

CARLA GALBIATI

**DETERMINANTES DA RIQUEZA DE ESPÉCIES DE CUPINS (INSECTA:
ISOPTERA)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2004

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

T

Galbiati, Carla, 1970 -

T Determinantes da riqueza de espécies de cupins (Insecta:
G148d Isoptera)/Carla Galbiati - Viçosa: UFV, 2004
2004 xiii, 87f.: il.; 29cm

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa

1. Térmita - Relação espécie-area. 2. Térmita - Comunidade
- Fatores ambientais. 3. Térmitas - Ecologia. 4. Térmitas -
Diversidade. 5. Diversidade biológica. I. Universidade Federal
de Viçosa. II. Título

CDD 19.ed. 595.736045

CDD 20.ed. 595.736

CARLA GALBIATI

**DETERMINANTES DA RIQUEZA DE ESPÉCIES DE CUPINS (INSECTA:
ISOPTERA)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

APROVADA: 23 de julho de 2004

Prof. PhD. José Henrique
Schoereder
(Conselheiro)

Prof. Dr. Carlos Frankl Sperber
(Conselheiro)

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada

Dr. Ronaldo Reis Júnior

Prof. PhD. Og Francisco Fonseca de
Souza

Dedicatória

às pessoas que torceram por mim,
àquelas que acreditam que podemos ter um mundo melhor através do
nosso trabalho
e àquelas que têm sede do saber.

Agradecimentos

A vontade de adquirir mais conhecimentos me trouxe ao doutorado em Viçosa, foi então que tive consciência, ou ela foi construída durante o curso, de que sou apaixonada pela ciência e pela “arte de ensinar”. Isso significa conflitos teóricos, metodológicos e pessoais, significa se fazer entender e que suas idéias sejam lidas (isso é muito difícil!)... Essa vontade de ter mais conhecimento resultou em morrer a velha pessoa e reconstruir tudo, renascer das cinzas. No final do doutorado me sinto uma criança, mais nova que a Julia que tem 7 anos e aprendeu a ler agora, e que irá descobrir que nunca teremos conhecimentos o suficiente para sermos sábios...

À essas mulheres maravilhosas que foram minhas amigas, colegas, “referee”, professoras, psicólogas e mães da Julia: Ana Aparecida Bandini Rossi, Ana Paula Albano Araújo, Carla R. Ribas, Cláudia H. C. Matos e Tathiana G. Sobrinho. Aos colegas do Laboratório de Termitologia, temitólogos (Danilo L. Bernardo, Guilherme Brunow, Rodrigo Fontanari e Conceição A. dos Santos), linux-termitóides (Lucas Z. Carraro e Ronaldo Reis Júnior) e pseudo-termitólogos (Eduardo Hickel, César Teixeira e César Fanton). Em especial, ao amigo do Mato Grosso Osvaldo Rossi, que foi meus braços direto e esquerdo no trabalho de campo.

Aos professores que foram meus amigos e conseguem traduzir o que significa a “arte de ensinar” José Henrique Schoereder, Carlos F. Sperber e ao orientador Og F. F. de Souza. Ao professor coordenador da Entomologia, Angelo

Pallini, que torce por todos os alunos, demonstrando que cada um é especialmente diferente. À Da. Paula, pelo carinho e principalmente, pela dedicação aos alunos.

Às pessoas mais amadas: meus pais queridos, minha avó, irmãos, sobrinhos, sobrinhos adotivos, amigas de infância e 'a Julia, que conhece o mais íntimo da minha alma. Aos colegas do grupo de estudo bíblico "ABU-pós" que nas noites de sexta-feira foram minha família. Aos colegas da Igreja Presbiteriana de Viçosa e todos que torceram pela Julia e por mim.

À UFV, por possibilitar o ambiente e os recursos para que eu pudesse desenvolver essa tese, e ao genuíno "clima universitário": com o qual sempre sonhei conviver em uma grande universidade (nos shows na Estação e no Recanto das Cigarras, nos jardins, etc). À CAPES, pela concessão da bolsa de doutorado.

A Deus, "por tudo o que tens feito, por tudo que tens sido, por tudo que irá fazer por mim..."

Índice

Página

Lista de Figuras	vii
Lista de Tabelas	viii
Resumo	x
Abstract	xii
Introdução Geral	1
Referências Bibliográficas	4
Há uma área mínima para manter a diversidade de espécies de térmitas	
(Insecta: Isoptera)?	7
Abstract	8
Introdução	9
Material e Métodos	13
Resultados	18
Discussão	20
Referências	27
Alpha and beta diversity in a fragmented landscape do not determine	
species-area relationship in termite communities	39

Abstract	40
Introduction	41
Methods	45
Results	49
Discussion	50
References	54
 Termite Species Richness Determinants: Heterogeneity or Productivity?	61
Abstract	62
Introduction	63
Methods	66
Results	69
Discussion	70
References	76
 Conclusão Geral	86

Lista de Figuras

Página

- | | | |
|---|--|----|
| 1 | Relação entre o número de espécies de térmitas e o número de iscas (esforço amostral), distribuição de erros de Poisson. Cada ponto corresponde ao número total de espécie no fragmento. | 34 |
| 1 | Local species richness of termites in relation to regional richness, normal error distribution. Each dot corresponds to the number of termite species in remnants. | 60 |
| 1 | Relationship between termite (Isoptera) species richness and amount of litter biomass ($F_{1,7} = 4.08$, $P = 0.04$), in State Park of Ibitipoca, MG, Brazil. Poisson errors. Each dot corresponds of the total number of termites species in transect. | 85 |

