comunidades.

Introdução

Todas as características bióticas e abióticas do habitat responsáveis pela estruturação de uma comunidade formam o chamado “habitat templet” ou “molde do habitat” (Southwood 1977, 1988). Em florestas tropicais, existem dois habitats templets bem distintos para as assembléias de formigas que habitam, respectivamente, a serrapilheira e o dossel (Yanoviak e Karpari 2000). Assim, mudanças microclimáticas e de qualidade e previsibilidade do recurso alimentar entre esses dois habitats determinam por consequência importantes modificações na diversidade e comportamento das formigas (Yanoviak e Karpari 2000). Por outro lado, em vegetações savânicas onde as diferenças entre o habitat de solo e vegetação não são tão acentuadas como em florestas, pouco se sabe sobre os efeitos dessas modificações sobre a estruturação da assembléia de formigas (Vasconcelos e Vilhena 2006).

Em savanas, mudanças entre os habitats de solo e vegetação parecem determinar ao mesmo tempo uma menor abundância e riqueza de espécies de formigas na vegetação (Capítulo 1 da presente tese, Andersen et al. 2006, Vasconcelos e Vilhena 2006, Campos et al. 2008). Três seriam os principais fatores causadores desse padrão. Primeiro, em savanas arbóreas há pouca ou nenhuma interligação entre copas, o que torna o hábitat arbóreo tridimensionalmente menos complexo, dificultando a dispersão e colonização nesse ambiente em comparação com o solo. Segundo, como as árvores em savanas não são de grande porte (Huntley e Walker 1982), é provável haver uma menor disponibilidade de locais de nidificação em árvores quando comparado com o solo. Terceiro, a disponibilidade de alimento talvez seja menor na vegetação, pois a grande maioria das espécies de árvores em savanas são decíduas ou semi-decíduas (Furley 1999). Levando em consideração que as principais fontes de alimento para formigas em

árvores são o néctar de nectários extraflorais e excretas açucaradas de hemípteros (Blüthgen et al. 2000) é de se esperar que pelo menos durante parte do ano as formigas de vegetação tenham uma menor disponibilidade alimentar do que as de solo.

Em relação ao comportamento alimentar das espécies de formigas, não existem trabalhos comparativos entre a fauna de solo e vegetação em savanas. Para florestas tropicais, formigas de dossel são mais limitadas por nitrogênio enquanto formigas de serrapilheira são relativamente mais limitadas por carboidratos (Yanoviak e Kaspari 2000, Kaspari e Yanoviak 2001, Bihn et al. 2008). Isso parece ocorrer, pois a produtividade primária em florestas está concentrada no dossel (e assim a razão N:C é baixa), e há alta disponibilidade de açúcares principalmente em forma de néctar e excretas açucaradas de hemípteros (Blüthgen et al. 2000). Por outro lado, na serrapilheira, onde a base da cadeia alimentar são detritos (alta razão N:C, Begon et al. 2006), as formigas de solo derivam sua dieta de fontes ricas em nitrogênio (principalmente insetos presas). Utilizando este mesmo raciocínio para savanas pode-se especular que a fauna de formigas é mais limitada por nitrogênio em ambos os habitats (solo e vegetação), já que em savanas a serrapilheira é bem menos densa que em florestas tropicais e existe também uma alta densidade de gramíneas e herbáceas no solo (Furley 1999). De fato, várias espécies de formigas que nidificam no solo forrageiam em plantas baixas e também em gramíneas. Assim, é de se esperar que, em savanas, tanto as formigas arborícolas como as de solo sejam limitadas por alimentos ricos em nitrogênio.

Outra faceta muito importante da ecologia comportamental de Formicidae é o comportamento de agressividade e dominância (Capítulo 3 da presente tese, Andersen 1992, Parr et al. 2005). Diversos trabalhos apontam a competição interespecífica como um dos fatores mais importantes na estruturação da comunidade de formigas de solo e de vegetação (Capítulo 3 da presente tese, Savolainen e Vepsäläinen 1988, Hölldobler e

Wilson 1990a, Majer et al. 1994, Yanoviak e Kaspary 2000). Apesar disso, nada ainda foi publicado sobre a diferença na agressividade e dominância das formigas entre os habitats de solo e vegetação em savanas.

Para isto serão utilizados aqui métodos de observação comportamental em iscas atrativas juntamente com modelos nulos de co-ocorrência de espécies baseados em armadilhas do tipo pitfall (Capítulo 3 da presente tese, Parr 2008). Além disso, para aumentar a generalidade das conclusões do trabalho serão analisadas as savanas da Austrália e do Brasil, que são consideradas como duas das mais importantes em termos de extensão territorial (Huntley e Walker 1982).

O objetivo do presente trabalho é determinar as mudanças na diversidade e comportamento da assembléia de formigas causadas por diferenças nos habitats templets de solo e vegetação nas savanas da Austrália e do Brasil. Por todos os argumentos expostos acima, os objetivos específicos do presente estudo são encontrar respostas positivas para as seguintes perguntas: (1) A riqueza e abundância de formigas é maior no solo do que na vegetação independente do tipo de recurso alimentar e maior em iscas ricas em nitrogênio do que em iscas ricas em carboidratos? (2) A proporção de espécies “dominantes” é maior em iscas ricas em nitrogênio do que em iscas ricas em carboidratos para formigas de solo e de vegetação? (3) A proporção de “iscas com dominância” é maior no solo e maior em iscas ricas em nitrogênio? (4) O tempo de encontro das iscas é menor para iscas colocadas no solo e menor em iscas ricas em nitrogênio? (5) A assembléia de formigas possui um padrão de co-ocorrência mais segregado no solo e em iscas ricas nitrogênio?

Material e métodos

Área de estudo

As coletas de dados foram realizadas exatamente nos mesmos locais e nos mesmos transectos descritos no capítulo 1 e dessa forma as informações referentes a este tópico não serão repetidas aqui.

Planejamento Amostral

Riqueza e abundância

Para determinar se os padrões de riqueza de espécies e abundância de indivíduos de formigas diferem entre solo e vegetação e o tipo de recurso alimentar explorado, a metodologia de coleta escolhida foi a de iscas atrativas. A coleta com iscas atrativas foi exatamente a mesma descrita no capítulo 3 e dessa forma os detalhes referentes a essa coleta não serão repetidos aqui.

Classe de dominância das espécies

Usando a mesma classificação descrita no capítulo 3 foi obtida a proporção de espécies por classe de dominância em iscas de sardinha ou mel colocadas no solo e na vegetação. Para determinar a categoria de dominância de cada espécie de formiga em termos de habitat e recurso alimentar foi considerado o maior número de iscas no qual a espécie foi amostrada.

Dominância nas iscas

A partir da mesma metodologia descrita no capítulo 3 foi obtida a proporção média de “iscas com dominância” por transecto para iscas de sardinha e mel e também para iscas colocadas no solo e na vegetação.

Tempo de encontro das iscas

Para se obter o tempo de encontro do recurso alimentar em cada estação de coleta, as quatro iscas foram colocadas ao mesmo tempo e observadas continuamente durante 64 minutos. Assim, o tempo de encontro consistiu no número de minutos gastos para o encontro da primeira formiga em uma dada isca.

Modelos nulos de co-ocorrência de espécies

O método para medir o padrão de co-ocorrência de espécies da assembléia de formigas foi baseado no índice C (Stone e Roberts 1990). Para a obtenção do índice C foram realizadas coletas utilizando-se armadilhas do tipo pitfall. Essa metodologia foi a mesma utilizada no capítulo 3 e por isso essas informações não serão repetidas aqui.

