

INÁCIO JOSÉ DE MELO TELES E GOMES

**EFEITO IMEDIATO DA EXCLUSÃO DE ESPÉCIES DOMINANTES SOBRE A
ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE FORMIGAS QUE VISITAM ISCAS EM
SAVANAS TROPICAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em Entomologia,
para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2012

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

G633e
2012

Gomes, Inácio José de Melo Teles e, 1987-
Efeito imediato da exclusão de espécies dominantes sobre a
estrutura de comunidades de formigas que visitam iscas em
savanas tropicais / Inácio José de Melo Teles e Gomes –
Viçosa, MG, 2012.
42f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Inclui anexo.

Orientador: José Henrique Schoereder

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 33-38

1. Competição (Biologia). 2. Formiga. 3. *Pheidole oxyops*.
4. *Iridomyrmex reburus*. 5. Savanas. 6. Nicho (Ecologia).

I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 577.83

INÁCIO JOSÉ DE MELO TELES E GOMES

**EFEITO IMEDIATO DA EXCLUSÃO DE ESPÉCIES DOMINANTES SOBRE A
ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE FORMIGAS QUE VISITAM ISCAS EM
SAVANAS TROPICAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 31 de julho de 2012

Ricardo Ildefonso de Campos
(Coorientador)

Tathiana Guerra Sobrinho
(Coorientadora)

Heraldo Luis Vasconcelos

José Henrique Schoereder
(Orientador)

“I just loved bugs.
Of course, most kids are interested in them.
Kids do have a bug period.
Some never grow out of it.”

Edward O. Wilson

À Maria Cecília Teles e Álvaro Vieira Gomes,
pelo amor que sempre me banharam.

AGRADECIMENTOS

Cumprir qualquer etapa de vida nunca é possível sozinho. Devo muito às pessoas e instituições que citarei a seguir, pois, sem elas, provavelmente eu não estaria escrevendo estas linhas.

Devo sempre me lembrar da minha família. Meu pai, Álvaro Vieira Gomes, minha mãe, Maria Cecília Teles. Essas são as pessoas a quem nunca precisei provar nada. O amor e apoio deles sempre me foram incondicionais. Agradeço ao meu irmão Pedro José de Melo Teles e Gomes por me mostrar como é amar muito alguém. Minhas tias e tios, primos e primas, avós e madrinhas, a fé deles em mim sempre me dá força.

Agradeço a Universidade Federal de Viçosa, por me proporcionar a chance de fazer meu mestrado em uma das melhores universidades do Brasil, pela estrutura e pelas coisas que aprendi aqui. Ao Programa de Pós Graduação em Entomologia, pela excelente formação e troca de experiências que me proporcionou. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio ao projeto.

Agradeço ao Ricardo Ildefonso de Campos, por ter confiado em mim, pela amizade, pelas oportunidades, por me ensinar a enxergar a ciência, por me apresentar o mundo das formigas, por me mostrar o Cerrado, por me mostrar o caminho. Ao José Henrique Schoereder (Zhé), por ter me recebido como “filho” nessa jornada, por ter me ensinado tanto sobre ciência, estatística e piadas e ter e me oferecido todo apoio que precisei. À Tathiana Guerra Sobrinho pela amizade, pela ótima convivência, ajuda carinho e atenção. Ao Heraldo Luis Vasconcelos, por me inspirar tanto desde minha graduação, pela ajuda nunca negada, e por estar engrandecendo minha banca de defesa.

Devo sincera gratidão às pessoas que tanto me auxiliaram durante a execução desse trabalho, Antônio Martins (Tonin), Izadora Vidigal, Diogo Santiago, João Custódio, Ricardo Solar (Bob) e Rodrigo Feitosa. À Ayhama Boniolo, pelo empenho e dedicação em todas as etapas dessa dissertação. Aos meus colegas de LABECOL, onde fui recebido como um integrante real, mesmo sendo um agregado, valeu pelas risadas, bebedeiras e aprendizado. Obrigado, Tati Gi, Fêfo, Lucas Panda, Lucas Pará, Tchelo, Aninha, Marcão, Gabi, André, Júlio, Chicão e Rodrigo. Ao pessoal da Entomologia, obrigado pelas risadas, festas, experiências e convivência nos corredores e terraços.

Agradeço aos meus amigos e coordenadores do Curso Ecologia da Floresta Amazônica (EFA), pois foi lá que tive a oportunidade de aprender mais sobre ecologia e vida do que em qualquer outro momento da minha vida. Agradeço a todos os meus amigos que estiveram presentes na minha formação, desde Jataí e desde Uberlândia, o pessoal da minha inesquecível BIOUFU. Obrigado por estarem sempre torcendo por mim.

Agradeço a LUVE, pela oportunidade de fazer as coisas que mais gosto: ter amigos e jogar voleibol. Agradeço ao Felipe Lemos pela companhia de cada dia em nossa casa e por me dar a oportunidade de tanto crescimento, mesmo que seja lavando louça na cozinha. Agradeço a Marcus Vinícius (Catalão), por ser o melhor amigo que alguém pode querer e me apoiar tanto na minha vida acadêmica.

Agradeço ainda às pessoas que não foram citadas aqui, mas que de uma maneira ou de outra contribuíram para este trabalho.

RESUMO

GOMES, Inácio José de Melo Teles e, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2012. **Efeito imediato da exclusão de espécies dominantes sobre a estrutura de comunidades de formigas que visitam iscas em savanas tropicais.** Orientador: José Henrique Schoeder. Coorientadores: Ricardo Ildefonso de Campos e Tathiana Guerra Sobrinho.

A competição é um tema controverso na teoria ecológica. Estudos que tenham envolvido competição e formigas têm demonstrado resultados contraditórios. Assim, trabalhos experimentais são necessários para elucidar a importância da competição sobre a estrutura de comunidades de formigas. Dessa forma, o objetivo desse estudo foi determinar experimentalmente o efeito a curto prazo da exclusão de duas espécies dominantes de formigas sobre a estrutura de comunidades de formigas que forrageiam em iscas. Coletei os dados entre fevereiro e abril de 2007, em Darwin, NT, Austrália, e entre janeiro e fevereiro de 2010, em Uberlândia, MG, Brasil. Nós estabelecemos três grids em cada país, onde nós bloqueamos as espécies dominantes. Os grids eram compostos de 100 iscas espalhadas em 10 linhas de 10 iscas, sempre espaçadas em 3m. As iscas foram feitas de ¼ de papel branco com 30g de sardinha depositada sobre ela. O experimento foi dividido em três partes de três dias cada um. A primeira parte foi chamada “antes do bloqueio”, em que as formigas foram coletadas sem interferência prévia. Na segunda parte, “durante o bloqueio”, os ninhos das formigas dominantes foram bloqueados com bacias plásticas. Finalmente, “depois do bloqueio”, quando os ninhos foram desbloqueados. Depois de uma hora da instalação das iscas, nós coletávamos as formigas e anotávamos a sua abundância. “Durante o bloqueio” na Austrália, a riqueza e a abundância de formigas cresceram significativamente quando comparadas aos demais tratamentos. Além disso, a composição de espécies de formigas nas iscas mudou durante o bloqueio da espécie dominante. No Brasil, houve uma queda desses valores durante e depois do bloqueio, provavelmente devido a uma espécie subdominante (*Cephalotes pusillus*), que aumentou em abundância e frequência e parece ter tido um efeito negativo maior sobre a comunidade de formigas. Algumas espécies foram coletadas apenas quando as espécies dominantes estavam bloqueadas na Austrália. Nossas análises indicam que existem mudanças importantes sobre a diversidade e a composição de espécies com o bloqueio das espécies dominantes. Na Austrália, as espécies dominantes

podem regular a diversidade momentânea, enquanto no Brasil elas podem ter um efeito estabilizador. Isso sugere que a competição pode ser um importante processo na estruturação de comunidades de formigas.

ABSTRACT

GOMES, Inácio José de Melo Teles e, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2012. **Immediate Effect of dominant species exclusion on structuring bait-visitors ant communities in tropical savannas.** Adviser: José Henrique Schoereder. Co-advisers: Ricardo Ildefonso de Campos and Tathiana Guerra Sobrinho.

Competition is a controversial theme in theoretical ecology. Studies involving competition and ants have demonstrated contradictory results. Thus, experimental work is necessary to elucidate the real importance of competition on structuring ant communities. Then, the aim of this study was to experimentally determinate the immediate effect of exclusion of two dominant ant species on the structure of ants communities which forage on baits. I collected data between February and April of 2007, in Darwin, NT, Australia and between January and February of 2010 in Uberlândia, MG, Brazil. I established three plots in each country where we experimentally removed the two most aggressive ant species. The plots were made of 100 baits spaced in ten lines of ten baits spaced in 3m. The baits were made of ¼ of a paper with 30g of sardine deposited on it. The experiment was divided in three parts of three days each one. The first part was called “before exclusion”, when the ants were collected without previous interference. In the second part, “during exclusion”, the dominant ants nests were blocked with plastic bowls. Finally, “after exclusion”, after we unblock the dominant ants nests. One hour after the baits installation, we collected the ants and noted its abundance. During exclusion in Australia, the richness and abundance of ants increased significantly when compared with others treatments. Furthermore, the ant species composition on baits changed during the dominant species exclusion. In Brazil, there was a decrease of those values during and after exclusion, probably due to a subdominant species (*Cephalotes pusillus*) that increased in abundance and frequency and may have had a stronger negative effect on ant community. Some species were collected only when the dominant species were blocked in Australia. Our analysis indicates there is an important change in the ant species diversity and composition with the dominant species exclusion. In Australia, dominant species may regulate momentary diversity of ant community while in Brazil it has a buffer effect. This may indicate that competition is a strong factor structuring ant assemblage.

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
2. Materiais e métodos.....	5
2.1 Áreas de estudo.....	5
2.2 Espécies dominantes manipuladas.....	6
2.3 Dinâmica do experimento de bloqueio.....	7
2.4 Eficiência da exclusão.....	10
2.5 Análises estatísticas.....	11
3. Resultados.....	13
3.1 Efeito sobre a riqueza e abundância de formigas.....	13
3.2 Efeito sobre a composição da mirmecofauna.....	16
3.3 Efeitos específicos das espécies dominantes.....	19
4. Discussão.....	22
4.1 Efeito sobre a riqueza e abundância de formigas.....	22
4.2 Efeito sobre a composição da mirmecofauna.....	27
4.3 Diferenças entre os países.....	30
4.4 Considerações finais.....	32
5. Referências Bibliográficas.....	33
6. Anexo 1.....	39

INTRODUÇÃO

O papel da competição na estruturação de comunidades é um dos temas mais controversos dentro da ecologia teórica (Connell, 1983; Schoener, 1983). A competição já chegou a ser apontada como a grande aposta do estudo da ecologia de formigas (Hölldobler e Wilson, 1990). Entretanto, embora muitos trabalhos apontem a competição interespecífica como um importante processo estruturador de comunidades de formigas (Davidson, 1985; Savolainen e Vepsäläinen, 1988; Andersen, 1992; Perfecto, 1994; Andersen e Patel 1994; Parr *et al.* 2005; Parr, 2008; Arnan *et. al.* 2011), alguns autores veem com cautela essa generalização (Ribas e Schoereder, 2002; Gibb e Hochulli, 2004; Gibb e Parr, 2010; Gibb e Johansson, 2011).

Muitos dos trabalhos que apontam a competição como importante processo estruturador das assembleias de formigas têm abordado as variações na utilização de nichos (Macarthur e Levins, 1967; Albrecht e Gotelli, 2011; Gotelli e Ellison, 2002), a estruturação dessas comunidades em mosaicos (Djiéto-Lordan e Dejean, 1999) e os encontros agonísticos facilmente visualizados entre indivíduos (Hölldobler e Wilson, 1990). Entretanto, as conclusões desses trabalhos são oriundas de amostragens não experimentais, e puras observações de campo não fornecem evidências diretas de que o processo gerador desses padrões seja realmente a competição (Underwood, 1986). Ribas e Schoereder (2002), ao analisarem 14 trabalhos que afirmavam que os mosaicos estudados eram estruturados por competição, concluíram que em apenas sete dos estudos o padrão de coocorrência era menor do que o esperado ao acaso e, portanto, poderiam ser estruturados pela competição. Além disso, a observação de agressões entre indivíduos não implica que isso se reflita no nível populacional, pois a competição,

enquanto processo, atua na unidade de seleção, que no caso das formigas é a colônia (Ribas e Schoereder, 2002).