Lista de Tabelas

Página

- 1 Ocorrência das espécies de térmitas (Insecta: Isoptera) em fragmentos florestais em Viçosa, MG. Número de fragmentos significa o número médio de fragmentos em que cada espécie foi amostrada. Abundância média/fragmento representa o número médio de indivíduos em todos os fragmentos. 35
- 2 Parâmetros estimados do modelo máximo, usando modelos linear generalizados misto (glmmPQL). Variável resposta= abundância das espécies de térmitas e variáveis explicativas = ln (área), identidade das espécies e interação entre os termos; distribuição de erros Binomial. . . 36
- 3 Análise de deviance para presença das espécies de térmitas (Isoptera) em fragmentos florestais, usando modelos linear misto (lme). Variável resposta binária= logit (presença da espécie no fragmento) e variáveis explicativas = ln (número de iscas), ln (área), identidade das espécie e interação entre os termos; distribuição de erros normal. 37
- 4 Parâmetros estimados do modelo máximo, usando modelos linear generalizados misto (glmmPQL). Variável resposta binária= presença da espécie no fragmento e variáveis explicativas = ln (número de iscas), ln (área), identidade das espécies e interação entre os termos; distribuição de erros Binomial. 38

1	Occurrence species of termites the sampled remnants. Viçosa, MG, Brazil.	59
1	Termite species, with respective guilds, sampled in the State Park of Ibitipoca, MG, Brazil. Species classified in guilds according suggestion by cited authors	82
2	Results of analysis of deviance of the maximal model checking the relationship between termite (Isoptera) species richness (y-var) and surrogates of heterogeneity (x-vars): CV of litter biomass, fallen logs volume, and proportion of silt + clay, using generalized linear models and Poisson errors.	83
3	Results of analysis of deviance of the maximal model checking the relationship between termite (Isoptera) species richness (y-var) and surrogates of productivity (x-vars): fallen logs volume and litter biomass, using generalized linear models and Poisson errors.	84

Resumo

GALBIATI, Carla, D.S., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2004. **Determinantes da riqueza de espécies de cupins (Insecta: Isoptera)** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Conselheiros: José Henrique Schoereder e Carlos Frankl Sperber.

O aumento da riqueza de espécies pode ser determinado por processos relacionados ao aumento da área, como o tamanho das populações e da disponibilidade de recurso. Para a comunidade de térmitas foram observadas dois padrões diferentes entre espécie e área, positivo e ausente, e poucos trabalhos testaram as causas desses padrões. O objetivo desta tese foi determinar quais as relações entre a riqueza de espécies e i) a área do fragmento florestal e ii) os processos locais, testando as causas dessas relações para comunidade de térmitas. No primeiro capítulo foi testado a relação entre a riqueza de espécie, a abundância e a composição de espécies com a área do fragmento florestal. Os térmitas foram coletados em 12 remanescentes florestais, com área variando de 3,21 a 60,63 hectares em Viçosa, Minas Gerais. A riqueza de espécies e o tamanho das populações das espécies não responderam à área do remanescente. A maioria das espécies foi mais freqüente em altas abundâncias. Apenas uma espécie foi mais

freqüente em remanescentes com áreas menores, indicando que a substituição por espécies invasoras não foi determinado pela fragmentação e não resultou em mudança na composição de espécies. As espécies de térmitas são resistentes à fragmentação e isso pode ser devido a escala espacial da fragmentação ser maior que a área de vida dos térmitas, ou porque esses insetos não controlam a taxa de regeneração do recurso alimentar. No segundo capítulo foi testada como a relação entre a diversidade alfa e beta variou com a área do remanescente e os processos envolvidos nessas relações. A coleta dos térmitas foi feita nos mesmos remanescentes do primeiro capítulo. A relação espécie-área positiva não foi confirmada para térmitas nesses remanescentes, e a diversidade alfa e beta não aumentou com a área. Uma relação significativa entre a riqueza local e regional não foi observada, indicando uma comunidade saturada. Espécies especialistas parecem ser a explicação para a ausência da relação entre alfa e beta e a área do remanescente. No terceiro capítulo foi verificado se a riqueza de térmitas aumentou com a heterogeneidade e se a riqueza de espécies foi maior em níveis intermediários de produtividade. Os cupins foram coletados em nove transectos no Parque Estadual de Ibitipoca, em Ibitipoca, Minas Gerais. O número de espécies de térmitas não mostrou relação com a heterogeneidade. A riqueza de térmitas diminuiu com o aumento da quantidade de serapilheira (produtividade). Esses resultados sugerem que térmitas podem não ser limitados pela heterogeneidade ambiental e que existe uma curva quadrática com pico de riqueza de térmitas em níveis intermediários de produtividade. A predação e a limitação de recursos essenciais podem ser possíveis explicações para a riqueza local de térmitas.

Abstract

GALBIATI, Carla, D.S., Universidade Federal de Viçosa, July of 2004. **Determine of termites species richness (Insecta: Isoptera)** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Committee members: José Henrique Schoereder and Carlos Frankl Sperber.

The increase in species richness can be determined by processes relative to the increase of area, as populations size and resource abundance. In termite communities two different patterns were observed, a positive relationship of species with area and an absence relationship, and few papers tested the causes of this relationship. The aim of this thesis was to determine the relationship between species richness and: i) remnant area, ii) local processes; testing the cause of these relationships in termite communities. In the first chapter of this thesis we tested relationship between: species richness, species abundance and species composition with remnant area. Termites were collected in 12 forest remnants with areas ranging from 3.21 to 60.63 hectares in Viçosa, Minas Gerais, Brazil. Species richness and abundance did not respond to remnant area. Most species should a higher of frequency in remnants where their abundance was high. Only