Toda a coleta de formigas foi realizada na estação seca entre setembro e novembro de 2005 no Brasil e na mesma estação e entre os mesmos meses do ano de 2006 na Austrália. Todo o material coletado foi triado, montado e identificado até o nível de espécie quando possível. Espécimens testemunhos de cada espécie de formiga foram depositadas na coleção de referência do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais da Universidade Federal de Uberlândia (coleta no Brasil) e no Tropical Ecosystems Research Centre (coleta na Austrália).

Análise dos dados

Para testar se existe diferença na riqueza e abundância de formigas e também no tempo de encontro das iscas entre os tratamentos estrato (solo e vegetação) e tipo de recurso (mel e sardinha), foi realizada uma ANOVA bi-fatorial com blocos ao acaso (Zar 1999). Para esse modelo, a riqueza e abundância média de formigas por isca e o tempo de encontro da isca foram consideradas como variáveis dependentes e os tratamentos estrato e preferência alimentar como variáveis independentes (fatores). Para retirar o efeito das diferentes espécies de plantas e também para garantir a independência entre as iscas, às “estações de coleta” foram consideradas como blocos ao acaso no modelo (Zar 1999). Foram realizados testes de ANOVA separados para as savanas da Austrália e do Brasil cada qual com $n = 320$ iscas distribuídas em 80 blocos ao acaso (80 estações de coleta). Os dados de riqueza e abundância de formigas foram transformados em $\text{LOG}(x + 1)$ para cumprirem os requisitos de normalidade.

Para determinar se a proporção de espécies por classe de dominância variou entre o recurso alimentar (carboidrato ou proteína) foram realizados testes de qui-quadrado de independência por meio de duas tabelas de contingência 3×2 (Zar 1999).

Para determinar se existe diferença na proporção média de “iscas com dominância” entre o estrato de forrageamento (solo ou vegetação) e tipo de recurso (carboidrato e proteína) foi utilizado um modelo de ANOVA bi-fatorial simples. Para garantir a total independência entre as unidades amostrais a variável dependente foi medida pela proporção média de “iscas com dominância” por transecto ($n = 4$). Para este mesmo modelo, os tratamentos estrato e tipo de recurso foram considerados como variáveis independentes (fatores). Mais uma vez foram realizados dois teste de ANOVA sendo um para cada savana. Os dados da proporção média de “iscas com dominância”

por transecto foram transformados em arco-seno para cumprirem os requisitos de normalidade.

Para a obtenção do padrão de co-ocorrência espécies foram realizados testes de modelos nulos idênticos aos realizados no capítulo 3 utilizando-se o índice C de Stone e Roberts (1990). O índice C foi calculado para 16 matrizes na Austrália e 16 matrizes no Brasil. As 16 matrizes foram divididas em quatro tratamentos com quatro repetições cada (uma por transecto): solo/mel, solo/sardinha, vegetação/mel e vegetação/sardinha.

Pelos mesmos motivos expostos no capítulo 3 da presente tese, os valores do Standardized Effect Size (SES) foram utilizados como medida de comparação do padrão de co-ocorrência de espécies entre tratamentos. Assim, para testar a se existe diferença nos valores de SES entre o estrato de forrageamento (solo ou vegetação) e tipo de recurso (carboidrato e proteína) foi utilizado um modelo de ANOVA bi-fatorial. O valor de SES foi considerado como variável dependente do modelo enquanto os tratamentos estrato e recurso alimentar foram considerados como variáveis independentes. Mais uma vez foram realizados dois testes de ANOVA sendo um para cada savana.

Resultados

Riqueza e abundância

Em relação a riqueza de formigas foi observado um efeito significativo dos fatores estrato e isca (Tabela 1). Tanto na Austrália quanto no Brasil encontrou-se um maior número de espécies de formigas em iscas de sardinha do que de mel e um maior número de espécies no solo do que na vegetação (Figuras 1A e 1B). Não houve uma interação significativa entre os fatores estrato e isca (Tabela 1).

Tabela 1. Valores do teste de ANOVA bi-fatorial com blocos ao acaso comparando o número médio de espécies (riqueza) e indivíduos (abundância) de formigas por isca entre dois tratamentos: ESTRATO – solo e vegetação e ISCA - mel e sardinha. Entende-se como bloco ao acaso o conjunto de quatro iscas (duas colocadas em uma árvore e duas logo abaixo no solo). Foram amostradas 80 estações de coleta distribuídas em quatro transectos dentro de cada savana.

AUSTRÁLIA					
Variável dependente: Riqueza	SQ	GL	QM	F	P
Bloco (Estação de coleta)	3,067	79	0,039	1,410	0,026*
ISCA	0,152	1	0,152	5,531	0,020*
ESTRATO	5,337	1	5,337	193,8	0,000*
ESTRATO*ISCA	0,087	1	0,087	3,147	0,077
ERRO	6,524	237	0,028		
Variável dependente: Abundância					
Bloco (Estação de coleta)	57,62	79	0,729	3,017	0,000*
ISCA	9,628	1	9,628	39,82	0,000*
ESTRATO	36,02	1	36,02	149,2	0,000*
ESTRATO*ISCA	0,940	1	0,940	3,886	0,049*
ERRO	57,29	237	0,242		
BRASIL					
Variável dependente: Riqueza	SQ	GL	QM	F	P
Bloco (Estação de coleta)	3,421	79	0,043	1,500	0,011*
ISCA	0,429	1	0,429	14,87	0,000*
ESTRATO	3,512	1	3,512	121,6	0,000*
ESTRATO*ISCA	0,001	1	0,001	0,043	0,836
ERRO	6,840	237	0,029		
Variável dependente: Abundância					
Bloco (Estação de coleta)	32,32	79	0,409	1,890	0,000*
ISCA	11,01	1	11,01	50,87	0,000*
ESTRATO	9,129	1	9,129	42,18	0,000*
ESTRATO*ISCA	2,933	1	2,933	13,55	0,000*
ERRO	51,29	237	0,216		

* Valores de P significativos a 5%.

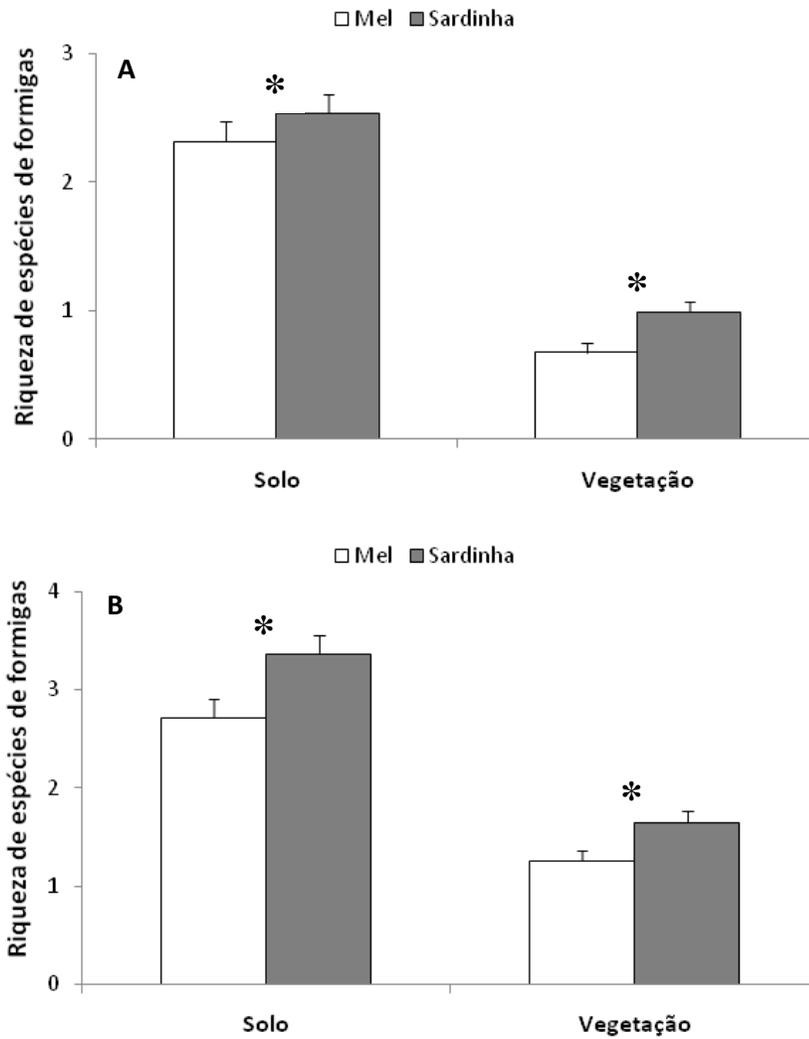


Figura 1. Número médio (\pm EP) de espécies de formigas por estrato (solo e vegetação) e tipo de isca (mel e sardinha) na savana australiana (A) e na savana brasileira (B). Os símbolos colocados sobre as barras representam diferenças significativas ($p < 0,05$).