Por outro lado, uma abordagem menos polêmica sobre o tema competição prediz que assembleias de formigas estão estruturadas por hierarquias de dominâncias (Andersen, 1995; Campos 2009; Gibb e Parr, 2010). No topo dessa hierarquia figuram as chamadas espécies dominantes, que são capazes de monopolizar grande parte da biomassa dos recursos disponíveis para a comunidade. Essas espécies apresentam alta abundância, capacidade de recrutamento massivo e comportamento agressivo (Gibb e Parr, 2010). Essas características podem levar essas espécies dominantes a excluir competitivamente outras espécies de certos recursos. Logo abaixo nessa hierarquia, estão as espécies subdominantes, que também são abundantes e conseguem dominar os recursos mas apenas na ausência das espécies dominantes. Na base da hierarquia, estão as espécies subordinadas, que inclui uma série de subgrupos de formigas que não são capazes de dominar e monopolizar recursos e são as grandes responsáveis pela riqueza total de uma comunidade (revisão em Gibb e Parr, 2010).

Alguns estudos apontam que a diversidade total de formigas de uma assembleia pode ser controlada pela abundância de espécies dominantes (Savolainen e Vepsäläinen, 1988; Andersen, 1992; Andersen e Patel 1994; Parr *et al.* 2005; Parr, 2008; Arnan *et al.* 2011). Entretanto, esse não parece ser um padrão global. Em algumas assembleias, esse efeito regulador da diversidade de formigas parece ser restrito a grupos com papel ecológico semelhante (Gibb e Hochulli, 2003, 2004; Gibb, 2005), a alguns tipos de recursos (Sanders e Gordon, 2003; Gibb, 2005) ou mesmo ser muito pequeno ou inexistente (Baccaro *et al.* 2011). Assim, o efeito das espécies dominantes na estruturação de assembleias de formigas ainda não é claro.

Um dos motivos principais para a falta de consenso quando o assunto é competição e formigas é o baixo número de trabalhos experimentais (Gibb e Johansson, 2011). Experimentos que abordem o efeito das espécies dominantes são fundamentais para que se possa ter certeza sobre onde e quando os padrões de diversidade observados são resultado da competição (Andersen e Patel, 1994; Gibb e Hochulli, 2004). Além disso, embora se tenham observado padrões globais da relação entre espécies dominantes e riqueza de espécies (Parr *et. al.*, 2005; Gibb e Parr, 2010), não sabemos de nenhum trabalho que tenha feito comparações intercontinentais usando experimentos manipulatórios.

Dessa forma, o presente trabalho pretende ter como objetivo fazer uma comparação intercontinental acerca do efeito da exclusão de espécies dominantes em duas das mais importantes áreas de savanas tropicais do mundo, a australiana e a brasileira. A comparação entre essas duas savanas é particularmente interessante porque elas estão localizadas em latitudes similares, têm áreas parecidas (aproximadamente 2.000.000 km²) e experimentam regimes pluviométricos e térmicos similares (Mott *et al.*, 1985; Oliveira e Marquis, 2002). Além disso, ambas as savanas podem ser consideradas como altamente ricas em espécies de formigas (*e.g.* Ribas *et. al.*, 2003; Vasconcelos e Vilhena, 2006; Andersen, 2008; Campos *et. al.*, 2011).

Apesar da falta de dados em relação à importância das espécies dominantes sobre a estruturação das assembleias de formigas nas savanas da Austrália e do Brasil, Campos (2009) sugeriu que devido à maior abundância e agressividade das espécies dominantes, a competição interespecífica parece ser importante apenas para a organização da comunidade de formigas na savana australiana e não para a savana brasileira. As savanas Australianas são ricas em espécies dominantes, como *Oecophylla smaragdina* e as

espécies dos gêneros *Iridomyrmex* e *Papyrius*. Essas espécies são altamente agressivas e abundantes e podem monopolizar grande parte dos recursos alimentares nesses lugares (Andersen, 1992; Arnan *et. al.* 2011). Por outro lado, na savana brasileira são encontradas poucas espécies dominantes (a maioria pertencente aos gêneros *Pheidole* e *Solenopsis*) e nenhum dos gêneros agressivos da Austrália ocorrem no Brasil (Campos, 2009). Além disso, um recente trabalho não experimental feito no Brasil mostrou efeitos limitados das espécies dominantes sobre a riqueza total de formigas na Amazônia (Baccaro *et. al.* 2011). Assim, seria possível esperar que a presença de espécies dominantes exerça um efeito regulador da diversidade de formigas na savana australiana, mas não na brasileira.

Dessa forma, o objetivo geral deste trabalho foi determinar o efeito imediato da retirada de uma espécie dominante sobre o número de espécies, indivíduos e a composição da assembleia de formigas que visitam iscas nas savanas da Austrália e do Brasil. Como objetivos específicos, foram testadas as seguintes previsões: (1) a riqueza e abundância de formigas nas iscas aumentam durante o bloqueio da espécie dominante na Austrália, mas não no Brasil; (2) haverá uma modificação da composição da fauna de formigas que visita iscas na ausência da espécie dominante na Austrália, mas não no Brasil.

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas de estudo

Na Austrália, a coleta de dados foi realizada no norte do país, na cidade de Darwin (12°24' S, 130°55' L). A área utilizada está localizada a 15 km do centro da cidade de Darwin, possui uma área de aproximadamente 500 ha e pertence ao governo do estado *Northern Territory*. O clima na região tem duas estações bem definidas: uma seca e de temperaturas amenas e outra chuvosa e quente. A precipitação média anual varia entre 1400 e 1700 mm, sendo que grande parte se concentra entre os meses de dezembro e março. A temperatura varia entre 15° C em julho e 40° C em outubro. A fitofisionomia da área é chamada de *woodland savanna* e é representativa da savana australiana (Mott *et. al.*, 1985). A área de estudo possui um dossel alto e aberto, com aproximadamente 10 m de altura e 20% de cobertura arbórea dominada por *Eucalyptus miniata* e *Eucalyptus tetradonta*. O outro estrato, gramíneo, é dominado pelas espécies *Sorghum intrans* (anual) e *Heteropogon triticeus* (perene).

No Brasil, os dados foram coletados na Estação Ecológica do Panga, a 30 km do centro da cidade de Uberlândia (18°30'S, 45°40'W), no sudeste brasileiro. A reserva tem uma área de 404 ha e pertence à Universidade Federal de Uberlândia. A precipitação média anual é de aproximadamente 1600 mm, sendo que grande parte se concentra nos meses de novembro, dezembro e janeiro. As temperaturas mais baixas se concentram nos meses secos e podem chegar a cerca de 10° C, enquanto que nos meses úmidos ultrapassam os 35° C. A fitofisionomia onde foi feita a coleta é chamada de cerrado sentido restrito, uma formação típica e representativa da savana brasileira, o Cerrado

(Ribeiro e Walter, 1998). Essa formação apresenta um estrato herbáceo dominado por gramíneas de diferentes espécies e um estrato lenhoso de 3 a 5 m, com uma abertura de copa variando entre 30 e 60%. A riqueza de espécies de árvores também é alta, sendo que há um predomínio de indivíduos de *Qualea grandiflora* e *Caryocar brasiliensis*.

Espécies dominantes manipuladas

Para a savana australiana, a espécie dominante escolhida para o experimento de exclusão foi *Iridomyrmex reburrus* Shattuck, 1993 (Dolichoderinae). Essa formiga pertence ao grupo funcional das Dolichoderinae dominantes (Andersen, 1995). Esse grupo compreende espécies que são consideradas dominantes ecológicas, devido à sua agressividade na defesa de recursos; e dominantes numéricas, devido a sua capacidade de rápido recrutamento e defesa massiva do recurso (Greenslade, 1978; Andersen, 1992, 1995). Essa espécie ocorre em áreas abertas e é favorecida por distúrbios intermediários do habitat (Andersen *et al.*, 2000; Gibb & Hochuli, 2003), além de ser extremamente agressiva e conseguir monopolizar a maioria das iscas em que ocorre (Campos, 2009).

No Brasil, a espécie dominante bloqueada foi *Pheidole oxyops* Forel, 1908 (Myrmicinae). Ao contrário das formigas australianas, que são amplamente estudadas e classificadas em grupos ecológicos, no Brasil há poucos trabalhos que se preocuparam em fazer essa classificação. Entretanto, Campos (2009) seguindo o protocolo de Davidson (1998), e modificado por Yanoviak e Kaspari (2000), classificou *P. oxyops* como uma espécie dominante, demonstrando maior abundância e comportamento mais agressivo dentre as 99 espécies amostradas. Essa é uma espécie essencialmente

predadora e que ocorre de maneira homogênea em todas as fitofisionomias do Cerrado (Gomes, dados não publicados).

Dinâmica do experimento de bloqueio

A dinâmica das coletas que serão descritas abaixo foram idênticas tanto para a Austrália quanto para o Brasil. Dessa forma, em cada uma dessas áreas dentro de cada país, foram estabelecidos três grids (27 x 27 m) distantes pelo menos 50 m um do outro. Em cada grid, foram colocadas 100 iscas de sardinha espalhadas igualmente em dez linhas, sempre de três em três metros (Figura 1).

Antes do início do experimento, foi feito um levantamento nas áreas e todos os ninhos das espécies dominantes foram identificados e marcados para posterior bloqueio. A partir disso, o experimento de bloqueio das espécies dominantes foi dividido em três etapas: (1) Antes do bloqueio; (2) Durante o bloqueio e (3) Depois do bloqueio.

As etapas foram realizadas sucessivamente, sendo que cada uma iniciou-se imediatamente após o término da anterior. Cada etapa durou três dias, totalizando nove dias sucessivos de coletas. Durante a primeira etapa (“antes do bloqueio”) foram amostradas as formigas sem qualquer alteração ou interferência no meio. Durante a segunda etapa (“durante o bloqueio”), a espécie dominante foi bloqueada em seus ninhos e impedida de forragear. Finalmente, após a segunda etapa as colônias das formigas dominantes foram desbloqueadas, sendo as formigas amostradas por mais três dias, durante a terceira etapa (“depois do bloqueio”). Ao longo do trabalho, as etapas do experimento serão referidas como citadas anteriormente.

Em cada um dos dias do experimento, foram colocadas 100 iscas atrativas em cada um dos três grids de coleta. Cada isca consistia de cerca de 10 g de sardinha depositada em um pedaço (14 x 10 cm) de papel branco colocado no chão. Depois de montada a isca, ela era revisitada após uma hora. Em cada isca, foram anotados quantos indivíduos e espécies estavam presentes na mesma, que foram coletadas para posterior identificação. Todas as formigas foram identificadas em gênero (segundo Bolton, 2003), classificadas em morfo-espécies e, quando possível, em espécie, com confirmação de Feitosa, R. M.

As espécies dominantes foram bloqueadas na noite do terceiro dia, quando seus níveis de atividade são menores. O bloqueio foi feito utilizando-se bacias plásticas. Essas bacias foram viradas para baixo e suas bordas foram enterradas no solo exatamente sobre as entradas dos ninhos. Foram feitos furos na borda de cada bacia por onde foram enfiados pregadores de metais para aumentar a aderência da bacia ao solo (Figura 2). Todos os ninhos presentes nos grids e nos seus arredores foram bloqueados quando indivíduos eram observados forrageando na área dos grids. Foi necessário que a manutenção desses bloqueios fosse feita todos os dias, pois algumas colônias desenvolviam maneiras alternativas de fugir do bloqueio e acessar as iscas atrativas. No total, foram bloqueados 14, 18 e 2 ninhos de *I. reburus* na savana australiana e 26, 27 e 33 ninhos de *P. oxyops* na savana brasileira, respectivamente nos grids 1, 2 e 3.

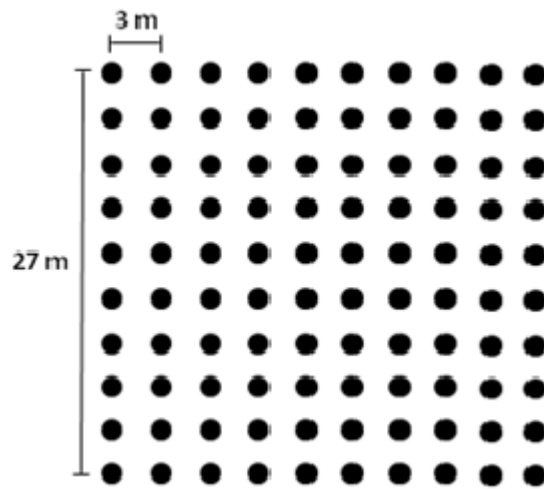


Figura 1. Esquema da disposição das iscas em cada um dos três grids de cada país.