one specie was more frequent in smaller remnants, but the compensation by matrix species not significant changes in SAR. Termite species are resistant to forest habitat fragmentation which may be due to the spatial scale in which fragmentation occurs is larger than the home range of termites, or because this is a donor-control community. In the second chapter the response of termite species richness to remnant area was tested, testing how alpha and beta diversity vary with remnant area, and which processes may be involved in such relationships. Termite sampling was in the same remnants of the first chapter. The positive species-area relationship was not confirmed in these remnants, and alpha and beta diversities did not increase with remnant area. Local-regional relationship was not observed suggesting a saturated community. Specialists seem to be the explanation to absence of these relationships. In the third chapter was tested whether termite species richness increases with heterogeneity and if species richness is highest at intermediate levels of productivity. Termite communities were collected in nine transects in the State Park of Ibitipoca, Minas Gerais, Brazil. Species richness did not respond to heterogeneity, and species richness responded negatively to the amount of litter (surrogate of productivity). This results suggest that termite can't be limited by environmental heterogeneity and that a hump-shaped curve represents the relationship between species richness and productivity. Predation and restriction of essential resources can be a possible explanation to local termite species richness.

Introdução Geral

Uma das relações mais observadas para vários grupos taxonômicos (DeSouza 1995; Gascon *et al.* 1999; Zarette 2000) é o aumento do número de espécies com o tamanho da área. Essa relação positiva entre espécies e área pode ser causada por diversos processos, dos quais alguns deles atuam em escala local e outros em escala regional (Loreau 2000). Além disso, os efeitos amostrais também podem resultar no aumento da riqueza (Lewinsohn 1991; Calmé & Desrochers 2000; Schoereder *et al.* 2004).

Os processos que podem reduzir a riqueza de espécies estão correlacionados com o efeito da área *per se* (Stevens 1986) de duas maneiras: áreas menores têm maior probabilidade de extinção de espécies (MacArthur & Wilson 1967) e menor chance de imigração (Hart & Horwitz 1991; Strong *et al.* 1984). A diversidade de habitats também é um processo que pode regular a riqueza (Ricklefs & Lovette 1999).

Outros processos podem regular a riqueza de espécies, como a limitação da capacidade local de suporte, que aumenta interações negativas (Schluter & Ricklefs 1993), a distribuição espacial das espécies na escala regional (Schoereder *et al.* 2004) e os processos relacionados com a modificação de habitats, como a fragmentação de habitats.

A fragmentação de habitat reduz a área original em partes menores (Wilcove *et al.* 1986; Fahrig 2003; DeSouza *et al.* 2001). Em habitats fragmentados,

a correlação positiva do número de espécies com a área do fragmento pode ser provocada pelos mesmos processos mencionados anteriormente, mas também pode ser resultante de processos ligados à fragmentação em si.

A fragmentação pode acarretar como efeitos imediatos: i) a perda de habitats (Andrén 1994; Báldi & Kisbenedek 2000) e/ou ii) a perda de indivíduos das populações (DeSouza *et al.* 2001; Fahrig 2003). Como resultado desses efeitos imediatos a riqueza pode ser reduzida devido a perda de espécies especialistas ou de espécies pouco abundantes (raras) nas áreas menores (Ney-Nifle & Mangel 2000; DeSouza *et al.* 2001). A perda de indivíduos pode reduzir o tamanho das populações mais abundantes que não são extintas imediatamente à fragmentação. Como efeito secundário, pode ocorrer extinção de espécies cujas populações foram reduzidas abaixo do tamanho mínimo viável (Anderson *et al.* 1997; DeSouza *et al.* 2001), devido a restrições demográficas (aumento da endogamia e deriva genética que pode resultar em menor fitness) (Forman 1995) ou a processos estocásticos (Tilman *et al.* 1994).

Outro modo de investigar quais processos determinam a relação espécie-área é analisar a relação entre os componentes da diversidade e a área. A diversidade alfa (número de espécies dentro do local) e a diversidade beta (diferença na composição de espécies entre os locais) compõem o total de espécies dentro da área. A relação positiva entre alfa e a área indica o efeito da área *per se*, enquanto a relação positiva entre beta e a área pode indicar o efeito da diversidade de habitat (Stevens 1986).

Os processos locais também podem determinar a riqueza de espécies através da disponibilidade de recursos, seja devido a variação da quantidade do recurso (heterogeneidade) e/ou a quantidade de recurso (produtividade).

Entretanto, a estrutura da comunidade de térmitas pode ser regulada por processos biológicos diferentes dos que regulam outros insetos, por estes organismos serem detritívoros e não controlarem a regeneração do seu recurso alimentar. Isso pode resultar em relações diferentes daquelas observadas para outros insetos não detritívoros, porque o recurso usado por térmitas pode não ser limitado pelos mesmos processos.

O objetivo desta tese foi determinar quais as relações entre a riqueza de espécies e i) a área de fragmentos florestais e ii) os processos locais, e testar hipóteses explicativas dessas relações para comunidade de térmitas.

A tese está organizada em capítulos, cada um deles correspondendo a um artigo científico, elaborado de acordo com as respectivas instruções aos autores.

O primeiro capítulo testou-se a relação entre a riqueza de espécies, a abundância e a composição de espécies com a área em fragmentados florestais.

O segundo capítulo testou como a relação entre a diversidade alfa e beta variou com a área do remanescente e os processos envolvidos nessas relações. O capítulo foi escrito segundo as normas da revista *Austral Ecology*.

O terceiro capítulo testou as hipóteses que a riqueza de térmitas i) aumenta com a heterogeneidade da variação da quantidade do recurso e ii) apresenta um pico em níveis intermediários de produtividade de recursos, em habitat não fragmentado. O capítulo foi escrito segundo as normas da revista *Journal of Biogeography*.