Para a abundância de formigas foi observado o mesmo padrão de diferenças do que para a riqueza, porém houve uma interação significativa entre os fatores estrato e isca (Tabela 1). Assim, enquanto na vegetação um maior número de formigas forrageou em iscas de sardinha, no solo essa diferença, apesar de significativa, foi menor que na vegetação (Tabela 1; Figura 2A e 2B). Essa interação foi significativa tanto para a Austrália quanto para o Brasil.

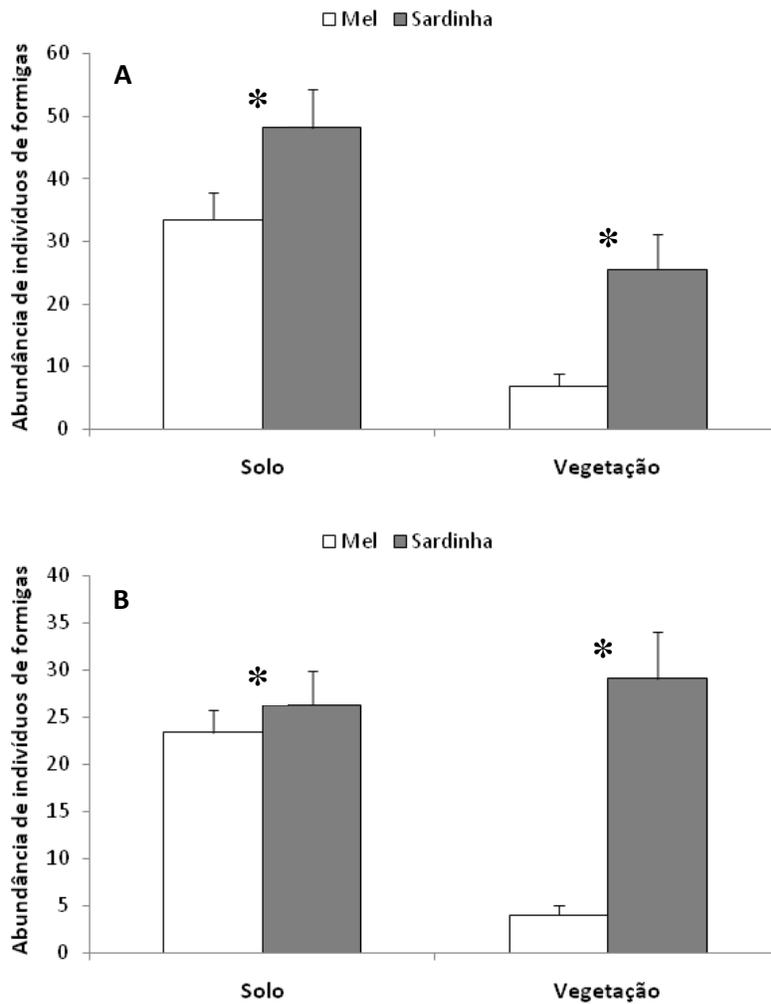


Figura 2. Número médio (\pm EP) de indivíduos de formigas por estrato (solo e vegetação) e tipo de isca (mel e sardinha) na savana

australiana (A) e na savana brasileira (B). Os símbolos colocados sobre as barras representam diferenças significativas ($p < 0,05$).

Classe de dominância das espécies

Para ambas as savanas houve uma diferença significativa na proporção de espécies por classe de dominância entre os tipos de recurso alimentar (Austrália: $\chi^2 = 78,15$; gl = 2, $p < 0,001$ e Brasil; $\chi^2 = 27,71$; gl = 2 ; $p < 0,001$). Foi observado que enquanto 40% das espécies na classe “dominante” na Austrália e 10% no Brasil preferem iscas ricas em sardinha, não existem espécies de formigas dominantes que preferem mel (Figura 3).

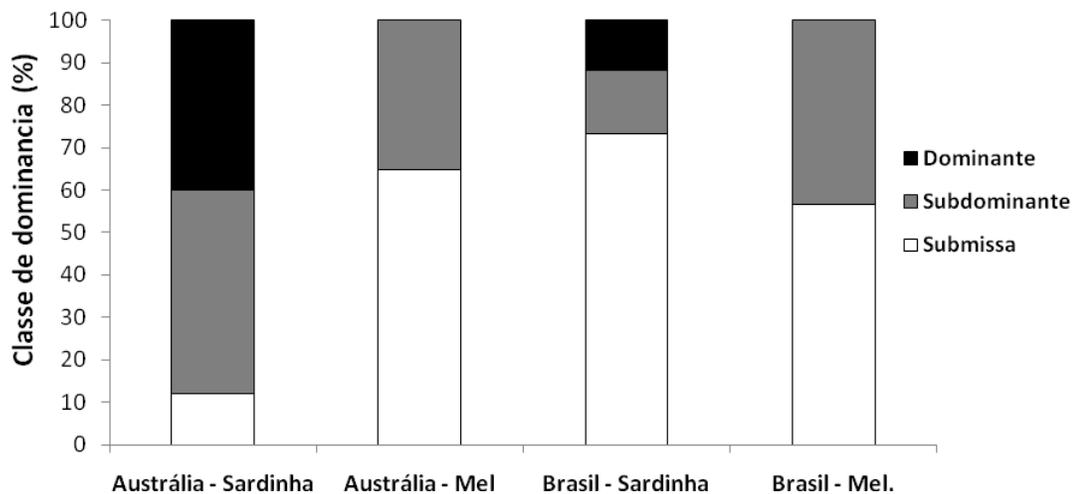


Figura 3. Porcentagem do número total de espécies em cada classe de dominância de acordo com o tipo de isca nas savanas australiana e brasileira.

Pode-se destacar também que as espécies de solo que visitam mais freqüentemente iscas de mel se enquadram na categoria subdominante e as que visitam mais freqüentemente sardinha na classe dominante. De fato, as três espécies de formigas de solo mais freqüentes que demonstraram uma clara preferência por mel, se enquadram

na categoria subdominante, onde se destacam *Polyrhachis* sp. 2A, *Opisthopsis haddoni*, *Rhytidoponera aurata* na savana australiana e *Dorymyrmex* sp.1, *Ectatomma* sp.5 e *Wasmannia* sp.2 na savana brasileira. Para as três espécies de formigas mais frequentes de solo que preferem sardinha se destacam *Irydomyrmex pallidus*, *Irydomyrmex reburus* e *Irydomyrmex* sp.2 para a savana da Austrália, e *Pheidole falax*, *Camponotus sericeiventris*, *Camponotus crassus* para a savana do Brasil sendo todas elas classificadas como dominantes, exceto *C. crassus*. Na vegetação, as espécies mais frequentes não seguem um padrão claro de dominância. As espécies de formigas mais frequentes de vegetação que preferiram mel foram *Oecophila smaradigna* e *Tetraoponera punctulata* (dominante e subdominante) na savana australiana e *Cephalotes pusilus* e *Pseudomyrmex gracillis* (subdominante e submissa) na savana brasileira. Nenhuma espécie arborícola que forrageou mais frequentemente em iscas de mel atingiu uma alta frequência.