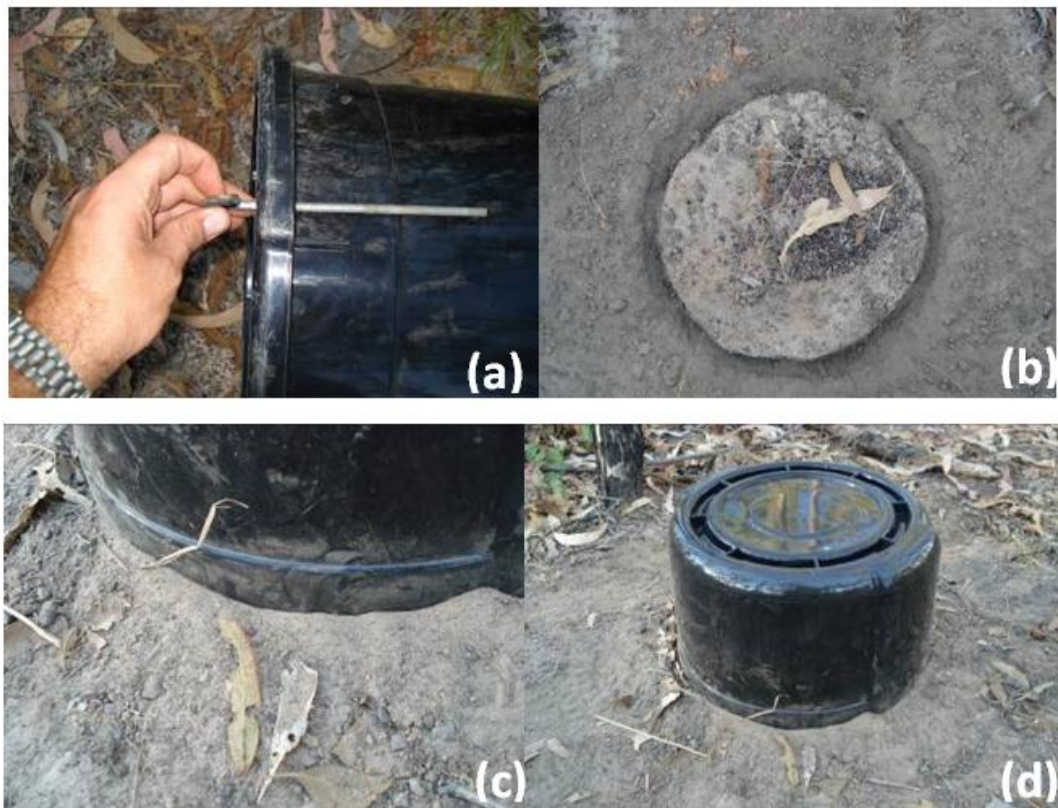


Figura 2. Fotografias mostrando como as colônias das espécies de formigas dominantes foram bloqueadas. (a) Buracos feitos nas bordas da bacia para que os pregadores de metais fossem inseridos antes de serem enterrados. Esses pregadores foram enterrados ao solo com a ajuda de martelos para aumentar a fixação das bacias; (b) trincheira cavada ao redor da entrada do ninho para que a borda da bacia fosse encaixada; (c) detalhe da borda da bacia enterrada no solo e (d) visão completa da bacia fixada no solo após todas as etapas.

Eficiência da exclusão

Na Austrália, apesar de o experimento de exclusão não ter sido 100% eficaz, a frequência de *I. reburrus* foi reduzida de 50 para 19% na etapa “durante o bloqueio”. Independente da etapa, das iscas frequentadas por *I. reburrus*, ela dominou sempre cerca de 55% delas (Tabela 1). Para a coleta da Austrália, uma isca foi considerada como dominada quando mais de quatro indivíduos da espécie dominante estavam presentes na mesma isca. Esse número, embora baixo, foi o suficiente para garantir que a ampla maioria das iscas fosse dominada por *I. reburrus*. Essa é uma espécie de corpo grande (Shattuck, 1993), o que talvez facilite sua dominância mesmo com poucos indivíduos.

No Brasil, a frequência de *P. oxyops* nas iscas foi reduzida de cerca de 30% nas etapas “antes” e “depois do bloqueio” para 12,78% na etapa “durante o bloqueio”. Entretanto, somente na etapa “antes do bloqueio” ela conseguiu dominar mais de 34% das iscas, sendo que nas etapas “durante” e “depois o bloqueio”, *P. oxyops* dominou apenas cerca de 8% das iscas (Tabela 1). Para o Brasil, uma isca foi considerada como dominada quando um número maior ou igual a 20 indivíduos de *P. oxyops* foram encontrados (veja Parr. *et. al.* 2008; Baccaro *et. at.* 2011). Para os dados completos em relação à frequência e abundância das espécies dominantes nas iscas veja Figura 3.

Tabela 1. Valores de ocorrência das espécies dominantes nas iscas (Frequência) e, considerando as iscas em que elas ocorreram, valores da quantidade de iscas que foram dominadas pelas mesmas espécies (Dominância).

Tratamento	Espécies			
	<i>Iridomyrmex reburrus</i>		<i>Pheidole oxyops</i>	
	Frequência (%)	Dominância (%)	Frequência (%)	Dominância (%)
Antes da exclusão	58	53,07	30,67	34,06
Durante a exclusão	19,22	56,07	12,78	6,96
Depois da exclusão	49,67	59,5	27,89	9,56

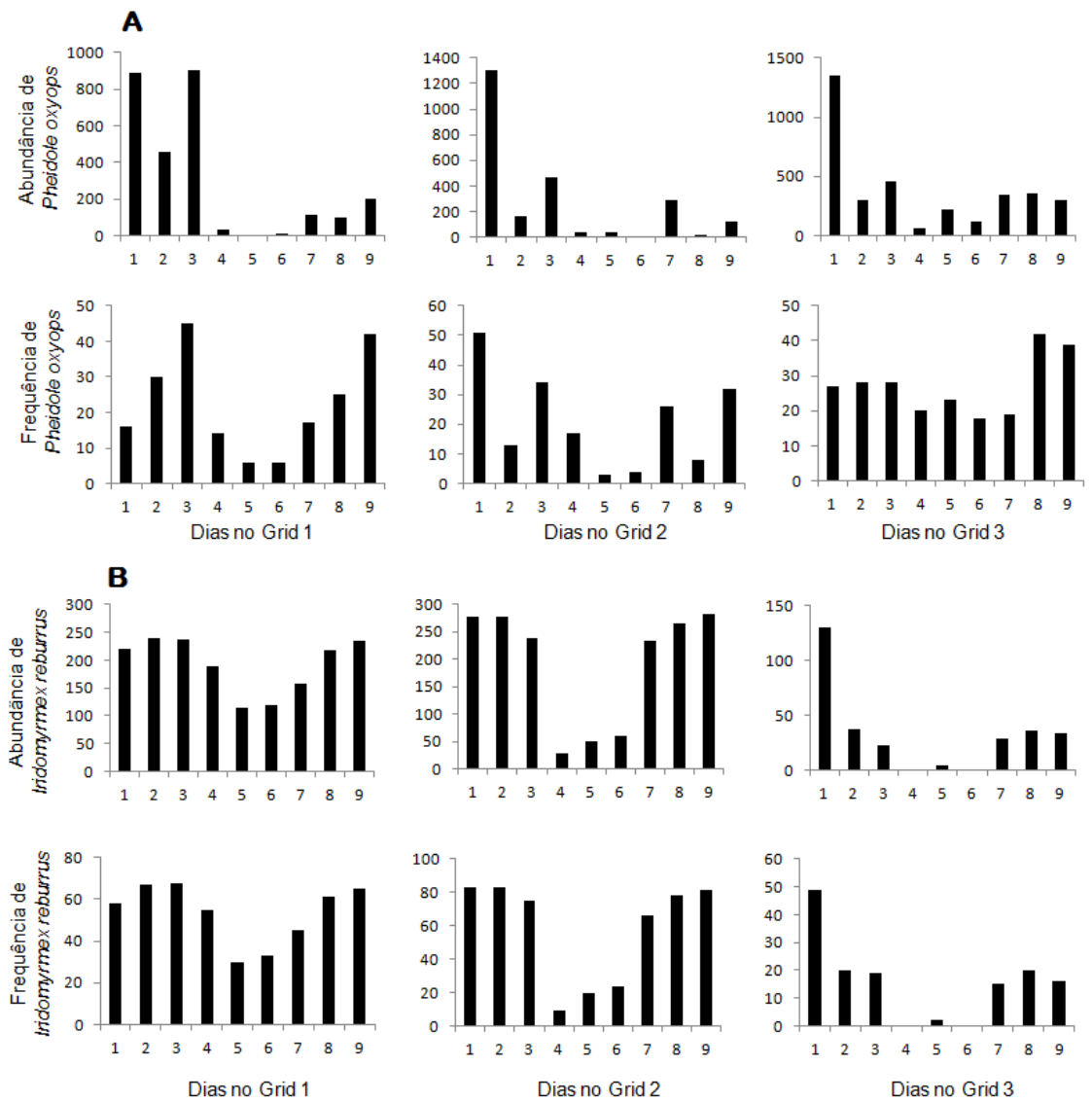


Figura 3. A. Variações das abundâncias e frequências de ocorrências nas iscas da espécie dominante *Pheidole oxyops* em cada um dos três grids e em cada um dos nove dias do experimento. B. Variações das abundâncias e frequências de ocorrências nas iscas da espécie dominante *Iridomyrmex reburus* em cada um dos três grids e em cada um dos nove dias do experimento.

Análises estatísticas

Para testar se o número de espécies e a abundância de indivíduos de formigas variam em função dos tratamentos de bloqueio (antes, durante e depois do bloqueio) das

espécies dominantes, foi feita uma análise de variância (ANOVA). Foram considerados como unidade amostral do estudo o número de espécies e indivíduos para cada isca. Para evitar pseudorreplicação, foi realizada uma análise de modelos mistos (Crawley, 2002). Nesse modelo, os tratamentos de bloqueio foram considerados como efeitos fixos e os efeitos aleatórios foram tratamento aninhado dentro de isca, aninhada em grid, usando distribuição de Poisson. As análises foram ajustadas para a distribuição Poisson dos dados, que é a mais indicada para dados de contagem, como número de espécies e indivíduos (Logan, 2010). Para identificar as diferenças estatísticas entre os tratamentos dentro de cada grid, foi utilizado um teste a posteriori de Tuckey.

Para testar se houve mudanças na composição da fauna de formigas em função dos tratamentos de bloqueio foi feita uma análise multivariada (Hammer *et. al.* 2001). Inicialmente, foi feito um mapa bidimensional a partir de um escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS). Os dados foram obtidos a partir de uma matriz binária entre as espécies de formigas e suas frequências de ocorrências por isca e a dissimilaridade foi obtida a partir do índice de dissimilaridade Bray-Curtis. A seguir, foi realizada uma análise de similaridade (ANOSIM; Clarke, 1993) para determinar se as diferenças na composição de espécies entre os tratamentos eram significativas. Foi necessário que se fizesse uma análise separadamente para cada um dos grids, pois as diferenças naturais entre as faunas dos grids poderia dificultar a detecção de alguma resposta da comunidade ao tratamento de exclusão da espécie dominante. Por fim, a porcentagem de similaridade (SIMPER) foi utilizada para identificar as espécies que mais contribuíram para as diferenças entre os tratamentos, ou seja, as espécies que são discriminadoras das diferenças na composição entre os tratamentos (Clarke, 1993). O resultado do SIMPER oferece a porcentagem da dissimilaridade entre os tratamentos,

apresentando a porcentagem de contribuição de cada espécie para essa dissimilaridade (Clarke, 1993).

Como a exclusão das espécies dominantes não foi completamente efetiva, foram obtidos vários valores quantitativos de abundância e frequência das espécies dominantes durante todas as etapas do experimento, inclusive nos três dias da etapa “durante o bloqueio”. Devido a isso, foram feitas regressões lineares para testar se abundância e frequência das espécies dominantes (variável independente) influenciavam a abundância e frequência das espécies que mais contribuíram para a dissimilaridade entre a os tratamentos de bloqueio (valores ≥ 1 de contribuição no SIMPER - variável dependente). Nessas análises, foi utilizada a distribuição Poisson para dados de abundância e binomial para os dados de frequência, ambas corrigidas para a sobredispersão (Crawley, 2007).