Referências Bibliográficas

- Anderson, M.; Thornhill, A. & Koopowitz, H. (1997). Tropical forest disruption and stochastic biodiversity losses. In: *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (eds. Laurance, W. F. & Bierregaard Jr., R. O.), University of Chicago Press. pp. 281–291.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos*, 71, 355–366.
- Báldi, A. & Kisbenedek, T. (2000). Bird species numbers in an archipelago of reeds at Lake Valence, Hungary. *Global. Ecol. Biogeogr.*, 9, 451–461.
- Calmé, S. & Desrochers, A. (2000). Biogeographic aspect of the distribution of bird species breeding in Québec's peatlands. *J. Biogeogr.*, 27, 725–732.
- DeSouza, O. (1995). Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: *Biologia e controle de cupins* (eds. Berti Filho, E. & Fontes, L. R.), FEALQ, Piracicaba. pp. 19–27.
- DeSouza, O.; Schoereder, J. H.; Brown, V. K. & Bierregaard Jr, R. O. (2001). A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a frag-*

- mented forest* (eds. Bierregaard Jr, R. O.; Gascon, C.; Lovejoy, S. & Mesquita, R.), Yale University Press. pp. 13–21.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 34, 487–515.
- Forman, R. T. T. (1995). Patch size and number. In: *Land Mosaics. The ecology of landscapes and regions* (ed. Forman, R. T. T.), Cambridge University Press. pp. 43–80.
- Gascon, C.; Lovejoy, T. E.; Bierregaard Jr., R. O.; Malcolm, J. R.; Stouffer, P. C.; Vasconcelos, H. L.; Laurence, W. F.; Zimmerman, B.; Tocher, M. & Borges, S. (1999). Matrix habitat and species in tropical forest remnants. *Biol. Conserv.*, 91, 223–229.
- Hart, D. D. & Horwitz, R. J. (1991). Habitat diversity and species-area relationship: alternative models and tests. In: *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space* (eds. McCoy, E. D. & Mushinsky, H. R.), Chapman and Hall. pp. 47–68.
- Lewinsohn, T. M. (1991). Insects in flower heads of Asteraceae in southwest Brazil: a case study on tropical species richness. In: *Plant-animal interaction: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (eds. Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W.), John Wiley & Sons, New York. pp. 525–560.
- Loreau, M. (2000). Are communities saturated? on the relationship between α , β and γ diversity. *Ecol. Lett.*, 3, 73–76.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- Ney-Nifle, M. & Mangel, M. (2000). Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conserv. Biol.*, 14, 893–898.
- Ricklefs, R. E. & Lovette, J. I. (1999). The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four lesser antillean faunal groups. *J. Anim. Ecol.*, 68, 1142–1160.
- Schluter, D. & Ricklefs, R. E. (1993). Species diversity - an introduction to the problem. In: *Species diversity in ecological communities - Historical and geographical perspectives* (eds. Ricklefs, R. E. & Schluter, D.), Chicago Press. pp. 1–10.
- Schoereder, J. H.; Galbiati, C.; Ribas, C. R.; Sobrinho, T. G.; Sperber, C. F.; DeSouza, O. & Lopes-Andrade, C. (2004). Should we use proportional sampling for species-area studies? *J. Biogeogr.*, 31, 1219–1226.
- Stevens, G. C. (1986). Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants. *Am. Nat.*, 128, 35–46.
- Strong, D. R.; Lawton, J. H. & Southwood, R. (1984). *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard Univ., Cambridge.
- Tilman, D.; May, R. M.; Lehman, C. L. & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65–68.
- Wilcove, D. S.; McLellan, C. H. & Dobson, A. P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. In: *Conservation Biology* (ed. Soulé, M. E.), Sinauer, Sunderland. pp. 237–256.
- Zanette, L. (2000). Fragment size and demography of an area-sensitive songbird. *J. Anim. Ecol.*, 69, 458–470.

Há uma área mínima para manter a diversidade de espécies de térmitas (Insecta: Isoptera)?

Carla Galbiati¹, Og DeSouza², Carlos F. Sperber³, José H. Schoereder³ and Ronaldo Reis Júnior²

1. Programa de Pós-graduação em Entomologia, UFV; 2. Departamento de Biologia Animal; 3. Departamento de Biologia Geral; Universidade Federal de Viçosa, Viçosa - MG; 36570-000; Brazil.

Corresponding author: Carlos F. Sperber, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa; Viçosa - MG; Brazil; 36.570-000; sperber@ufv.br. Phone: +55.31.3899.2548; FAX: +55.31.3899.2537

Abstract

The structure of communities can be affected by habitat fragmentation: species richness and abundance may decrease with remnant area, and species composition too change with remnant area. In this paper we tested the relationship between species richness, population size (abundance) and species composition with remnant area. We sampled termites in 12 remnants with areas ranging from 3 to 60 hectares in Viçosa, Minas Gerais, Brazil. Nor termite species richness, nor population size, nor species composition responded to remnant area. We concluded that termite species are resistant to forest fragmentation, and we suggest that this may be due to the spacial scale of the habitat remnants in this fragmented landscape, larger than the home range of termites and sufficient to maintain structure termites community.

Keywords: Termite species richness, abundance, species-area relationship, species composition, habitat fragmentation.

Introdução

A fragmentação de habitat reduz a área original em partes menores, que ficam mais isoladas (Wilcox *et al.* 1986; DeSouza *et al.* 2001; Fahrig 2003). Em habitats fragmentados, é freqüente observar o aumento do número de espécies com a área do fragmento, para diferentes grupos taxonômicos (Schierholz 1991; DeSouza 1995; Gascon *et al.* 1999; Zarette 2000).

A relação espécie-área positiva foi explicada por diferentes processos, alguns podem estar relacionados com características do grupo taxonômico como tamanho corpóreo, capacidade de dispersão (Abensperg-Traun & Smith 1999) e regulação do recurso (Louzada 2000). Outros processos já foram testados para explicar essa relação ligados aos efeitos do tamanho da área e outros a fragmentação do habitat original (Fahrig 2003; Schoereder *et al.* 2004a).