Dominância nas iscas

A proporção média de “iscas com dominância” por transecto variou significativamente entre estratos e tipo de isca (Tabela 2). Existiu uma maior proporção de “iscas com dominância” no solo e em iscas de sardinha tanto na Austrália quanto no Brasil (Figuras 4A e 4B). Por outro lado, apesar de uma aparente maior diferença na proporção média de “iscas com dominância” entre sardinha e mel na vegetação, não houve interação significativa entre os fatores estrato e tipo de isca (Tabela 2).

Tabela 2. Valores do teste de ANOVA bi-fatorial comparando o número médio de “iscas com dominância” por transecto entre dois tratamentos: ESTRATO – solo e vegetação e ISCA - mel e sardinha. Foram amostradas 640 pitfalls distribuídos em quatro transectos dentro de cada savana.

AUSTRÁLIA					
Var. dep.: Nº iscas “dominadas”	SQ	GL	QM	F	P
ISCA	0.198	1	0.198	7.674	0.017*
ESTRATO	0.330	1	0.330	12.76	0.004*
ESTRATO*ISCA	0.035	1	0.035	1.369	0.265
ERRO	0.310	12	0.026		
BRASIL					
Var. dep.: Nº iscas “dominadas”	SQ	GL	QM	F	P
ISCA	0.196	1	0.196	16.41	0.002*
ESTRATO	0.088	1	0.088	7.399	0.019*
ESTRATO*ISCA	0.014	1	0.014	1.205	0.294
ERRO	0.143	12	0.012		

* Valores de p significativos a 5%; Var. dep.: Variável dependente

Tempo de encontro da isca

Em relação ao tempo de encontro da isca por formigas foi também observado um efeito significativo dos fatores estrato e isca (Tabela 3). Iscas de sardinha colocadas no solo foram encontradas mais rapidamente por formigas tanto na Austrália quanto no Brasil (Figuras 5A e 5B). Não houve uma interação significativa entre os fatores estrato e isca (Tabela 3).

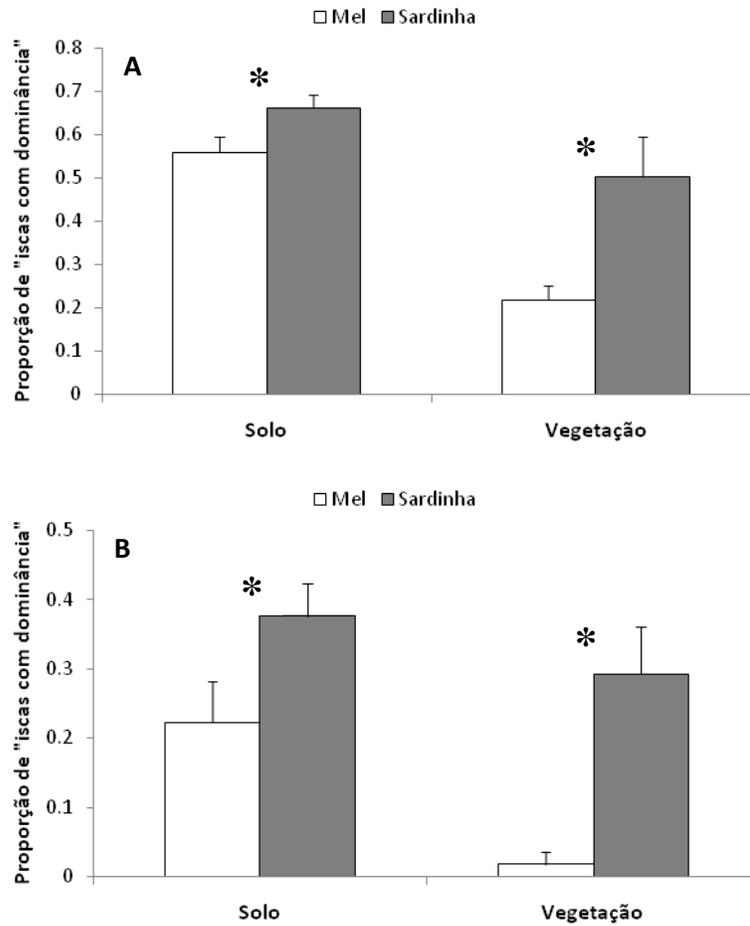


Figura 4. Proporção média de “iscas com dominância” por transecto dentro de cada estrato (solo e vegetação) e tipo de isca (mel e sardinha) na savana australiana (A) e na savana brasileira (B). As barras verticais representam o desvio padrão da média. Os símbolos colocados sobre as barras representam diferenças significativas ($p < 0,05$).

Tabela 3. Valores do teste de ANOVA bi-fatorial com blocos ao acaso comparando o tempo (min.) médio de encontro da isca entre dois tratamentos: ESTRATO – solo e vegetação e ISCA - mel e sardinha. Entende-se como bloco ao acaso o conjunto de quatro iscas (duas colocadas em uma árvore e duas logo abaixo no solo). Foram amostradas 80 estações de coleta distribuídas em quatro transectos dentro de cada savana.

	SQ	GL	QM	F	P
AUSTRÁLIA					
Bloco (Estação de coleta)	59.805,2	79	757,028	1,928	0,000*
ISCA	49.636,3	1	49.636,3	126,41	0,000*
ESTRATO	5.029,86	1	5.029,9	12,811	0,000*
ESTRATO*ISCA	443,444	1	443,444	1,129	0,289
ERRO	93.053,9	237	392,632		
BRASIL					
Bloco (Estação de coleta)	53.942,1	79	682,812	1,649	0,002*
ISCA	5.354,62	1	5.354,62	12,929	0,000*
ESTRATO	15.056,3	1	15.056,3	36,354	0,000*
ESTRATO*ISCA	77,028	1	77,028	0,186	0,667
ERRO	98.156,8	237	414,164		

* Valores de p significativos a 5%.

Modelos nulos de co-ocorrência de espécies

A análise de modelos nulos de co-ocorrência de espécies demonstrou que para todos os transectos, exceto um na savana brasileira, a comunidade de formigas de solo atraída por mel obteve índices de co-ocorrência maiores do que o esperado ao acaso (segregação). Por outro lado, para a comunidade de formigas de solo atraídas por sardinha não foi observada estruturação significativa em nenhum dos transectos. Já para a assembléia de formigas de vegetação em pitfalls iscados com mel, apenas em um transecto na savana australiana e outro na savana brasileira, foi observada uma co-ocorrência menor do que a esperada ao acaso (índices C observados maiores que os aleatorizados). Finalmente, a assembléia de formigas de vegetação atraída por sardinha

no Brasil não obteve índices de co-ocorrência maiores do que o esperado ao acaso em nenhum dos transectos (Tabela 4).