Os dados provenientes das espécies dominantes foram excluídos de todas as análises e todas as análises foram feitas separadamente para as savanas da Austrália e do Brasil. Além disso, todas as análises foram seguidas de análises de resíduos, para garantir o ajuste dos modelos e das distribuições utilizadas. As análises foram feitas no software R (2.13.1). A exceção foi para as análises de composição, que foram feitas no programa PAST (versão 1.98).

RESULTADOS

Efeito sobre a riqueza e abundância de formigas

Foram coletadas 39 espécies pertencentes a 17 gêneros e seis subfamílias na Austrália. No Brasil, foram coletadas 104 espécies pertencentes a 25 gêneros de sete

subfamílias. As subfamílias mais representativas foram Myrmicinae, Dolichoderinae e Formicinae nos dois países. Na Austrália, o gênero mais diverso foi *Monomorium*, com seis espécies, enquanto no Brasil, o gênero *Pheidole* teve 28 espécies (Lista de espécies no Anexo 1).

Tanto a riqueza de espécies quanto a abundância de indivíduos diferiram entre os tratamentos “antes do bloqueio”, “durante o bloqueio” e “depois do bloqueio” em ambos os países, porém esse efeito foi diferente. Na Austrália, a riqueza de espécies ($X^2=56,84$; $gl=2$; $p<0,0001$, Figura 4A) e a abundância de indivíduos ($X^2=127,84$; $gl=2$; $p<0,0001$; Figura 4B) aumentaram durante o bloqueio de *I. reburrus* e esse valores tenderam a retornar aos seus valores iniciais “depois do bloqueio” (Figuras 4A e 4B). Entretanto, no Brasil, a riqueza de espécies ($X^2=14,55$; $gl=2$; $p=0,0007$; Figura 4C) e a abundância de indivíduos ($X^2=239,65$; $gl=2$; $p<0,0001$; Figura 4D) diminuíram “durante o bloqueio” de *P. oxyops* sendo que “depois do bloqueio”, a riqueza e abundância não retornaram aos seus valores iniciais (Figuras 4C e 4D).

Observando-se os resultados por grid, verifica-se que, na Austrália, a riqueza de espécies aumentou durante o bloqueio de *I. reburrus* nos grids 1 e 2 e depois desse bloqueio, tendeu a retornar aos valores iniciais (Figuras 5A e 5B). Entretanto, esse padrão não foi significativo para o grid 3, onde não houve diferenças no número de espécies entre os tratamentos de “durante” e “depois do bloqueio” de *I. reburrus* (Figura 5A). Em relação à abundância de indivíduos por grid na Austrália, é possível verificar que o número de indivíduos aumentou “durante o bloqueio” da espécie dominante e voltou a cair “depois” desse bloqueio nos grids 1 e 2, mas novamente a diferença entre os tratamentos não foi significativa no grid 3 (Figura 5B). Já no Brasil, a observação da riqueza de espécies por grid revela que ela diminuiu “durante o bloqueio” de *P. oxyops* e

permaneceu nos níveis mais baixos “depois do bloqueio” das colônias (Figuras 5C e 5D). No entanto, essa diminuição não foi significativa para o grid 3 (Figura 5C). Em relação à abundância de indivíduos por grid no Brasil, houve uma diminuição da abundância de formigas “durante o bloqueio” de *P. oxyops*. Essa abundância permaneceu significativamente mais baixa “depois do bloqueio” das colônias, sendo que esse padrão foi observado em todos os grids (Figura 5D).

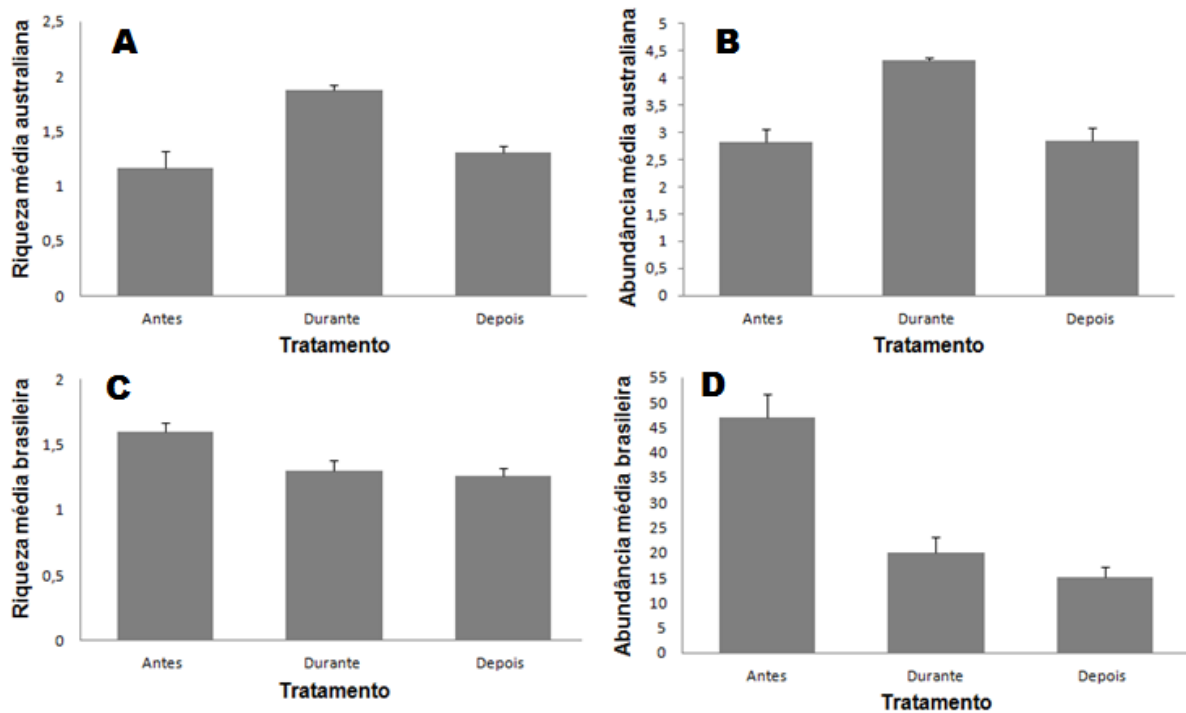


Figura 4. A. Número de espécies por isca (\pm EP) na Austrália em função dos três tratamentos ($X^2=56.84$, $gl=2$, $p<0,0001$). B. Número de indivíduos por isca (\pm EP) na Austrália em cada um dos três tratamentos ($X^2=127.84$, $gl=2$, $p<0,0001$). C. Número de espécies por isca (\pm EP) no Brasil em função dos três tratamentos ($X^2=14.55$, $gl=2$, $p=0.0007$). D. Número de indivíduos por isca (\pm EP) no Brasil em cada um dos três tratamentos ($X^2=239.65$, $gl=2$, $p<0,0001$).

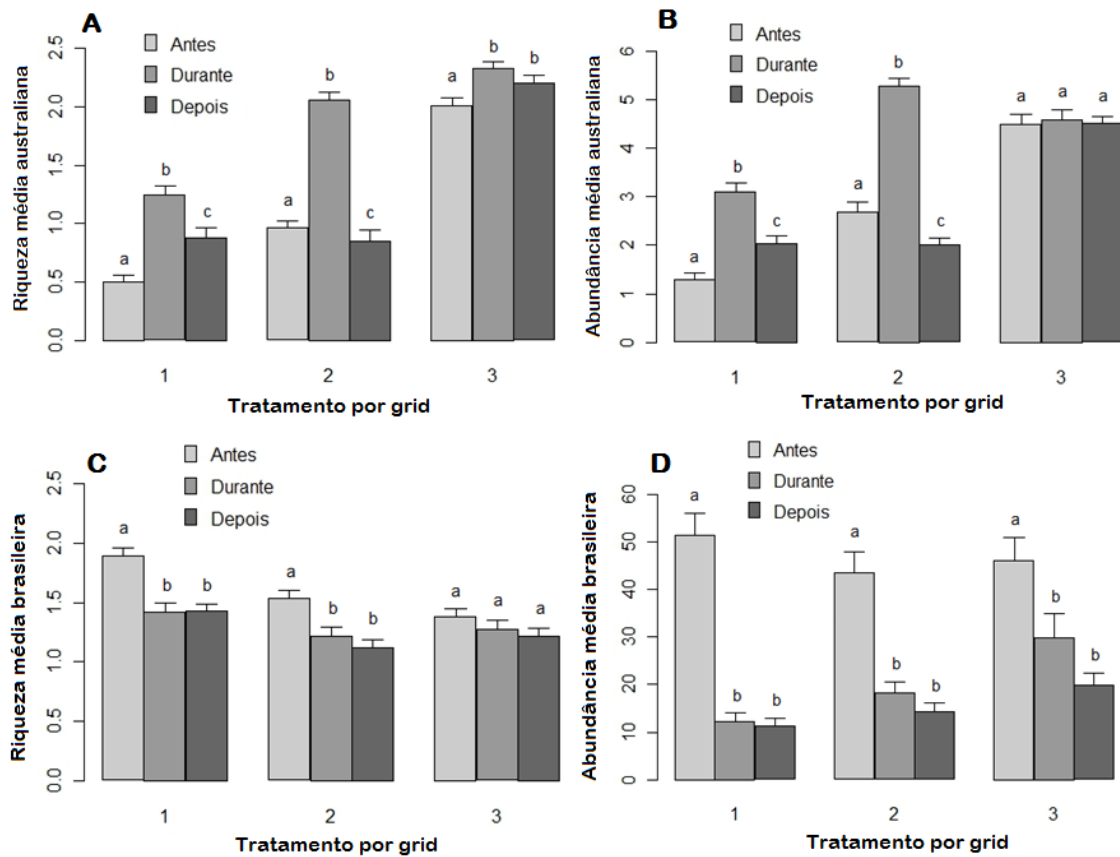


Figura 5. A. Número de espécies por isca (\pm EP) na Austrália em função dos três tratamentos e em cada um dos três grids. B. Número de indivíduos por isca (\pm EP) na Austrália em cada um dos três tratamentos e em cada um dos três grids. C. Número de espécies por isca (\pm EP) no Brasil em função dos três tratamentos e em cada um dos três grids. D. Número de indivíduos por isca (\pm EP) no Brasil em cada um dos três tratamentos e em cada um dos três grids. Letras iguais indicam valores não diferentes significativamente.

Efeito sobre composição da mirmecofauna

Em relação à savana australiana, analisando-se a ordenação NMDS, é possível perceber três agrupamentos distintos dos pontos (Figura 7). Há um primeiro (“antes do bloqueio”), representado por uma alta similaridade entre as faunas dos três primeiros dias. No tratamento de “durante o bloqueio”, esses pontos se distanciam formando um novo agrupamento. Por fim, na etapa “depois do bloqueio”, os três pontos dos três últimos dias do experimento se agrupam fortemente e distantes dos agrupamentos dos

tratamentos de “antes” e “durante o bloqueio”. Consequentemente, o ANOSIM confirma que para a Austrália, a composição de espécies foi significativamente diferente entre os tratamentos de “antes”, “durante” e “depois do bloqueio” de *I. reburus* (ANOSIM; $p=0,004$; $R=0,81$; Figura 6A).

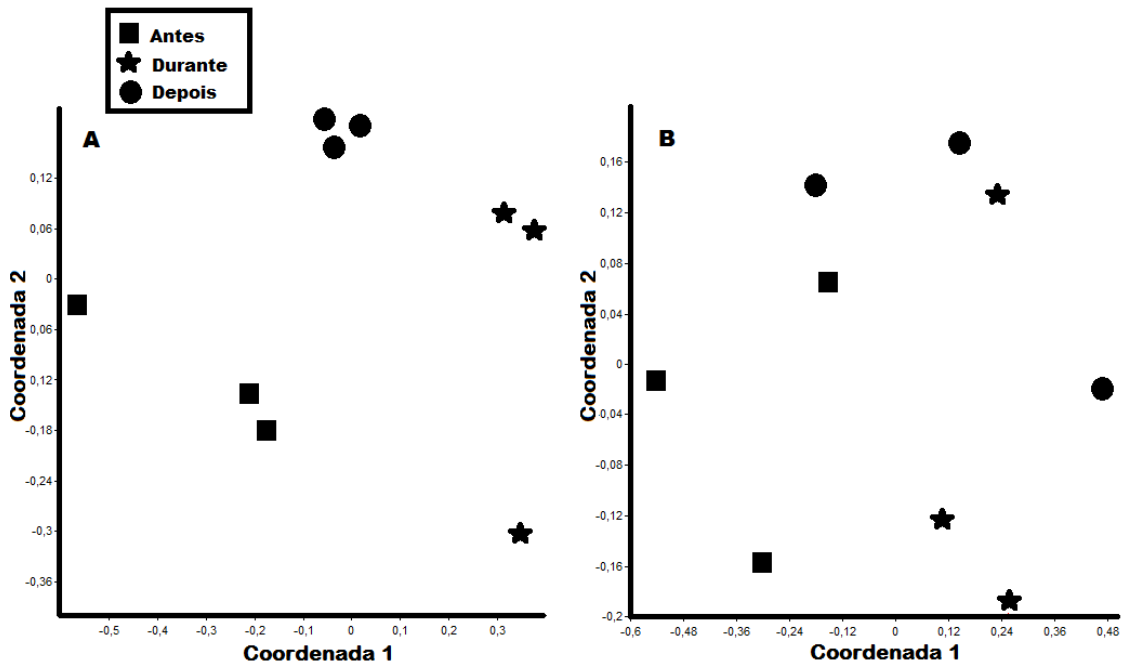


Figura 6. Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) mostrando as diferenças entre as composições da fauna de formigas para **A.** Austrália ($p=0,004$, $R= 0,81$, $stress=0,06$) e **B.** Brasil ($p=0,03$, $R=0,49$, $stress=0,14$). Cada ponto representa um dia de coleta em cada tratamento. Quadrados indicam a etapa “antes do bloqueio”, estrelas indicam a etapa “durante o bloqueio” e círculos indicam a etapa “depois do bloqueio”.