A riqueza de espécies de animais com tamanho corpóreo relativamente grande como aves (Bellamy *et al.* 1996) e morcegos (Moreno & Gonzalo 2001) respondeu positivamente à área, assim como para tamanho corpóreo pequeno, como os insetos, representados por besouros, borboletas e formigas (Golden & Crist 2000; Gibb & Hochuli 2002; Schoereder *et al.* 2004a). Para térmitas, que têm o tamanho do corpo semelhante aos insetos acima, foi encontrado tanto a relação positiva (DeSouza 1995) quanto a ausência dela (Davies 2002). Parece que esses dois padrões da relação para térmitas não é devido ao tamanho pequeno, mas pode ser devido à capacidade de dispersão (Abensperg-Traun & Smith 1999), entre outras.

Os processos ligados ao efeito da área podem estar relacionados à amostragem, e nesse caso o número de espécies aumenta com a área devido ao efeito amostral. Esse efeito ocorre de duas maneiras: (i) o número de amostras normalmente aumenta com a área amostrada, e o número de espécies aumenta

com o número de amostras. Assim, a correlação positiva entre área e número de espécies pode ser resultada exclusivamente do aumento do esforço amostral do coletor com a área, caracterizando um artefato amostral (Lewinsohn 1991). Por outro lado, (ii) caso a densidade de indivíduos não se altere com a área, o número total de indivíduos contidos em uma dada área tem uma relação positiva com esta. Mais indivíduos amostrados podem acarretar maior número de espécies encontradas, e dessa forma, a correlação positiva entre o número de espécies e área pode ser resultante deste processo de amostragem “biológica”, que não foi gerada pelo coletor em si (Calmé & Desrochers 2000; Schoereder *et al.* 2004a). Isso indica que fragmentos com áreas maiores conseguem capturar uma amostra mais representativa da riqueza de espécies da região do que áreas menores.

A relação riqueza de espécies-área está mais comumente relacionada à diversidade de habitat, que pode aumentar com a área (Ricklefs & Lovette 1999) e com processos biológicos correlacionados com a área (área *per se*, segundo Stevens (1986)), como a redução da probabilidade de extinção (MacArthur & Wilson 1967) ou o aumento da imigração com a área (aumento da área-alvo, ou aumento da frequência de encontro (Hart & Kinzig 1997; Strong *et al.* 1984).

Dos 100 estudos mais recentes sobre os efeitos da fragmentação de habitat, Fahrig (2003) observou que mais de 50% deles investigaram como o tamanho do fragmento interferiu na abundância/densidade das espécies, ou seja, como as populações respondem a um dos efeitos da fragmentação (área). A relação mais esperada é um aumento do tamanho das populações com a área (Pimm *et al.* 1988; Tracy & George 1992). A perda de indivíduos das populações é um dos efeitos observados logo após o evento de fragmentação (DeSouza *et al.* 2001; Fahrig 2003). Isso pode resultar na perda de espécies raras, as quais podem

ter distribuição agregada ou serem pouco abundantes (Ney-Nifle & Mangel 2000; DeSouza *et al.* 2001).

A perda de indivíduos pode ainda diminuir o tamanho das populações sem resultar na extinção de espécies em um primeiro momento. Porém, mais tarde as espécies que tiveram suas populações reduzidas abaixo do tamanho mínimo viável (Anderson *et al.* 1997; DeSouza *et al.* 2001) podem ser extintas, devido a restrições demográficas (por exemplo pelo aumento da endogamia e da deriva genética) (Forman 1995) ou por processos estocásticos (Tilman *et al.* 1994). Os mecanismos que atuam para gerar diferentes padrões na relação espécie-área para térmitas, podem também resultar em uma relação entre a abundância das espécies e a área diferente do esperado.

A fragmentação de habitat pode afetar também a composição de espécies em função da área do fragmento (Davies 2002; Sobrinho *et al.* 2003). A mudança na composição de espécies pode ser causada porque áreas maiores podem apresentar maior diversidade de habitats (Ricklefs & Lovette 1999), permitindo a maior coexistência de diferentes espécies (Rosenzweig 1995). Outra explicação para a mudança na composição com a área é que algumas espécies podem ser especialistas em habitats mais comuns em fragmentos pequenos e outras em habitats mais comuns em fragmentos grandes (Hinsley *et al.* 1996; Golden & Crist 2000; Davies 2002).

Em resumo, a fragmentação de habitat pode resultar em mudança na estrutura da comunidade, freqüentemente reduzindo a riqueza e a abundância das espécies com a redução da área e mudando a composição de espécies, porém esse padrões podem variar em função de características do grupo estudado.

O objetivo deste trabalho foi testar o efeito da área sobre a estrutura da comunidade de térmitas em habitats fragmentados. Para isso foram testadas as

relações entre a riqueza de espécies, o tamanho das populações e a composição de espécies com a área de fragmentos florestais.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi realizado em Viçosa (MG), sudeste do Brasil (20° 45'S, 42° 50'W), região com uma vegetação original de floresta que foi removida entre os anos de 1930 a 1940, quando acelerou o processo de fragmentação (Valverde 1958), devido ao estabelecimento de pastagens e plantações de café (Gomes 1975). A vegetação original está restrita a poucos fragmentos, principalmente nos topos de morros. Desde a década de 1960 a agricultura declinou na região e muitas áreas têm regenerado em mata secundária (Sevilha *et al.* 2001). Hoje, a região compreende um mosaico de fragmentos de floresta semi-decidual Montana variando de três a 300 ha, formando um excelente sistema para o estudo do efeito da fragmentação.