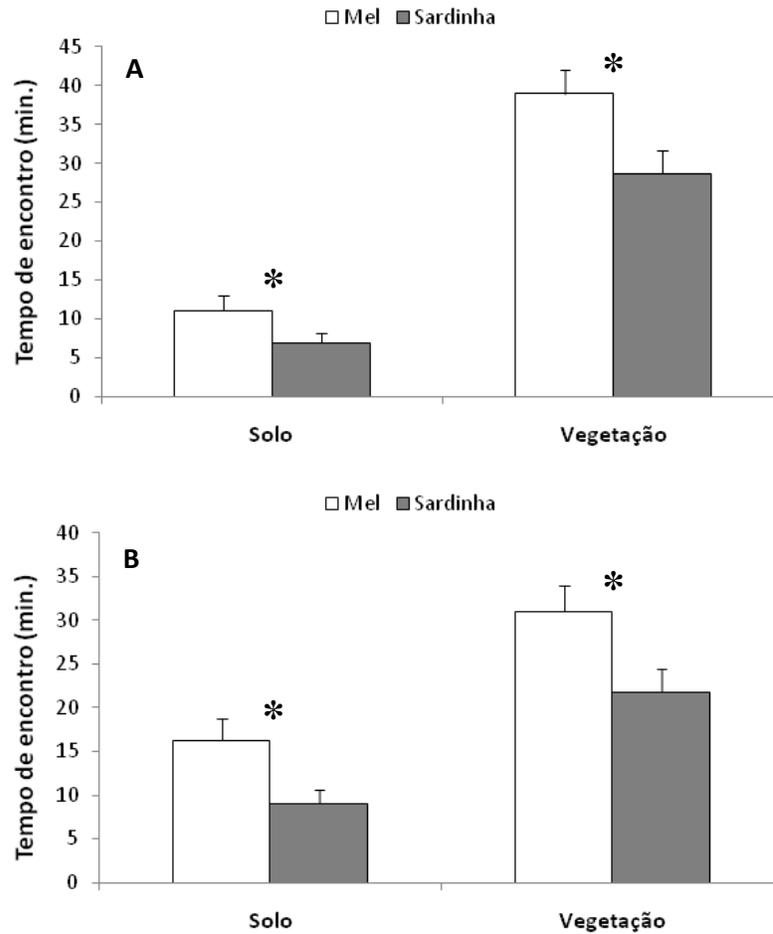


Figura 5. Tempo médio (min.) (\pm EP) de encontro da isca por formigas em diferentes estratos (solo e vegetação) e tipo de isca (mel e sardinha) na savana australiana (A) e na savana brasileira (B). Os símbolos colocados sobre as barras representam diferenças significativas ($p < 0,05$).

Tabela 4. Valores dos testes de modelos nulos para a co-ocorrência de espécies de formigas utilizando-se o índice C de Stone e Roberts (1990). As análises foram realizadas separadamente para os quatro transectos localizados na savana australiana e na savana brasileira, para formigas de solo e vegetação e também para pitfalls iscados com mel e com sardinha. Para assembléias potencialmente estruturadas por competição o índice C observado (obs.) deve ser significativamente maior que o índice C aleatorizado (ale.). Em negrito valores de p que demonstram valores de índices observados significativamente maiores que seus respectivos índices aleatorizados.

	Austrália					Brasil				
	C obs.	C ale.	Var.	P	SES	C obs.	C ale.	Var.	P	SES
T1-Solo/mel	10.54	10.27	0.01	0.00	2.62	10.09	16.91	0.00	0.00	3.59
T2-Solo/mel	14.05	13.54	0.02	0.00	3.76	13.28	13.09	0.01	0.02	2.18
T3-Solo/mel	7.33	7.08	0.01	0.02	2.28	10.69	11.63	0.01	0.15	1.17
T4-Solo/mel	12.21	12.07	0.01	0.05	1.54	18.63	18.43	0.03	0.03	1.89
T1-Solo/sardinha	16.83	16.81	0.03	0.43	0.12	11.38	11.28	0.01	0.13	1.15
T2-Solo/ sardinha	14.63	14.51	0.01	0.11	1.16	13.12	13.03	0.01	0.16	1.00
T3-Solo/ sardinha	14.38	14.20	0.02	0.11	1.33	11.72	10.65	0.01	0.37	0.32
T4-Solo/ sardinha	10.29	10.23	0.01	0.20	0.84	17.16	10.14	0.00	0.76	-0.70
T1-Veg./mel	9.43	9.35	0.04	0.33	0.43	7.28	7.23	0.00	0.21	0.86
T2- Veg./mel	13.74	13.22	0.05	0.02	2.43	7.27	7.08	0.01	0.02	2.21
T3- Veg./mel	7.50	7.53	0.01	0.62	-0.33	5.86	5.58	0.01	0.19	0.91
T4- Veg./mel	9.16	9.13	0.02	0.38	0.22	5.46	5.42	0.00	0.02	0.83
T1-Veg./sardinha	9.63	9.62	0.02	0.46	0.07	5.12	5.10	0.00	0.38	0.30
T2- Veg./sardinha	4.99	5.05	0.01	0.73	-0.60	3.24	3.33	0.00	0.96	-1.64
T3- Veg./sardinha	5.06	5.16	0.01	0.93	-1.39	3.15	3.17	0.00	0.66	-0.44
T4- Veg./sardinha	5.45	5.57	0.01	0.96	-1.59	5.65	5.87	0.00	0.62	-0.31

Em negrito valor de SES significativamente segregados (índice C observado maior que o índice C aleatorizado).

Em relação a comparação do valor médio do SES por transecto foi observado ao mesmo tempo um efeito significativo dos fatores estrato (Austrália: $F_{1,12} = 16,33$; $P = 0,002$ e Brasil: $F_{1,12} = 3,86$; $P = 0,038$) e tipo de recurso (Austrália: $F_{1,12} = 10,61$; $P = 0,003$ e Brasil: $F_{1,12} = 12,19$; $P = 0,001$). Tanto para a savana australiana quanto para a savana brasileira houve uma menor co-ocorrência de espécies (maiores valores de SES) em pitfalls iscados com mel e colocados no solo (Figura 6A e B). Não houve interação significativa entre os fatores tipo de recurso e estrato (Austrália: $F_{1,12} = 0,014$; $P = 0,895$ e Brasil: $F_{1,12} = 0,002$; $P = 0,964$). Assim, para ambas as savanas, independente do estrato de forrageamento, existe uma menor co-ocorrência de espécies de formigas em pitfalls iscados com mel do que sardinha. Ao mesmo tempo existe uma menor co-ocorrência de espécies em pitfalls colocados no solo tanto para pitfalls iscados com mel quanto para pitfalls iscados com sardinha (Figura 6). Além disso, baseado na média e no erro padrão dos valores de SES por transecto, apenas as formigas que forrageiam no solo e que são atraídas por mel obtiveram uma distribuição significativamente não-aleatória (segregação) (figura 6).