Observando-se os resultados da análise do NMDS por grid na Austrália, é possível notar que a composição de espécies foi diferente entre os tratamentos nos grids 1 ($p=0,004$, $R=0,73$) e 2 ($p=0,007$, $R=0,6$), mas não no grid 3 ($p=0,1$, $R=0,54$) (Figura 7A). Nos grids 1 e 2 a fauna de formigas se altera durante o tratamento de “durante o bloqueio” de *I. reburus*, mas “depois do bloqueio” observa-se uma reaproximação da fauna à composição de “antes do bloqueio”.

No Brasil, assim como na Austrália, a composição de espécies também foi diferente entre os tratamentos de “antes”, “durante” e “depois do bloqueio” de *P. oxyops* ($p=0,03$; $R=0,49$; Figura 6B). O agrupamento dos dias em cada tratamento não é tão claro como na Austrália, mas ainda assim é possível perceber os agrupamentos dos três tratamentos, com uma leve sobreposição de espécies entre as faunas dos tratamentos de “durante” e “depois do bloqueio”.

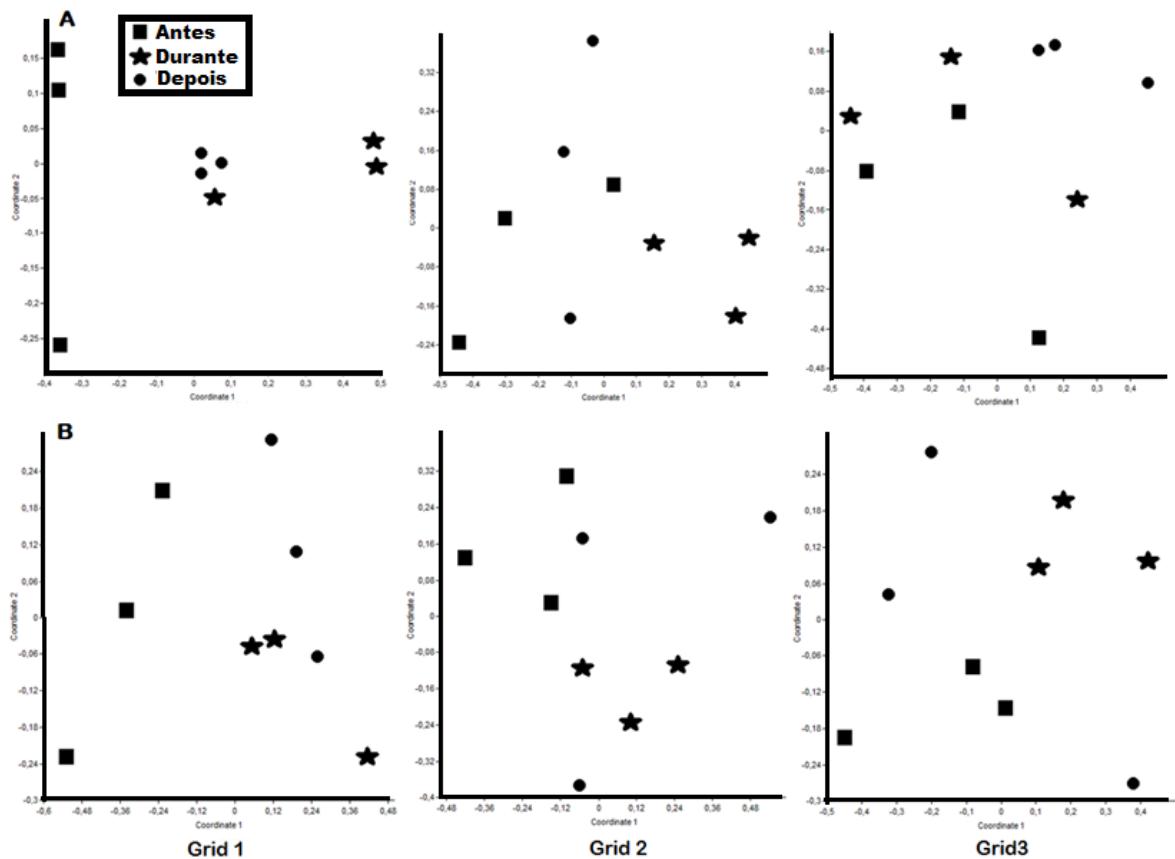


Figura 7. Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) mostrando as diferenças entre as composições da fauna de formigas nos grids 1, 2 e 3 para cada um dos três grids para **A.** Austrália (Grid 1 (stress=0,10; $p=0,004$; $R=0,73$); Grid 2 (stress=0,12; $p=0,007$; $R=0,6$); Grid 3 (stress=0,13; $p=0,1$; $R=0,57$)) e **B.** Brasil (Grid 1 (stress=0,12; $p=0,009$; $R=0,54$); Grid 2 (stress=0,16; $p=0,06$; $R=0,31$); Grid 3 (stress=0,19; $p=0,09$; $R=0,28$)). Cada ponto significa um dia. Quadrados indicam a etapa “antes do bloqueio”, estrelas indicam a etapa “durante o bloqueio” e círculos indicam a etapa “depois do bloqueio”.

A análise de NMDS por grid no Brasil revelou que a composição entre os tratamentos diferiu no grid 1 ($p=0,009$, $R=0,54$) e foi marginalmente diferente nos grids 2 ($p=0,06$, $R=0,31$) e 3 ($p=0,09$, $R=0,28$; Figura 7B). Os agrupamentos, embora se sobreponham levemente nos gráficos, parecem revelar uma maior proximidade entre os tratamentos de “durante” e “depois do bloqueio” de *P. oxyops* nos grids 1 e 2. Entretanto, no grid 3, há uma pequena dissimilaridade entre os tratamentos.

As espécies que mais contribuíram para a dissimilaridade entre os tratamentos na Austrália ($SIMPER \geq 1$) estão descritas em ordem decrescente de importância na Tabela 2. Ainda para a Austrália, algumas espécies foram amostradas exclusivamente no tratamento “durante o bloqueio” tais como, como *Monomorium* (gr. *nigrius*) sp.37, *Melophorus* (gr. *aeneavirens*) sp. 1, *Polyrhachis senilis*, *Paratrechina* (gr. *vaga*) sp.4 e *Odontomachus turneri*.

As espécies que mais contribuíram para a dissimilaridade entre os tratamentos no Brasil ($SIMPER \geq 1$) estão descritas em ordem decrescente de importância na Tabela 2. Como o número de espécies foi maior na etapa de “antes do bloqueio”, algumas espécies foram encontradas apenas nesses dias, são elas: *Ectatomma tuberculatum*, *Ectatomma* sp.6, *Serycomymex* sp.1, *Pachycondyla* sp.4, *Nesomyrmex* sp.1, *Pheidole* sp.26, *Cyphomyrmex* sp.1, *Dorymyrmex* sp.1 e quatro espécies de *Camponotus*.

Efeitos específicos das espécies dominantes

Para a savana australiana, assim como esperado, nas regressões entre as espécies apontadas pelo SIMPER como mais importantes ($SIMPER \geq 1$) e *I. reburrus*, foi verificado que a abundância de indivíduos de *I. reburrus* influencia negativamente a

abundância da maioria das espécies (Tabela 2). O mesmo padrão foi encontrado nas regressões entre a frequência de ocorrência de *I. reburus* nas iscas e a frequência de ocorrência das demais espécies, em que a maioria das relações foi negativa (Tabela 2). A exceção foi *Crematogaster australis*, que apresentou respostas positivas entre frequências e entre número de indivíduos de *I. reburus*.

No Brasil, as regressões feitas para testar o efeito do número de indivíduos de *P. oxyops* sobre o número de indivíduos das outras espécies apontadas pelo SIMPER como mais importantes ($\text{SIMPER} \geq 1$), indicaram que apenas três espécies tiveram relações significativas e positivas (Tabela 2). Nas análises entre a frequência de ocorrência de *P. oxyops* nas iscas e a frequência de ocorrência das demais espécies, cinco espécies apresentaram relação positiva e uma (*Cephalotes pusillus*) apresentou relação negativa (Tabela 2). Essa espécie, *Cephalotes pusillus*, teve outras análises feitas a *posteriori*, para buscar possíveis relações entre seus parâmetros de ocorrência e o padrão gerado pelo experimento. A regressão feita entre a abundância de *P. oxyops* e a frequência de ocorrência de *C. pusillus* apresentou dados significativos ($gl=25$; $F=51,155$; $p=0,0001$; Figura 8).

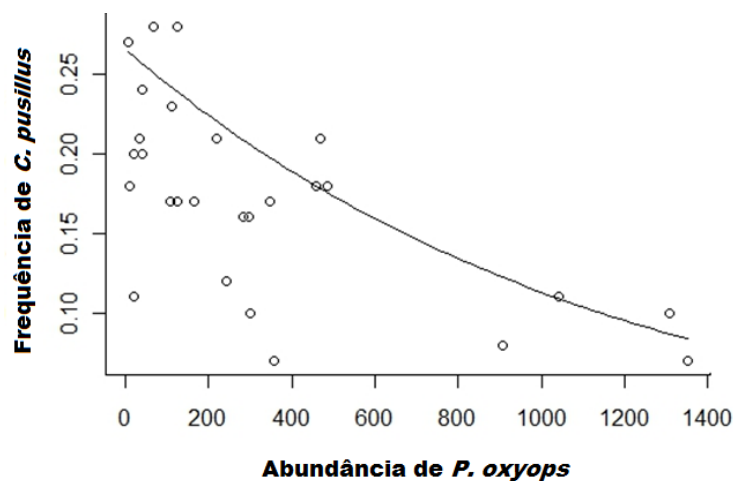


Figura 8. Relação (GLM) entre a frequência de *Cephalotes pusillus* e a abundância de *Pheidole oxyops* no Brasil ($y= -1.3243-0,00085*x$; $gl=25$; $F=51,155$; $p=0,0001$). Cada ponto representa um grid em um dia de tratamento.

Tabela 2. Valores de abundância e frequência nas iscas para cada uma das espécies apontadas pelo SIMPER como mais importantes para a dissimilaridade entre os tratamentos (SIMPER ≥ 1) em cada um dos três tratamentos (antes, durante e depois do bloqueio) na Austrália e no Brasil. Nas colunas da direita estão os resultados das relações (GLM) entre abundância de indivíduos e frequência de ocorrência nas iscas das espécies mais importantes para a dissimilaridade entre os tratamentos e os mesmos parâmetros das espécies dominantes na Austrália e no Brasil. Valores significativos estão em negrito.