Amostragem e identificação de térmitas

Os térmitas foram amostrados em 12 fragmentos florestais com tamanho variando de 3,21 a 60,63 ha, em janeiro e fevereiro de 2002. Os térmitas foram coletados com iscas de papel higiênico como usado por alguns autores (French & Robinson 1980; DeSouza 1995; Dawes-Gromadzki 2003).

As iscas foram distribuídas a cinco metros em um "grid". Os "grids" foram circundados por iscas que não foram usadas para coleta, para que todas as iscas tivessem influência de quatro ao seu redor. Todas as iscas foram distribuídas a partir do ponto mais distante da margem do fragmento, que variou de 40 a 250 m da margem, dependendo do tamanho do fragmento e porque os tamanhos dos "grids" foram diferentes entre os fragmentos.

O esforço amostral foi de 6,9 iscas/hectare em todos os fragmentos amostrados. Em uma amostragem prévia de térmitas foi observada na curva do coletor que a riqueza acumulada de espécie estabilizou com esforço de 6,9 iscas/hectare. O número de iscas usado foi diferente em cada fragmento devido às diferentes áreas, sendo o esforço proporcional ao tamanho do fragmento, como sugerido por Schoereder *et al.* (2004a). Esse esforço diferenciado foi feito para lidar com a diversidade de habitat, que pode aumentar com a área (Rosenzweig 1995).

As iscas permaneceram no campo por 25 dias antes de coletar os soldados e operários presentes nas iscas. Uma área de $0.15 \text{ comprimento} \times 0.15 \text{ largura} \times 0.05 \text{ m}$ de solo em volta de cada isca também foi amostrada e coletado os térmitas ali presentes. A identificação das espécies de térmitas foi baseada no Mathews (1977) e em literatura específicas recomendada por Constantino (1999). As amostras foram comparadas com a coleção de referência do Laboratório de Termitologia da Universidade Federal de Viçosa e confirmadas as identificações pelo PhD. Reginaldo Constantino (Universidade de Brasília). As amostras foram depositadas na mesma coleção de referência do Laboratório de Termitologia.

Abundância de térmitas

O número de iscas ocupadas por térmitas em cada fragmento foi usado como um indicativo da abundância da espécie. A abundância de insetos sociais, como os térmitas e as formigas, é freqüentemente estimada como o número de ocorrência da espécie em uma determinada área (Abensperg-Traun & Milewski 1995; Davies 2002; Gibb & Hochuli 2002). Esse método foi usado para estimar a abundância e formigas e considerado mais apropriado do que o número de indivíduos (Romero & Jaffé 1989; Andersen 1991), porque a ocorrência de cada

indivíduo é dependente do recrutamento das operárias, do comportamento de forrageamento e do tamanho da colônia.

Análises estatísticas

Relação espécie-área

Foi ajustado um modelo linear generalizado foi usado para o teste da relação espécie-área sendo o número total de espécies dentro de cada fragmento a variável resposta. Como variáveis explicativas foram usados o logaritmo natural do esforço amostral (número de iscas), o logaritmo natural da área do fragmento e a interação entre as variáveis (Sobrinho *et al.* 2003; Schoereder *et al.* 2004a). A distribuição de erros usada foi Poisson, recomendada para dados de contagem (Crawley 2002).

O modelo máximo foi não ortogonal, isso significa que a variância atribuída a uma variável depende da ordem que esta é removida do modelo (Crawley 2002). Para controlar essa variação no modelo máximo foi incluído o esforço amostral antes da área, como recomendado por (Schoereder *et al.* 2004a).

Relação abundância-área

Para avaliar se a abundância das espécies de térmitas responde ao efeito da área do fragmento foi ajustado modelo linear, sendo a variável resposta uma proporção entre o número de iscas ocupadas pela espécie dentro do fragmento e o número total de iscas instadas no fragmento ($\text{logit}(p/1 - p)$), onde p =número de iscas ocupadas (Zar 1974). Como variáveis explicativas da abundância foram usadas o logaritmo natural da área, a identidade das espécies de térmitas e a interação entre as variáveis.

O modelo foi testado usando a estrutura de modelos lineares misto (lme). Esse tipo de estrutura foi usado devido ao fato do modelo apresentar variáveis com efeito fixo e aleatório, a identidade das espécies (aleatória) que foi aninhada dentro da área do fragmento (fixo), para evitar pseudoreplicação (Hurlbert 1984). O procedimento de declarar aninhamento da variável resulta na correção das respectivas variâncias e dos graus de liberdades (Crawley 2002; Sperber *et al.* 2004).

No modelo mais simples, a abundância das espécies responderia apenas ao efeito da área do fragmento. Se contudo, a interação entre as variáveis for significativa, isto mostra que a abundância das espécies responde diferentemente ao efeito da área do fragmento. Uma vez que a interação seja significativa foi avaliada a resposta de cada espécie ao efeito da área separadamente. Para isso foram estimados os parâmetros das equações para cada espécie, usando modelos mistos generalizados (glmmPQL), com erros binomiais, mantendo a estrutura de aninhamento das variáveis. A variável resposta foi o número de iscas ocupadas pela espécie dentro do fragmento e o número total de iscas dentro do fragmento foi o denominador binomial. As variáveis explicativas foram as mesmas relacionadas anteriormente. Esse processo de estimar os parâmetros têm como vantagem usar a distribuição de erros adequada ao tipo de variável resposta (proporção), porém não é possível a comparação de modelos para posterior simplificação.

Composição de espécies

Se a composição de espécies mudou com a área do fragmento, isto significa que algumas espécies ocorrem preferencialmente em fragmentos pequenos e outras em grandes. Um indicativo que essa mudança acontece é verificar se a probabilidade de ocorrência das espécies nos fragmentos foi determinada

pela área. Para testar se houve mudança na composição de espécie foi usado uma regressão logística, com modelo linear mistos (lme). A variável resposta foi o logit da presença/ausência das espécies nos fragmentos ($\text{logit}(p/q)$), onde p =presença/ausência da espécie no fragmento e q =denominador binário. Como variáveis explicativas foram usados o logaritmo natural do número de iscas (x_1), logaritmo natural da área (x_2), a identidade das espécies (x_3) e a interação x_2 e x_3 .