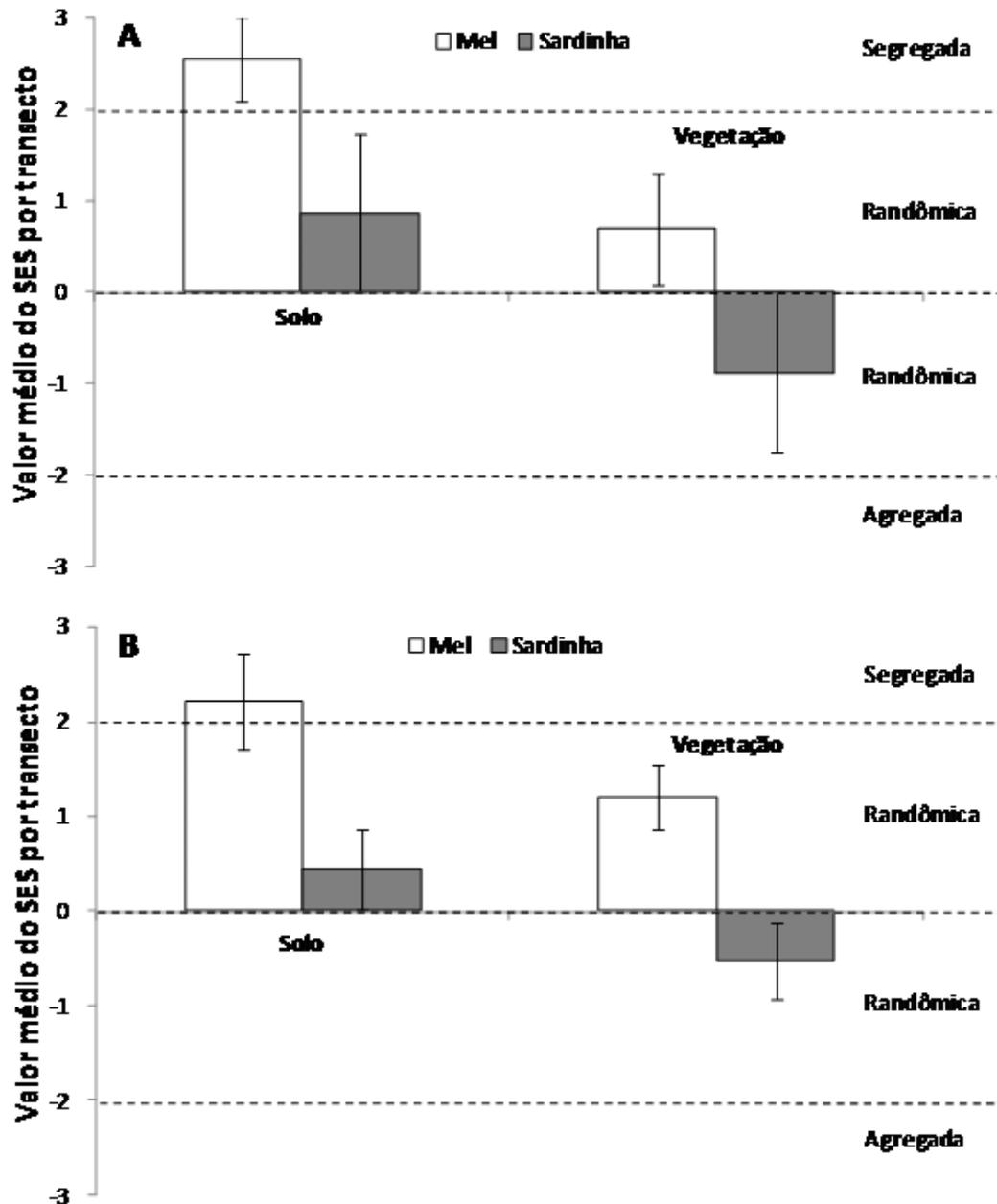


Figura 6. Valores médios do SES (\pm EP) por transecto separadamente para a savana australiana (A) e para a savana brasileira (B). As médias foram tiradas separadamente para formigas de solo e vegetação e também para pitfalls iscados com mel e com sardinha. As linhas pontilhadas representam 1.96 desvios padrões a um nível de significância aproximado de $p \geq 0,05$. A esse nível de significância, os valores de SES maiores que +2 representariam assembléias significativamente segregadas e menores que -2 assembléias significativamente agregadas.

Discussão

Corroborando a primeira hipótese proposta, foi encontrado que para as savanas da Austrália e do Brasil existe uma maior riqueza e abundância de formigas no solo do que na vegetação independente do tipo de isca (mel ou sardinha). Fatores relacionados com dificuldade de dispersão das operárias (falta de interligação entre copas), baixa disponibilidade de sítios de nidificação (árvores de pequeno porte, Huntley e Walker 1982) e recursos alimentares (árvores que perdem as folhas durante parte do ano, Furley 1999) podem ser considerados como os principais responsáveis pela menor riqueza e abundância de formigas na vegetação em relação ao solo. Aparentemente, esse parece ser um padrão geral intrínseco a comunidade de formigas em savanas sendo que outros trabalhos tanto no Brasil (Vasconcelos e Vilhena 2006, Campos et al. 2008) quanto na Austrália (Andersen et al. 2006) encontraram o mesmo padrão (Capítulo 1 da presente tese).

Também, em apoio a segunda hipótese proposta, foi observado que para ambas as savanas existe uma maior riqueza e abundância de formigas atraídas por iscas ricas em nitrogênio (de agora em diante N) do que ricas em carboidratos (de agora em diante CHO) tanto no solo quanto na vegetação. De modo similar, Romero e Jafe (1989) observaram que nas savanas da Venezuela o número de espécies atraídas para iscas de mel é menor do que aquele atraído para iscas de atum ou carne. Em contraste, em florestas tropicais primárias, a preferência por alimentos ricos em N ou CHO varia entre as assembléias de formigas do solo (serrapilheira) e do dossel da floresta (Bihn et al. 2008).

Provavelmente, o mesmo argumento utilizado para explicar o que determina a preferência por diferentes tipos de recursos alimentares por formigas em florestas

tropicais pode também ser aplicado para savanas tropicais. Essa explicação é baseada na teoria da estequiometria ecológica, que diz que os organismos necessitam de uma variedade limitada de nutrientes para manter sua homeostase corporal (Sturner e Elser 2002). Dessa forma, quando diferentes nutrientes alimentares estiverem disponíveis os organismos irão preferir os que se encontram em menores quantidades em seu habitat natural. Assim, no caso de florestas tropicais, onde a produtividade primária está concentrada no dossel gerando uma alta disponibilidade de açúcares para formigas (Blüthgen et al. 2000), um maior número de espécies e indivíduos de formigas de vegetação preferem alimentos ricos em N (Yanoviak e Kaspari 2000, Kaspari e Yanoviak 2001, Bihn et al. 2008). Por outro lado, na serrapilheira, onde a base da cadeia alimentar são detritos, e onde há comparativamente uma alta disponibilidade de N (principalmente através de presas vivas ou mortas) a preferência passa a ser por alimentos ricos em CHO (Bihn et al. 2008). Já em savanas parece haver uma boa oferta de substâncias açucaradas (honeydew e néctar de nectários extraflorais), quer seja na vegetação arbórea como na herbácea, o que parece explicar a preferência de alimentos ricos em N tanto por formigas arborícolas como pelas de solo. Em apoio a esta hipótese, Bihn et al. (2008) encontraram uma mudança da preferência de formigas de solo por iscas ricas em CHO para iscas ricas em N, de florestas secundárias para florestas primárias. Esse resultado também foi atribuído ao aumento da disponibilidade de N na serrapilheira de florestas primárias em relação a florestas secundárias. Deve ser também levado em consideração que, ao contrário de florestas tropicais onde existe uma alta estratificação da fauna (Brühl et al. 1998), em savanas a comunidade de formigas de vegetação é um subconjunto da fauna de solo (Capítulo 2 da presente tese). Sendo assim, a relativamente alta similaridade entre a fauna de formigas de solo e vegetação também pode influenciar no padrão similar de preferência de recurso encontrados aqui.

Em relação ao comportamento de dominância das formigas de solo e vegetação, foi observado que para ambas as savanas estudadas houve um maior número de iscas com dominância, um menor tempo de encontro em iscas e uma menor co-ocorrência de espécies de formigas (indicando maior competição) em iscas colocadas no solo do que em iscas colocadas na vegetação independente do recurso alimentar. Apesar de não existirem trabalhos similares em savanas, esse resultado é mais uma vez contrastante ao encontrado em florestas tropicais. Para habitats florestais, fatores relacionados com uma maior disponibilidade de CHO no dossel, possibilitando a existência de colônias de formigas com uma maior biomassa (Tobin 1991, Davidson 1997), são apontados como fatores chave para a maior dominância e agressividade das formigas de dossel quando comparado com as de serrapilheira (Yanoviak e Kaspari 2000). Já em savanas o menor tamanho das árvores, somado a falta de conectividade entre as copas (Furley 1999), parece limitar a ocorrência de espécies com ninhos populosos na vegetação. Além disso, se a razão N:C em savanas for de fato baixa tanto para o solo quanto para a vegetação, espera-se que as formigas de solo, que não possuem seu crescimento limitado por espaço, tenham um maior crescimento e dominância do que as espécies de vegetação. Assim, estes fatores podem determinar um maior número de iscas dominadas (maior número de interações antagônicas) e por conseqüência uma maior presença de competição (menor co-ocorrência de espécies) para formigas de solo do que para formigas de vegetação.