Espécies australianas	Valores de abundância e frequência das espécies australianas						Regressões entre as espécies listadas e <i>I. reburrus</i>			
	Abundância			Frequência (%)			Entre abundâncias		Entre frequências	
	antes	durante	depois	antes	durante	depois	P	Efeito de <i>I. reburrus</i>	P	Efeito de <i>I. reburrus</i>
<i>Opisthopsis hadonni</i>	652	1148	624	37,33	66,22	41,44	<0,0001	negativo	<0,0001	negativo
<i>Meranoplus (group F) sp.8</i>	229	628	476	8,11	21,00	18,67	0,08	negativo	0,08	negativo
<i>Polyrhachis inconspicua</i>	181	268	97	10,89	19,56	7,33	<0,0001	negativo	<0,0001	negativo
<i>Tetramorium (gr. striolatum) sp.1</i>	742	802	492	25,33	28,78	20,11	0,08	negativo	0,03	negativo
<i>Monomorium (gr. laeve) sp.24</i>	222	243	175	10,89	13,33	10,44	0,0008	negativo	0,0003	negativo
<i>Monomorium donistorpei</i>	112	310	310	4,00	10,44	11,67	<0,0001	negativo	<0,0001	negativo
<i>Iridomyrmex (gr. anceps) sp.1</i>	89	162	208	3,33	6,67	9,44	0,006	negativo	0,002	negativo
<i>Crematogaster australis</i>	73	42	44	3,44	1,67	1,78	0,004	positivo	0,02	positivo
<i>Meranoplus (gr. mjobergi) sp.4</i>	41	50	23	2,78	4,11	2,44	0,007	negativo	0,008	negativo
<i>Iridomyrmex pallidus</i>	84	81	9	3,11	3,00	0,33	0,0002	negativo	0,001	negativo

Espécies brasileiras	Valores de abundância e frequência das espécies brasileiras						Regressões entre as espécies listadas e <i>P. oxyops</i>			
	Abundância			Frequência (%)			Entre abundâncias		Entre frequências	
	antes	durante	depois	antes	durante	depois	P	Efeito de <i>P. oxyops</i>	P	Efeito de <i>P. oxyops</i>
<i>C. sericeiventris</i>	1072	194	241	15,44	8,67	10,56	0,02	positivo	0,88	positivo
<i>Pheidole sp. 4</i>	3014	794	958	19,33	9,56	11,33	<0,0001	positivo	0,0007	positivo
<i>C. pusilus</i>	3768	3368	2078	14,00	23,00	14,44	0,46	negativo	0,001	negativo
<i>Pheidole sp. 2</i>	3121	611	398	13,00	7,67	7,00	<0,0001	positivo	0,06	positivo
<i>Pheidole sp. 3</i>	2755	766	495	11,00	7,11	8,78	0,004	positivo	0,002	positivo
<i>Solenopsis sp. 1</i>	2671	2167	1551	7,78	8,44	6,89	0,43	positivo	0,48	negativo
<i>Pheidole sp. 14</i>	2135	307	217	4,11	3,11	1,89	<0,0001	positivo	0,45	positivo
<i>Tapinoma sp. 1</i>	1086	1326	755	3,33	5,22	4,44	0,12	negativo	0,11	negativo
<i>Crematogaster sp. 1</i>	4634	1989	833	5,11	3,44	2,89	0,08	positivo	0,35	positivo
<i>Camponotus pr. crassus</i>	350	15	86	4,78	1,44	2,44	0,58	positivo	0,86	positivo
<i>Solenopsis sp. 2</i>	2320	1365	1104	7,33	7,78	7,44	0,1	positivo	0,95	positivo

DISCUSSÃO

Efeito sobre a riqueza e abundância de formigas

A redução da presença das formigas dominantes exerceu efeitos rápidos e distintos sobre a assembleia de formigas que visitam iscas atrativas nas savanas australiana e brasileira. Na Austrália, a hipótese de que a riqueza e abundância de formigas aumentam “durante o bloqueio” de *I. reburus* foi corroborada. A riqueza praticamente duplicou “durante o bloqueio” de *I. reburus* e tendeu a retornar aos valores iniciais “depois do bloqueio”. Esse padrão emergiu imediatamente “depois do bloqueio” da espécie dominante, indicando uma regulação momentânea da diversidade (Andersen, 1992). Nesse sistema, as espécies dominantes monopolizam os recursos e exercem um efeito de exclusão das espécies mais fracas competitivamente (Savolainen e Vepsäläinen, 1988; Parr, 2008; Parr e Gibb, 2010).

Em relação a abundância de indivíduos, a mesma também aumentou “durante o bloqueio” de *I. reburus* na Austrália e tendeu a retornar aos valores iniciais “depois do bloqueio”. Assim como com a riqueza, o padrão emergiu “durante o bloqueio” da espécie dominante. Esse resultado pode ter sido encontrado devido a dois fatores principais: primeiramente, a ausência de *I. reburus* permitiu que algumas espécies de menor tamanho e ninhos mais numerosos pudessem acessar as iscas e recrutar operárias, aumentando assim o número de indivíduos por isca. De fato, espécies de corpo grande e agressivas, principalmente pertencentes ao gênero *Irydomyrmex* podem exercer efeito negativo sobre o grupo das Myrmicinae generalistas, que são bastante abundantes e normalmente são excluídas das iscas pelas espécies dominantes (Andersen, 1995; Parr e

Gibb, 2010). Além disso, como há um decréscimo no número de espécies nas iscas, é possível que haja um decréscimo no número de indivíduos acessando-as.

Essa regulação momentânea da diversidade (Andersen, 1992) é percebida porque o aumento da riqueza e abundância de espécies acontece exatamente “durante o bloqueio” de *I. reburus* e tende a retornar aos seus níveis iniciais imediatamente “depois do bloqueio” dessas formigas. *Iridomyrmex reburus* é uma espécie de corpo grande e extremamente agressiva (Shattuck, 1993; Andersen, 1995; Campos, 2009), o que provavelmente a permite inibir a presença de muitas outras espécies nas iscas. Essa regulação momentânea da diversidade pelas formigas do gênero *Iridomyrmex* também foi encontrada em outros trabalhos (Andersen, 1992; Andersen e Patel, 1994). Isso sugere que essa é uma comunidade de resposta rápida e altamente resiliente a alterações nos fatores bióticos do ecossistema. A capacidade da comunidade de retornar às suas características iniciais depois de algum distúrbio ou interferência (Begon, 2006) nos fatores abióticos é comum nas assembleias de formigas das savanas australianas, que experimentam regimes regulares de fogo natural (Andersen *et. al.*, 2003; Parr e Andersen, 2008).

Em relação aos resultados por grid, o efeito do bloqueio foi menor no grid 3, pois esse era um grid em que inicialmente o efeito possivelmente causado por *I. reburus* já era menor devido à menor densidade de ninhos (dois, comparados com 14 e 18 dos grids 1 e 2). A baixa densidade inicial de ninhos nesse grid, contrastada com um possível efeito do bloqueio, podem ter feito com que os resultados fossem menos evidentes nesse grid.

A forma como a assembleia de formigas respondeu ao tratamento de “depois do bloqueio” sugere que a espécie dominante *I. reburus* também é altamente resiliente.

Imediatamente após a soltura das suas colônias elas voltaram aos seus níveis iniciais de dominância e frequência nas iscas (Figura 3; Tabela 1). Essa característica de resiliência pode ser devida aos traços naturais da espécie, que são originárias de zonas desérticas (Andersen, 2000) e são favorecidas por distúrbios intermediários no habitat (Andersen *et al.* 2000; Gibb e Hochuli, 2003).

Por outro lado, no Brasil, “durante o bloqueio” de *P. oxyops*, a riqueza de espécies diminuiu cerca de 20% e “depois do bloqueio” permaneceu nos mesmos níveis, sem tender a retornar aos seus valores iniciais. Esse resultado vai de encontro à ideia de que espécies dominantes causam um empobrecimento da assembleia (Savolainen e Vepsäläinen, 1988). Além disso, não sabemos de nenhum outro estudo em que a remoção (ainda que parcial) de uma espécie de formiga dominante resultasse em um decréscimo da diversidade (revisão em Gibb e Johansson, 2011). Diante de um padrão novo e inesperado, podemos pensar em duas explicações.

A primeira alternativa é que esse sistema esteja sob o efeito de uma cascata competitiva (Arnan *et.al.* 2011). Essa hipótese explica a alta riqueza de espécies de formigas em ambientes com alto grau de dominância comportamental. Ela prevê que as espécies dominantes têm um efeito negativo nas espécies subdominantes, que por sua vez têm um efeito negativo nas espécies subordinadas, responsáveis diretas pela riqueza total de uma assembleia (Figura 9). Assim, pode-se especular que no presente estudo, pode ter ocorrido um efeito positivo das espécies dominantes sobre as espécies subordinadas, através do controle do mesogrupo das espécies subdominantes (Davidson, 1980).

De fato, os dados do presente trabalho relacionados à savana brasileira, apontam para uma espécie subdominante (segundo Campos, 2009), mais especificamente

Cephalotes pusillus, que apresentou uma relação negativa com *P. oxyops* (Figura 8). Além disso, essa espécie parece ter sido diretamente beneficiada pela redução de *P. oxyops* no sistema. Dessa forma, na ausência de *P. oxyops*, *C. pusillus* pode ter emergido no sistema causando um efeito maior de exclusão de outras espécies das iscas atrativas.

Entretanto, *C. pusillus* é uma espécie essencialmente arborícola e limitada para agir como predadora, devido à sua mandíbula não adaptada para prender, morder ou cortar (Byk e Del Claro, 2010). Mesmo assim, nas iscas dominadas por *C. pusillus*, é possível observá-las em grande quantidade e cercando toda a borda do recurso alimentar ali presente. Elas possuem um corpo largo, achatado dorso-ventralmente e de tegumento rígido (de Andrade e Baroni-Urbani, 1999), o que claramente lhe oferece uma ótima carapaça de defesa. Assim, ao cercar todo o recurso alimentar, uma do lado da outra, elas podem dificultar o acesso de outras formigas às iscas. Pelo fato de *C. pusillus* nidificar em árvores e possuir muitos ninhos satélites, ela pode ser considerada uma espécie dominante de nectários extra-florais no Cerrado (Byk e Del-Claro, 2011). Além disso, *C. pusillus* pode também nidificar em troncos caídos nos chão, o que sugere que essa espécie possa ter uma alta facilidade em acessar diferentes recursos, tais como as iscas atrativas no solo. Além disso, ela é vista excluindo outras espécies de certos recursos alimentares, monopolizando-os. Isso sugere que essa espécie poderia atuar como oportunista e, na ausência de uma competidora mais forte, aliado ao seu corpo grande e resistente, poderia exercer um efeito negativo ainda maior que as espécies mais agressivas sobre o restante da assembleia de formigas (Arnan *et.al.* 2011).

Por outro lado, apesar de pouco provável, uma explicação alternativa para o padrão encontrado no Brasil é que houve um efeito dos coletores na condução do experimento. Depois de um extenso trabalho de localização e bloqueio dos ninhos e intenso pisoteamento da área, alguns ninhos de diferentes espécies de formigas podem ter sido afetados por esse distúrbio e isso teria levado a um decréscimo na atividade de toda a comunidade de formigas. Entretanto, se de fato existisse, esse efeito deveria ser gradativo, na medida em que se intensificava o distúrbio na área. Contudo, a resposta da comunidade não foi gradual. O decréscimo da riqueza e abundância aconteceu exatamente no início da etapa “durante o bloqueio” e permaneceu em níveis idênticos “depois do bloqueio”, não diminuindo com o passar do tempo (Figuras 4C, 4D, 5C e 5D). Além disso, a riqueza de espécies parece ter sofrido menores alterações no grid 3 (Figura 5C), exatamente onde a exclusão de *P. oxyops* foi menos efetiva (Figura 3), reforçando a ideia de que o padrão foi mesmo gerado por um mecanismo biológico da presença ou ausência de *P. oxyops*.

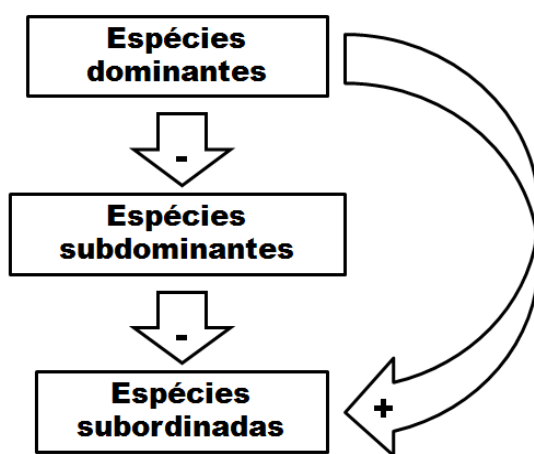


Figura 9. Esquema do efeito competitivo exercido pelas espécies numa comunidade estruturada pela hierarquia de dominância. Os valores nas setas indicam o tipo de efeito no referido grupo (Adaptado de Arnan *et. al.*, 2011).