A identidade da espécie foi declarada com o efeito aleatório e foi aninhada dentro da área do fragmento, para evitar inflar os graus de liberdade.

A hipótese que a composição de espécies mudou com a área do fragmento foi confirmada se a interação entre x_2 e x_3 for significativa, o que indica que as espécies têm diferentes probabilidades de ocorrer nos fragmentos em função da área. Porém, é necessário verificar se o resultado dessa interação significativa caracteriza que, pelo menos, uma espécie de térmita tenha a presença respondendo positivamente à área e outra respondendo negativamente. Isto mostra que há espécie(s) associada(s) à fragmentos menores e outra(s) a fragmentos maiores.

Para verificar como a presença das espécies respondeu à área foram estimados os parâmetros das equações para cada espécie, usando modelos mistos generalizados (glmmPQL), com erros binomiais, mantendo a estrutura de aninhamento das variáveis.

A simplificação de modelos foi feita segundo a recomendação de Crawley (2002), retirando as variáveis não significativas do modelo máximo até compor o modelo mínimo. Todas as análises foram realizadas no programa estatístico R (Ihaka & Gentleman 1996), seguido da análise de resíduos para verificar a distribuição de erros e o ajuste do modelo aos dados (Crawley 2002).

Resultados

O número total de espécies coletado foi 22, todas pertencentes à família Termitidae (Tabela 1). Seis espécies foram pertencentes à subfamília Apicotermitinae, 12 a Nasutermitinae e quatro a Termitinae.

Relação espécie-área

O número de espécies de térmitas não aumentou com a área do fragmento ($F_{1,10}=0.09$, $P=0.77$), mas aumentou com o esforço amostral ($F_{1,10}=4.41$, $P=0.04$), Figura 1). A interação entre o esforço amostral e a área do fragmento não foi significativa ($F_{1,9}=0.31$, $P=0.58$).

Relação abundancia-área

A abundância de térmitas foi afetada pela área do fragmento ($\chi^2_1=22.02$, $P<0.0001$), pela identidade das espécies ($\chi^2_1=217.14$, $P<0.0001$) e pela interação ($\chi^2_1=51.20$, $P<0.0001$). Entretanto, a maioria das espécies (17 espécies, o que corresponde a 77.3%) não teve a abundância respondendo à área (Tabela 2, $P>0.05$), o que é uma evidência de que o efeito significativo da área foi artefato, e de que a fragmentação de floresta não reduz o tamanho das populações para a maioria das espécies. Apenas uma espécie teve a abundância respondendo positivamente a área do fragmento (*Nasutitermes rotundatus*) e outras quatro espécies responderam negativamente ao efeito da área, ou seja, teriam sido favorecidas pela fragmentação, sendo elas: *Araujotermes caissara*, *Orthognathotermes insignis*, *Ruptitermes* sp e *Syntermes dirus* (Tabela 2).

Composição de espécies

A presença das espécies respondeu diferentemente à área do fragmento (interação entre área e identidade de espécie na Tabela 3), entretanto apenas uma espécie teve mais presente em fragmentos com áreas pequenas (*Anoplo-termes* sp. 5). As outras 21 espécies não tiveram a presença nos fragmentos determinada pela área (Tabela 4).

Discussão

Ao contrário do que ocorre para a maioria dos grupos taxonômicos tanto de animais como vegetais (Rosenzweig 1995; Townsend *et al.* 2000), inclusive insetos como térmitas, besouros, formigas e borboletas (DeSouza 1995; Golden & Crist 2000; Gibb & Hochuli 2002), não foi observada uma relação positiva entre espécie-área nesse trabalho. Apesar disso a ausência de relação entre a riqueza de térmitas e a área já foi observada em outros habitats, como floresta tropical úmida na Guiana Francesa (Davies 2002) e em floresta de *Eucalyptus* na Austrália (Abensperg-Traun *et al.* 1996).

A ausência da relação espécie-área pode ser explicada por quatro hipóteses teóricas sendo porque: i) não aumentou a extinção de espécies com a redução da área, ii) a taxa de extinção aumentou com a área, iii) houve compensação das espécies perdidas com a redução da área e iv) o efeito amostral sozinho gerou um aumento na riqueza de espécies.

A extinção não reduziu com a área

A ausência da relação espécie-área pode ser devida ao fato de que a fragmentação da mata primária original em partes menores poderia não resultar na perda de espécies com a redução da área. Isso seria possível se as espécies do habitat original fossem mantidas nos fragmentos menores após a fragmentação e a taxa de extinção nestes não fosse maior. Uma alternativa para a taxa de extinção não aumentar nas áreas menores seria se a abundância das espécies não fosse alterada pelo área do fragmento. Esse resultado foi confirmado para comunidade estudada, já que para a maioria das espécies a abundância não foi afetada pela área do fragmento. Isso mostra que a redução da área não é um

processo que regula as populações de térmitas. A área não afetar a abundância indica que não houve maior extinção nas áreas pequenas devido a redução no tamanho das populações.