Em relação ao comportamento alimentar observou-se que as formigas encontram mais rapidamente iscas de sardinha (N) do que iscas de mel (CHO) independente do habitat (solo ou vegetação). Tal resultado pode ser atribuído ao maior poder de atratividade (odor mais forte) que a sardinha possui em relação ao mel. Alternativamente, esse resultado pode refletir que alimentos mais escassos no habitat (N tanto no solo quanto na vegetação) podem exercer um maior poder de atratividade imediata para as

formigas. Também relacionado ao comportamento alimentar, foi encontrado que existe uma maior proporção de espécies dominantes e de iscas com dominância nas iscas ricas em N do que naquelas ricas em CHO. Savolainen e Vepsäläinen (1988) trabalhando em ambientes de taiga na Finlândia encontraram resultados similares aos observados aqui. Eles descobriram que por influência de espécies dominantes e subdominantes as espécies submissas que forrageavam preferencialmente em iscas ricas em N passaram a explorar recursos ricos em CHO. Para o presente trabalho, a maior dominância em iscas ricas em N independente do estrato pode ser atribuída a hipótese da limitação de nitrogênio para savanas (baixa razão N:C) discutida acima. Assim, é plausível que as espécies mais agressivas e abundantes apresentem em maior grau preferência pelo recurso escasso (no caso de savanas, N) e assim haja maior número de iscas com dominância.

Por outro lado, os resultados da análise de modelos nulos de co-ocorrência de espécies foram contrários a hipótese proposta. Assim, apesar da maior dominância nas iscas ricas em N foram observados padrões de co-ocorrência de espécies significativamente segregados (possível presença de competição) para armadilhas com CHO e randômicos (ausência de competição) para armadilhas com N. Estes resultados entretanto não necessariamente indicam que a competição é uma força mais importante entre formigas que exploram iscas ricas em CHO comparativamente aquelas que exploram iscas ricas em N. Como já discutido no capítulo 3 da presente tese, a descoberta de padrões não-randômicos de co-ocorrência de espécies não indica por si só quais os fatores que causaram esse padrão (Stone e Roberts 1992). Desse modo, não é possível determinar se a competição é um fator importante apenas se baseando em modelos nulos (Diamond 1975). Diferentes forças, como por exemplo, a preferência das espécies por determinado habitat ou recurso (Zobel 1997) ou diferentes histórias evolutivas dos habitats ou espécies (Badano et al. 2005), podem também causar segregação ou

agregação em comunidades (Gotelli e Ellison 2002). No caso do presente trabalho, baseado nos dados do comportamento das formigas em iscas, fica claro que a segregação significativa apresentada pela assembléia de formigas de solo em pitfalls iscados com CHO foi causada pela clara preferência das formigas por proteína e nada tem haver com competição. Dessa forma, como ambos os pitfalls foram iscados ao mesmo tempo e a pequenas distancias entre si, o padrão de co-ocorrência de espécies segregado observado em pitfalls iscados com CHO pode ter sido causado simplesmente pelo fato de que muitas espécies visitaram apenas pitfalls iscados com N. Já o padrão randômico de co-ocorrência de espécies em iscas ricas em N pode ter sido influenciado por dois fatores principais. Em primeiro lugar, a clara preferência das formigas pelo recurso N pode ter sobrepujado o efeito negativo das espécies dominantes sobre a co-ocorrência de espécies nesses pitfalls. De fato, houve uma maior riqueza de espécies em iscas ricas em N independente do estrato de forrageamento. Foi também observado, que um grande número de espécies subdominantes e submissas forragearam preferencialmente em iscas ricas em N mesmo na presença das espécies dominantes. Além disso, a própria presença de espécies dominantes, quer sejam elas nativas (Sanders et al. 2007a) ou exóticas (Sanders et al. 2003), pode fazer com que uma comunidade de formigas com distribuição segregada se torne randômica. Os argumentos principais utilizados por um desses autores são baseados no fato de que as espécies dominantes podem ter diferentes impactos sobre as espécies da comunidade e ao mesmo tempo elas variam espacialmente em densidade populacional (Sanders et al. 2003). Assim a presença de espécies dominantes poderia afetar algumas espécies negativamente enquanto outras positivamente e ao mesmo tempo esses efeitos iriam variar espacialmente dependendo da abundância das espécies dominantes. Esses dois fatores agindo em conjunto poderiam causar a randomização da co-ocorrência de espécies da comunidade na presença das

espécies dominantes. No presente trabalho apesar das espécies dominantes variarem espacialmente em densidade populacional, não é possível dizer se alguma espécie subdominante ou submissa foi beneficiada pela presença das espécies dominantes.

Conclusão

Os resultados desse estudo mostram que as diferenças bióticas e abióticas entre os habitats de solo e vegetação em savanas, apesar de serem menos marcantes do que em florestas tropicais, causam mudanças significativas na diversidade, comportamento e estruturação da fauna de formigas. Isso indica que a teoria do habitat templet (Southwood 1977, 1988) pode ser aplicada para diferentes fisionomias vegetais e também em diferentes partes do globo já que as respostas da comunidade de formigas foram praticamente iguais para as savanas da Austrália e do Brasil. Isso se torna mais interessante pelo fato de que a comunidade de formigas dessas duas extensas áreas de savana isoladas geograficamente possuem diversos contrastes ecológicos e evolutivos (Capítulo 1, 2 e 3 da presente tese). O encontro de padrões similares entre áreas extremamente distantes também é especialmente interessante pelo fato de que um dos maiores paradigmas da ecologia seja a busca incessante por padrões gerais (Lawton 1999, Hillebrand 2004, Lange 2005).

Os resultados deste estudo também demonstram pela primeira vez que o nitrogênio é um nutriente limitante tanto para formigas de solo quanto para formigas de vegetação em savanas. Isso sugere que provavelmente o nitrogênio pode ser um fator limitante para outros grupos animais e até mesmo para plantas em savanas tropicais. Finalmente, juntamente com outros artigos que utilizaram modelos nulos (Ribas e Schoereder 2002, Ribas e Schoereder 2004, Sanders et al. 2007a, Sanders et al. 2007b), o

presente trabalho demonstra que um padrão não-aleatório de co-ocorrência de espécies pode ser causado por fatores diferentes de competição (ex. preferência de recurso).

Referencias Bibliográficas

- Andersen, A. N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* **140**:401-420.
- Andersen, A. N., T. Hertog and J.C.Z. Woinarski. 2006. Long-term fire exclusion and ant community structure in an Australian tropical savanna: congruence with vegetation succession. *Journal of Biogeography* **33**: 823-832.
- Badano, E.I., H. A Regidor, H. A Núñez, R. Acosta and E. Gianoli. 2005. Species richness and structure of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age. *Journal of Biogeography* **32**: 221-227.
- Begon, M., C. R. Townsend and J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bihn, J. H., M. Verhaagh, and R. Brand. 2008. Ecological stoichiometry along a gradient of forest succession: Bait preferences of litter ants. *Biotropica* **40**:597-599.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitia, K. Jaffe, W. Morawetz, and W. Barthlott. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* **125**:229-240.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam and K.E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **14**:285-297.
- Campos, R. I., C. T. Lopes, W. C. S. Magalhães and H. L. Vasconcelos. 2008. Estratificação vertical de formigas em cerrado sentido restrito no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas – GO. *Iheringia, Série Zoologia* **98**: 311-316.

- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* **61**:153-181.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M. L and J. M. Diamond, (eds), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 342-444.
- Furley, P. A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* **8**:223-241.
- Gotelli, N. J., and A. M. Ellison. 2002. Biogeography at a regional scale: Determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* **83**:1604-1609.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* **163**:192-211.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Huntley, B. J. and B. H. Walker. 1982. Ecology of Tropical Savannas. *Ecological Studies* **42**: 1-2.
- Kaspari, M., and S. P. Yanoviak. 2001. Bait use in tropical litter and canopy ants--evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica* **33**:207-211.
- Lange, M. 2005. Ecological laws: what would they be and why would they matter? *Oikos* **110**:394-403.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**:177-192.
- Majer, J. D., J. H. C. Delabie, and M. R. B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* **26**:73-83.

- Parr, C. L. 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology* **77**:1191-1198.
- Parr, C. L., B. J. Sinclair, A. N. Andersen, K. J. Gaston and S. L. Chown. 2005. Constraint and competition in assemblages: A cross-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* **165**:481-494.
- Ribas, C. R. and J. H. Schoereder. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* **131**:606-611.
- Ribas, C. R., and J. H. Schoereder. 2004. Determining factors of arboreal ant mosaics in Cerrado vegetation (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **44**:49-68.
- Romero, H., and K. Jaffe. 1989. A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica* **21**:348-352.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, N. E. Heller, and D. M. Gordon. 2003. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:2474-2477.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, S. E. Wittman, J. S. Ratchford, A. M. Ellison, and E. S. Jules. 2007a. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography* **34**:1632-1641.
- Sanders, N. J., G. M. Crutsinger, R. R. Dunn, J. D. Majer, and J. H. C. Delabie. 2007b. An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly. *Biotropica* **39**:422-427.
- Savolainen, R. and K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* **51**:135-155.

- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf . 1995. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Freeman, New York.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46:337-365.
- Southwood, T. R. E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3 - 18.
- Sterner, R. W. and J. J. Elser. 2002. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.
- Stone, L. and A. Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**:74-79.
- Stone, L., and A. Roberts. 1992. Competitive-exclusion, or species aggregation - an aid in deciding. *Oecologia* **91**:419-424.
- Tobin, J. E. 1991. A neotropical rainforest canopy ant community: some ecological considerations. In Huxley, C. R. and D. F. Cutler, (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. pp. 536-538.
- Vasconcelos, H. L. and J. M. S. Vilhena. 2006. Species Turnover and Vertical Partitioning of Ant Assemblages in the Brazilian Amazon: A Comparison of Forests and Savannas. *Biotropica* **38**: 100-106.
- Yanoviak, S. P. and M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* **89**:259- 266.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 266-269.

Conclusões gerais

Em 1240 pitfalls e 640 iscas atrativas foram coletadas um total de 242 espécies, 48 gêneros e sete subfamílias de formigas, sendo que dessas 150 pertenceram a savana brasileira e 93 a savana australiana. De forma geral, houve diferenças e semelhanças marcantes na estruturação da fauna de formigas entre as savanas estudadas. Como padrões gerais entre as savanas da Austrália e do Brasil podem-se ser sumarizados:

- ✓ Alta similaridade taxonômica ao nível de subfamília.
- ✓ Riqueza média de espécies similar na menor escala local (pitfall).
- ✓ Maior riqueza de espécies e abundância de indivíduos no solo do que na vegetação.
- ✓ Clara partição vertical na composição da fauna de formigas entre solo e vegetação.
- ✓ A fauna de vegetação é um subconjunto da fauna de solo em ambas as savanas, porém no Brasil o grau de aninhamento foi menor.
- ✓ Maior grau de dominância de espécies no solo do que na vegetação.
- ✓ Existe uma maior co-ocorrência de espécies no habitat de vegetação do que no solo, indicando um menor grau de exclusão competitiva para formigas arborícolas.
- ✓ Independente do estrato de forrageamento existe um maior número de espécies e indivíduos de formigas e um maior grau de dominância em iscas ricas em N do que iscas ricas em CHO.
- ✓ Possivelmente pela alta preferência pelo recurso N (mais escasso), a assembléia de formigas de solo demonstrou uma menor co-ocorrência de espécies em pitfalls iscados com CHO do que N.

Como contrastes principais entre as savanas da Austrália e do Brasil se destacam:

- ✓ Baixa similaridade ao nível taxonômico de gênero e espécies (apenas uma espécie em comum).
- ✓ Maior riqueza e troca de espécies na savana brasileira em escala regional.
- ✓ Maior abundância de indivíduos na savana australiana.
- ✓ Enquanto na savana australiana a riqueza de formigas de vegetação relaciona-se positivamente com a abundância de formigas no solo, mas não com a riqueza, na savana brasileira a relação positiva existe com a riqueza, mas não com a abundância.
- ✓ A assembléia de formigas de vegetação na savana australiana é composta primariamente pelas formigas mais abundantes que nidificam no solo, além de algumas poucas espécies exclusivas de vegetação.
- ✓ Já na savana brasileira, a assembléia de formigas arborícolas é composta de espécies que nidificam e forrageiam na própria vegetação e também por várias espécies, não necessariamente as dominantes numéricas, que nidificam no solo.
- ✓ A competição se mostrou mais importante na estruturação da assembléia de formigas da savana australiana do que da savana brasileira independente do estrato de forrageamento das formigas.
- ✓ O grau de dominância nas iscas, expresso através do número de iscas com dominância e do número de espécies dominantes, é maior na savana australiana do que na savana brasileira.

Foi também observado na presente tese que a escala espacial de amostragem pode ser extremamente importante nas conclusões sobre padrões gerais de diversidade de espécies entre áreas geograficamente isoladas. Assim, dependendo da escala espacial de amostragem padrões de diversidade alfa, beta e relações de riqueza de espécies podem mudar drasticamente. Isso sugere que mais trabalhos levem em consideração diferentes escalas espaciais de amostragem. Além disso, apesar de a maioria dos trabalhos se concentrarem em análises em escala local, padrões agindo em escala regional também são de grande importância para a determinação da biodiversidade de formigas (Parr et al. 2005; Andersen 2008).

Foi também demonstrado aqui que a união de métodos de modelos nulos de co-ocorrência de espécies com métodos de observações comportamentais em iscas (Parr 2008) pode de fato aumentar a generalização das conclusões sobre a importância da competição para a fauna de formigas. Além disso, o presente trabalho demonstra que um padrão não-randômico de co-ocorrência de espécies pode ser causado por fatores diferentes de competição (ex. preferência de recurso).

Finalmente, este trabalho também sugere que a competição é sim um importante fator de estruturação da fauna de formigas em savanas, porém outros fatores tais como preferência de habitat e fatores estocásticos de extinção e colonização devem ser levados em consideração para explicar a organização de comunidades de formigas em savanas tropicais (Ribas e Schoereder 2002, Sanders et al. 2007). São necessários, entretanto, novos estudos experimentais que possam controlar tais fatores para elucidar a real importância da competição para a estruturação da assembléia de formigas.

Referencias Bibliográficas

- Andersen, A. N. 2008. Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology* **33**:211-220.
- Parr, C. L. 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology* **77**:1191-1198.
- Parr, C. L., B. J. Sinclair, A. N. Andersen, K. J. Gaston and S. L. Chown. 2005. Constraint and competition in assemblages: A cross-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* **165**:481-494.
- Ribas, C. R. and J. H. Schoereder. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* **131**:606-611.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, S. E. Wittman, J. S. Ratchford, A. M. Ellison, and E. S. Jules. 2007a. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography* **34**:1632-1641.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)