Mas por que o efeito da redução de *P. oxyops* não foi observável apenas durante o tratamento de “durante o bloqueio”? Isso pode ter acontecido porque o tratamento de bloqueio de *P. oxyops* causou danos à atividade forrageira dessa espécie, que parece não ter a mesma resiliência que *I. reburrus*. Depois da soltura dos ninhos, elas não retornaram aos níveis iniciais de forrageamento (Figura 3), sendo que provavelmente elas não voltaram a exercer os efeitos de monopolização das iscas como “antes do bloqueio” de seus ninhos (Tabela 1). Na Austrália, *Iridomyrmex purpureus*, em um experimento de exclusão de longo prazo, também sofreu uma queda no número de operárias durante o bloqueio de seus ninhos, provavelmente devido à sombra que foi gerada pela gaiola que prendia a colônia (Gibb, 2005).

Efeito sobre composição da mirmecofauna

Há uma segregação entre a composição dos três tratamentos na Austrália, corroborando a hipótese inicial. A rápida resposta da riqueza e abundância da assembleia de formigas da savana australiana à redução da espécie dominante pode se refletir também na composição de espécies. Como as espécies dominantes são capazes de inibir a presença de outras espécies nas iscas (Savolainen e Vepsäläinen, 1988; Parr, 2008; Baccaro *et. al.* 2011), a alteração da composição de espécies que frequentam essas iscas também pode acontecer (Sanders *et. al.* 2007). No grid 3, que apresentou um padrão de segregação diferente do padrão geral (Figura 7A), o efeito do bloqueio de *I. reburrus* pode ter exercido um efeito menor sobre a fauna de formigas, uma vez que esse grid tinha originalmente menos ninhos na sua área. Esse padrão do grid 3, assim como para a

riqueza e a abundância, fortalece a ideia de que *I. reburus* tem um efeito importante na estruturação da assembleia de formigas que visitam iscas atrativas.

As espécies que mais são beneficiadas pela exclusão de *I. reburus* são *Opisthopsis hadonni*, *Polyrhachis inconspicua*, *Tetramorium* (gr. *striolatum*) *sp.1* e duas espécies de *Monomorium* e *Meranoplus*. Essas espécies estão entre os grupos que são mais beneficiados pela ausência das espécies dominantes (Arnan *et. al.*, 2011), uma vez que na ausência dessas espécies elas podem acessar as iscas atrativas (Andersen e Patel, 1994). Além disso, paradoxalmente, essas espécies têm a característica de serem abundantes em assembleias dominadas por formigas do gênero *Iridomyrmex* (Andersen, 1995).

Outras espécies dos gêneros *Monomorium*, *Melophorus*, *Polyrhachis* e *Paratrechina* só foram amostradas durante o bloqueio de *I. reburus*. Embora sua presença tenha sido pouco expressiva e não detectável nas análises estatísticas, provavelmente elas também só conseguem acessar as iscas quando a presença da espécie dominante é menor (Andersen e Patel, 1994). Essas espécies também pareceram não sofrer do efeito compensador, em que as espécies que têm sua abundância aumentada pela exclusão das espécies dominantes acabam exercendo também um efeito inibidor em alguns desses grupos (Andersen e Patel, 1994).

No Brasil, assim como na Austrália, a mudança dos padrões de riqueza e abundância nas iscas durante os tratamentos pode influenciar a composição da assembleia de formigas nas iscas atrativas. Embora haja uma segregação da fauna de espécies entre os tratamentos, é possível notar uma sutil sobreposição na composição entre os tratamentos de durante e depois do bloqueio de *P. oxyops*. Essa sobreposição pode ser notada porque não houve grandes diferenças entre o número de espécies e

indivíduos e os tratamentos de durante e depois do bloqueio. Além disso, o efeito de uma nova espécie possivelmente exercendo o papel de dominante (*C. pusillus*) pode fazer com que novas espécies acessem as iscas e outras que antes conseguiam acessar, não consigam fazê-lo mais (Arnan *et. al.*, 2011).

Algumas espécies de *Pheidole*, *Crematogaster*, *Solenopsis* e *Camponotus* foram as mais afetadas pelo tratamento. Na classificação de Andersen (1995) para as formigas australianas, essas espécies se encaixam no grupo das não-dominantes Myrmicinae generalistas e Camponotini subordinadas. Esses grupos normalmente são os mais beneficiados pela exclusão das espécies dominantes, pois conseguem acessar e dominar um número maior de iscas (Andersen e Patel, 1994), uma vez que naturalmente já conseguem dominar algumas iscas (Andersen, 1995; Campos, 2009) e defendem bem o território que está adjacente ao seu ninho (Savolainen e Vepsäläinen, 1988; Arnan *et. al.*, 2011).

Entretanto, no Brasil, essas espécies parecem se apoiar na presença de *P. oxyops* para acessar recursos abundantes de comida, uma vez que na sua ausência, seus índices de acesso às iscas diminuem. Outras espécies, como algumas dos gêneros *Ectatomma* e *Pachycondyla* só ocorreram enquanto a presença de *P. oxyops* era alta, talvez porque o efeito presença de outra espécie, como *C. pusillus* seja mais forte sobre essas espécies. Isso sugere que *P. oxyops* tem um importante papel estabilizador da diversidade momentânea da assembleia de formigas da área estudada. Enquanto *I. reburus* pode regular a diversidade de formigas que acessam iscas, *P. oxyops* parece carregar uma pletora de espécies que dependem da sua presença para obter sucesso nesse tipo de forrageamento. Esse é um efeito similar ao efeito estabilizador da estrela-do-mar

predadora *Pisaster ochraceus*, cuja ausência altera toda a estrutura da comunidade da zona costal do Pacífico Norte (Paine, 1969).

Diferenças entre os países

Essas diferenças nas savanas australiana e brasileira podem se dar devido ao diferente grau de dominância exercido pelas espécies estudadas. *I. reburrus* é uma espécie extremamente agressiva e com grande tamanho corporal (Andersen, 1995; Campos, 2009), o que permite que ela seja dominante numérica e comportamentalmente. Por outro lado, *P. oxyops* é uma espécie dominante numericamente, mas sem grande agressividade contra espécies de tamanho corporal diferente. Mesmo nas iscas dominadas por *P. oxyops*, era possível observar outras espécies ecologicamente distintas (e.g. tamanho de corpo diferente), como *Brachymyrmex* spp. ou *Camponotus sericeiventris*, coocorrendo na mesma isca pacificamente. Aparentemente, *I. reburrus* tem um poder de exclusão mais abrangente, restringindo o acesso de várias espécies às iscas atrativas, enquanto *P. oxyops* parece afetar apenas algumas poucas espécies morfológicamente semelhantes, como *C. pusillus* (Figura 8). De fato, é sabido que as espécies de *Pheidole*, embora possam ser consideradas como dominantes, não são equivalentes ecologicamente às Dolichoderinae dominantes, devido às suas menores taxas de forrageamento e abundância (Campos *et. al.* 2011) e ao incomparável poder de dominância das *Iridomyrmex* australianas, principalmente as do grupo *purpureus*, como é o caso de *I. reburrus* (Shattuck, 1993; Andersen, 1995).

Em um panorama geral, ainda há muita controvérsia sobre como essa regulação momentânea da diversidade de uma assembleia pode ter influência sobre a comunidade

em escalas temporais e espaciais maiores (Andersen, 1992; Andersen e Patel, 1994; Ribas e Schoereder, 2002; Gibb e Hochulli, 2004). Alguns estudos em comunidades de formigas mostraram que processos interespecíficos em pequena escala observado nas iscas poderiam se refletir na escala populacional. Por exemplo, a presença de espécies dominantes pode reduzir a produção de certas castas, como alados, reduzir o tamanho das colônias (Savolainen, 1990) e promover baixas densidades de colônias (Davidson, 1985), provavelmente devido a competição por recursos alimentares (Savolainen, 1990).

Entretanto, tanto na Austrália quanto no Brasil, nossos dados não permitem concluir se esse efeito pode ser observado em escalas espaciais e temporais maiores. Este trabalho foi feito em uma escala temporal pequena, suficiente apenas para apontar para um rápido efeito regulador da diversidade momentânea (Andersen, 1992) na Austrália e um efeito estabilizador da comunidade de formigas no Brasil.

Na savana africana, as espécies dominantes parecem ter seu efeito supressor estendido para toda a assembleia de formigas [sendo assim considerada a comunidade coletada em armadilhas do tipo *pitfall* (Parr, 2008)]. Na savana australiana, alguns trabalhos mostraram que esse efeito é restrito a algumas espécies ecologicamente semelhantes (Gibb e Hochulli, 2003, 2004) e outros mostraram que esse efeito pode ter reflexo no nível da comunidade (Arnan *et. al.* 2011). Uma das regras globais já estabelecidas prevê que a riqueza de espécies depende da abundância de espécies dominantes (Parr *et. al.*, 2005). Assim, em ambientes onde a produtividade tem níveis satisfatórios para se manter uma alta diversidade de espécies de formigas, a alta abundância de espécies dominantes parece ter efeito negativo na riqueza de espécies (Parr *et. al.*, 2005; Gibb e Parr, 2010).

Considerações finais

Esse trabalho demonstrou que o efeito da diminuição da densidade de espécies dominantes sobre o restante da fauna de formigas mostram resultados fidiossincráticos para as savanas da Austrália e Brasil. Ainda assim, é notório o fato de que ambas as assembleias de formigas respondem rapidamente a alterações das frequências de suas espécies dominantes. Assim, é forte o indício de que as espécies dominantes desempenham um importante papel estruturador em comunidades de formigas, sendo esse regulador (no caso da Austrália) e estabilizador (no caso do Brasil). Este trabalho endossa a importância do contexto biogeográfico no estudo da competição em comunidades de formigas, uma vez que fatores históricos e processos regionais podem explicar muitos dos padrões visualizados (Parr *et. al.*, 2005; Andersen, 2008; Campos *et. al.*, 2011).

Além disso, no Brasil, o efeito de *C. pusillus* revelou que outros níveis hierárquicos, como as subdominantes, podem ser importantes na estruturação da comunidade de formigas, através do efeito que podem ter sobre as espécies subordinadas (Arnan *et. al.*, 2011). Para se continuar a busca por respostas sobre onde e sob quais circunstâncias uma assembleia pode ser estruturada por competição, novos estudos devem ser feitos levando em consideração outras variáveis (Baccaro *et. al.*, 2011), como predadores (Gotelli, 1996), parasitoides (LeBrun e Feener, 2002) e variações ambientais (Cerdá *et. al.* 1997). Além disso, novos estudos que manipulem outros níveis hierárquicos, como o das subdominantes, também podem revelar padrões interessantes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albrecht, M. e Gotelli, N. J. 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. 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.

Andersen, A. N. 2003. Ant biodiversity in arid Australia: productivity, species richness and community organization. *Record South Australian Museum Monograph Series* **7**: 79-92.

Andersen, A. N. 2008. Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology* **33**: 211-220.

Andersen, A. N. e Patel, A. D. 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.

Arnan, X., Gaucherel, C. e Andersen, A. N. 2011. Dominance and species co-occurrence in highly diverse ant communities: a test of the interstitial hypothesis and discovery of a three-tiered competition cascade. *Oecologia* **166**: 783-794.

Baccaro, F. B., De Souza, J. L. P., Franklin, E., Landeiro, V. L. e Magnusson, W. E. 2011. Limited effects of dominant ants on assemblage species richness in three Amazon forests. *Ecological Entomology* **37**: 1-12.

- Begon, M., Harper, J. L. e Townsend, C. R. 2006. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, London.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Mem. Am. Entomol. Inst.* **71**: 1-370.
- Byk, J. e Del Claro, K. 2010. Nectar- and pollen-gathering Cephalotes ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta ethologica* **13**: 33-38.
- Byk, J. e Del Claro, K. 2011. Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology* **53**: 327-332.
- Campos, R. I. 2009. Estrutura de comunidades de formigas em savanas arbóreas tropicais: um teste da generalidade de padrões ecológicos contrastando Brasil e Austrália. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia.
- Campos, R. I., Vasconcelos, H. L., Andersen, A. N., Frizzo, T. L. M. e Spena, K. C. 2011. Multi-scale ant diversity in savanna woodlands: an intercontinental comparison. *Austral Ecology* **36**: 983-992.
- Cerdá, X., Retana, J. e Cros, S. 1997. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*. **66**: 363-374.
- Clarke, K. R. 1993. Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**: 117-143.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**: 131-138.
- Crawley, M. J. 2007. The R book. John Wiley and Sons, Chichester.
- Davidson, D. W. 1980. Some consequences of diffuse competition in desert seed-eating ants. *American Naturalist* **116**: 92-105.

- Davidson, D. W. 1985. An experimental study of diffuse competition in harvester ants. *American Naturalist* **125**: 500-506
- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource dominance in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* **23**: 484-490.
- De Andrade, M. L.; Baroni Urbani, C. 1999. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)* **271**: 1-889.
- Djiéto-Lordan, C. e Dejean, A. 1999. Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**: 219-225.
- Forel, A. 1908. Ameisen aus Sao Paulo (Brasilien), Paraguay etc. gesammelt von Prof. Herm. v. Ihering, Dr. Lutz, Dr. Fiebrig, etc. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* **58**: 340-418.
- Gibb, H. 2003. Dominant meat ants affect only their specialist predator in an epigeaic arthropod community. *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., Hochuli, D. F. 2003. Colonization by a dominant ant facilitated by anthropogenic disturbance: effects on ant assemblage composition, biomass and resource use. *Oikos* **103**: 469-478.
- Gibb, H. e Hochuli, D. F. 2004. Removal experiment reveals limited effects of a behaviorally dominant species on ant assemblages. *Ecology* **85**: 648-657.
- Gibb, H. e Johansson, T. 2011. Field tests of interspecific competition in ant assemblages: revisiting the dominant red wood ants. *Journal of Animal Ecology* **80**(3): 548-557.

- Gotelli, N. J. 1996. Ant community structure: effects of predatory ant lions. *Ecology* **77**: 630-8.
- Gotelli, N. J. e Ellison, A. M. 2002. Biogeography at a regional scale: Determinants of ant species diversity in New England bogs and forests. *Ecology* **83**: 1604-1609.
- Greenslade, P. J. M. 1979. *A Guide to Ants of South Australia*. South Australian Museum, Adelaide.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., e Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electronica* **4**: 9.
- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- LeBrun, E. G. e Feener, D. H. 2002. Linked indirect effects in ant-phorid interactions: impacts on ant assemblage structure. *Oecologia* **133**: 599-607.
- Logan, M. 2010. *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. Wiley-Blackwell, United Kingdom.
- McArthur, R. H. e Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101**: 377-85.
- Mott, J. J., Williams, J., Andrew, M. H. e Gillison, A. N. 1985. Australia savanna ecosystems. In: *Ecology and Management of the World's Savanna* (eds J. C. Tothill e J. J. Mott) pp. 56-82. Australian Academy of Science, Canberra.
- Oliveira, P. S. e Marquis, R. 2002. Introduction: development of research in the Cerrados. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds P. S. Oliveira e R. J. Marquis) pp. 1-10. Columbia University Press, Columbia.
- Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* **103**: 91-93.
- 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., Andersen, A. N. 2008. Fire resilience of ant assemblages in long-unburnt savanna. *Austral Ecology* **33**: 830-838.
- Parr, C. L. e Gibb, H. 2010. Competition and the role of dominant ants. In *Ant ecology* (eds L. Lach, C. L. Parr e K. L. Abbot) pp. 77-96. Oxford University Press, New York.
- Parr, C. L., Sinclair, B. J., Andersen, A. N., Gaston, K. J. e Chown, S. L. 2005. Constraint and competition in assemblages: a cross continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* **165**: 481-494.
- Perfecto, I. 1994. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia* **98**: 184-192.
- Ribas, C. R. e Schoereder, J. H. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* **131**: 606-611.
- Ribas, C. R., Schoereder, J. H., Pic, M. e Soares, S. M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* **28**: 305-14.
- Ribeiro, J. F. e Walter, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: *Cerrado Ambiente e Flora* (eds. S. M., Sano e S. P., Almeida) pp. 89-166. Embrapa, Brasília.
- Savolainen, R., e Vepsäläinen, K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* **51**: 135-155.
- Savolainen, R. 1990. Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology* **15**: 79-85.
- Sanders, N. J. e Gordon, D. M. 2003. Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology* **84**: 1024-1031.
- Sanders, N. J., Lessard, J. P., Fitzpatrick, M. C. e Dunn, R. R. 2007. Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 640-649.

Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **174**: 27-37.

Shattuck, S. O. 1993. Revision of the *Iridomyrmex purpureus* species-group (Hymenoptera: Formicidae). *Invert. Taxon* **7**: 113-149.

Underwood, A. J. 1986. The analysis of competition by field experiments. In: *Community Ecology: Pattern and Process* (eds J., Kikkawa e D. J., Anderson) pp. 240-268. Blackwells, Melbourne.

Vasconcelos, H. L. e Vilhena, J. M. S. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: a comparison of forests and savannas. *Biotropica* **38**: 100-6.

Yanoviak, S. P. e Kaspari, M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos*.

ANEXO 1

Lista de espécies coletadas na Austrália

Espécie	Subfamília
<i>Bothroponera sp. 1 (porcata gp.)</i>	Ponerinae
<i>Camponotus (gr. novaehollandiae) sp.9</i>	Formicinae
<i>Camponotus (gr. pellax) sp.4</i>	Formicinae
<i>Crematogaster australis</i>	Myrmicinae
<i>Crematogaster queenslandica</i>	Myrmicinae
<i>Iridomyrmex (gr. anceps) sp.1</i>	Dolichoderinae
<i>Iridomyrmex (gr. metriroloi) sp.2</i>	Dolichoderinae
<i>Iridomyrmex pallidus</i>	Dolichoderinae
<i>Melophorus sp.</i>	Myrmicinae
<i>Melophorus sp. 1 (aeneavirens gp.)</i>	Myrmicinae
<i>Melophorus sp. 1 (Group B)</i>	Myrmicinae
<i>Melophorus sp. 10 (Group D)</i>	Myrmicinae
<i>Meranoplus (gr. mjobergi) sp.4</i>	Myrmicinae
<i>Meranoplus (group C) sp.10</i>	Myrmicinae
<i>Meranoplus (group F) sp.8</i>	Myrmicinae
<i>Meranoplus snellingi</i>	Myrmicinae
<i>Monomorium (gr. carinatum) sp.8</i>	Myrmicinae
<i>Monomorium (gr. insolescens) sp.7</i>	Myrmicinae
<i>Monomorium (gr. laeve) sp.24</i>	Myrmicinae
<i>Monomorium (gr. nigrius) sp.1</i>	Myrmicinae
<i>Monomorium (gr. nigrius) sp.37</i>	Myrmicinae
<i>Monomorium donisthorpei</i>	Myrmicinae
<i>Ochetellus sp.2</i>	Dolichoderinae
<i>Odontomachus turneri</i>	Ponerinae
<i>Oecophilla smaragdina</i>	Formicinae
<i>Opisthopsis hadonni</i>	Formicinae
<i>Paratrechina (gr. vaga) sp.4</i>	Formicinae
<i>Pheidole sp.20</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole (gr. ampla) sp.13</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole (gr. variabilis) sp.3</i>	Myrmicinae
<i>Polyrhachis inconspicua</i>	Formicinae
<i>Polyrhachis melanura ms</i>	Formicinae
<i>Polyrhachis schenkii</i>	Formicinae
<i>Polyrhachis senilis</i>	Formicinae
<i>Polyrhachis trapezoidea</i>	Formicinae

<i>Rhytidoponera (gr. tenuis) sp.9</i>	Ectatomminae
<i>Rhytidoponera aurata</i>	Ectatomminae
<i>Tetramorium (gr. striolatun) sp.1</i>	Myrmicinae
<i>Tetraponera sp. 1</i>	Pseudomyrmicinae

Lista de espécies coletadas no Brasil

Espécie	Subfamília
<i>Anochetus (gr. inermes) sp. 1</i>	Ponerinae
<i>Atta laevigata</i>	Myrmicinae
<i>Atta sp. 2</i>	Myrmicinae
<i>Azteca sp. 1</i>	Dolichoderinae
<i>Azteca sp. 2</i>	Dolichoderinae
<i>Azteca sp. 3</i>	Dolichoderinae
<i>Azteca sp. 4</i>	Dolichoderinae
<i>Azteca sp. 5</i>	Dolichoderinae
<i>Azteca sp. 6</i>	Dolichoderinae
<i>Azteca sp. 7</i>	Dolichoderinae
<i>Brachymyrmex (gr. pilipes) sp. 2</i>	Formicinae
<i>Brachymyrmex sp. 1</i>	Formicinae
<i>Camponotus melanoticus</i>	Formicinae
<i>Camponotus pr. agra</i>	Formicinae
<i>Camponotus pr. crassus</i>	Formicinae
<i>Camponotus sericeiventris</i>	Formicinae
<i>Camponotus sp.3</i>	Formicinae
<i>Camponotus sp.4</i>	Formicinae
<i>Camponotus sp.7</i>	Formicinae
<i>Camponotus sp.8</i>	Formicinae
<i>Camponotus sp.9</i>	Formicinae
<i>Carebara brevipilosa</i>	Myrmicinae
<i>Cephalote maculatus</i>	Myrmicinae
<i>Cephalotes grandinosus</i>	Myrmicinae
<i>Cephalotes pusillus</i>	Myrmicinae
<i>Crematogaster sp. 1</i>	Myrmicinae
<i>Crematogaster sp. 2</i>	Myrmicinae
<i>Crematogaster sp. 3</i>	Myrmicinae
<i>Crematogaster sp. 4</i>	Myrmicinae
<i>Crematogaster sp. 5</i>	Myrmicinae
<i>Cyphomyrmex sp. 1</i>	Myrmicinae

<i>Dorymyrmex sp. 1</i>	Dolichoderinae
<i>Ectatomma edentatum</i>	Ectatomminae
<i>Ectatomma opaciventri</i>	Ectatomminae
<i>Ectatomma permagnum</i>	Ectatomminae
<i>Ectatomma sp. 6</i>	Ectatomminae
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	Ectatomminae
<i>Labidus coecus</i>	Ecitoninae
<i>Linepithema aztecoides</i>	Dolichoderinae
<i>Linepithema sp. 1</i>	Dolichoderinae
<i>Linepithema sp. 3</i>	Dolichoderinae
<i>Linepithema sp. 4</i>	Dolichoderinae
<i>Linepithema sp. 5</i>	Dolichoderinae
<i>Mycocepurus goeldi</i>	Myrmicinae
<i>Nesomyrmex sp. 1</i>	Myrmicinae
<i>Nylanderia sp. 1</i>	Formicinae
<i>Nylanderia sp. 2</i>	Formicinae
<i>Nylanderia sp. 3</i>	Formicinae
<i>Odontomachus pr. haematodus</i>	Ponerinae
<i>Pachycondyla harpax</i>	Ponerinae
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	Ponerinae
<i>Pachycondyla sp. 4</i>	Ponerinae
<i>Pachycondyla vilosa</i>	Ponerinae
<i>Pheidole (gr. flavens) sp. 1</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole gertrudae</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 10</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 11</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 12</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 13</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 14</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 15</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 16</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 17</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 18</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 19</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 2</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 20</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 21</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 23</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 24</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 25</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 26</i>	Myrmicinae

<i>Pheidole sp. 27</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 28</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 3</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 4</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 5</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 6</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 7</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 8</i>	Myrmicinae
<i>Pheidole sp. 9</i>	Myrmicinae
<i>Pseudomyrmex (gr. pallidus) sp. 2</i>	Pseudomyrmecinae
<i>Pseudomyrmex 01</i>	Pseudomyrmecinae
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	Pseudomyrmecinae
<i>Pseudomyrmex sp. 5</i>	Pseudomyrmecinae
<i>Pseudomyrmex sp. 7</i>	Pseudomyrmecinae
<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	Pseudomyrmecinae
<i>Sericomyrmex parvulus</i>	Myrmicinae
<i>Solenopsis sp. 1</i>	Myrmicinae
<i>Solenopsis sp. 2</i>	Myrmicinae
<i>Solenopsis sp. 3</i>	Myrmicinae
<i>Solenopsis sp. 4</i>	Myrmicinae
<i>Solenopsis sp. 5</i>	Myrmicinae
<i>Solenopsis sp. 7</i>	Myrmicinae
<i>Tapinoma sp. 1</i>	Dolichoderinae
<i>Tapinoma sp. 2</i>	Dolichoderinae
<i>Tapinoma sp. 4</i>	Dolichoderinae
<i>Trachymyrmex sp. 1</i>	Myrmicinae
<i>Trachymyrmex sp. 2</i>	Myrmicinae
<i>Trachymyrmex sp. 3</i>	Myrmicinae
<i>Trachymyrmex sp. 4</i>	Myrmicinae
<i>Trachymyrmex sp. 5</i>	Myrmicinae
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Myrmicinae
<i>Wasmannia lutzii</i>	Myrmicinae