A relação entre a abundância e a área é uma das maneiras de estudar os efeitos da fragmentação sobre as populações. A ausência da relação abundância-área encontrada aqui pode ser explicada porque a área de vida dos térmitas foi mantida com a redução da área ou porque houve um efeito resgate. A pequena área de vida ocupada pelos térmitas dentro dos fragmentos pode permitir que mesmo o menor fragmento estudado seja suficiente para manter a área de vida necessária. A área de vida de uma espécie corresponde à área de forrageamento ou território, que é muito pequeno para as espécies de madeira que vivem em troncos caídos. Mesmo a área de vida de *Nasutitermes corniger*, uma das maiores áreas de vida registrada para térmitas de 5.000 a 8.000 m² (Levings & Adams 1984), ainda é inferior ao menor fragmento estudado, de 32.100 m². Provavelmente, muitas espécies não tiveram sua abundância respondendo à área porque a área de forrageamento necessária foi mantida em todos os fragmentos estudados.

Os fragmentos poderiam manter a área de vida mínima para os térmitas se a disponibilidade de recursos alimentares, usado por eles, não fosse determinada pela área do fragmento. Isso seria possível uma vez que os térmitas são detritívoros, não controlam a taxa de regeneração do recurso diretamente (DeSouza & Brown 1994), mas são controlados pelo doador do recurso (vegetais). Outra possibilidade do recurso ser mantido com a redução da área seria se, apesar de ser esperado que a produtividade reduza com a área, ela seja compensada por aumento de outros recursos, como mais troncos caídos, resultando em recursos suficientes para as populações mesmo nos menores fragmentos. Essa hipótese,

que o recurso não é determinado pela área e por isso a abundância não foi afetada pela área, pode ser investigada através da quantificação do recurso entre os fragmentos.

A população de térmitas poderia ser mantida com a redução da área se houvesse um efeito resgate maior nos fragmentos pequenos, em que novas colônias da mesma espécie fossem instaladas. Esse efeito resgate compensaria as possíveis colônias perdidas com a fragmentação, mantendo as populações estáveis. O maior efeito resgate nos fragmentos menores pode ser possível devido às espécies ocuparem preferencialmente habitat da borda, e os fragmentos menores terem maior relação borda/área (maior borda relativa) (Tilman *et al.* 1994). Esse efeito resgate diferente entre o tamanho dos fragmentos foi observado para aves (Bellamy *et al.* 1996) e para formigas (Schoereder *et al.* 2004b).

A extinção aumentou com a área

A ausência da relação espécie-área ainda poderia ser explicada porque a taxa de extinção foi maior nos fragmentos grandes. Como resultado disso, o número de espécies nas áreas grande seria semelhante ao das pequenas (DeSouza *et al.* 2001; Fahrig 2003). Um mecanismo que poderia favorecer a maior taxa de extinção com a área seria a maior taxa de predação em fragmentos grandes (Andrén *et al.* 1985). Isso aliviaria a pressão de predação com a redução da área fragmento. Resultados semelhantes foram observados para predadores vertebrados de grilos (Báldi & Kisbenedek 1999) e parasitas de ninhos de aves (Smith & Hellmann 2002), que apresentaram maiores taxas de predação com aumento da área.

As formigas são importantes predadores de térmitas (Hölldobler & Wilson 1990; Novotny *et al.* 1999). Elas podem preda operários e soldados das colô-

nias, reduzindo a força de manutenção destas. Quando muitos indivíduos de térmitas são predados, em uma taxa relativamente freqüente, a colônia pode não conseguir manter-se e ser extinta. No caso de espécies que têm sua população representada por poucas colônias, a espécie pode ser extinta do fragmento diante da pressão de predação. A riqueza de espécies de formigas aumenta com a área do fragmento (Schoereder *et al.* 2004a), o que poderia favorecer a maior taxa de predação dos térmitas nos fragmentos maiores. Essa taxa diferenciada de predação em relação a área do fragmento poderia compensar uma possível perda de espécies nos fragmentos menores após a fragmentação, resultando em uma ausência na relação espécie-área.

Houve compensação das espécies extintas nos fragmentos menores

A ausência entre a relação espécie-área poderia ter resultado da compensação das espécies perdidas com a redução da área pela invasão de outras espécies. Após o efeito da fragmentação, as porções do habitat original ficam mais isoladas, e sujeitas à invasão de espécies provenientes de outros habitats. Isso resultaria em uma alteração na composição de espécies entre os fragmentos (Sobrinho *et al.* 2003), especialmente na periferia dos fragmentos (efeito de borda (Murcia 1995)). Os fragmentos pequenos têm maior chance de serem invadidos por espécies de outros habitats (matriz) porque apresentam maior relação perímetro-área do que os fragmentos grandes. Entretanto, esse resultado não foi observado aqui pois não houve mudança na composição de espécies com a área. Assim, isso não explicou a ausência de relação entre espécie-área para comunidade de térmitas, reforçando a idéia que não deve ter aumentado a taxa de extinção com a redução da área do fragmento.

O efeito amostral aumentou a riqueza de espécies e a abundância

As duas relações espécie-área e abundância-área encontradas poderiam ser explicadas pelo efeito da amostragem “biológica” (hipótese da amostragem passiva, Andrén (1994)). Fragmentos maiores são uma amostra com maior riqueza de espécies do total da região em comparação com fragmentos menores. Esse efeito amostral explicou a maior parte da riqueza de espécies em habitats fragmentados, quando mais que 30% do habitat original foi mantido (Andrén 1994). Esse efeito explicou os resultados da fragmentação principalmente em comunidades em que as espécies necessitavam de uma pequena área de vida (Andrén 1990), como é o caso dos térmitas. De acordo com Andrén (1994) aceitar o efeito da amostragem “biológica” significa que os efeitos da fragmentação causados por processos relacionados a perda de habitats explicam menos a variação na riqueza de espécies e no tamanho da população do que o efeito da amostragem sozinha. Nesse trabalho a riqueza de espécies e a abundância não responderam ao efeito da área, mas ao efeito amostral sim. A significância do efeito amostral nos modelos não distingue se este foi causado pelo esforço amostral (número de iscas), ou se foi devido ao efeito amostral da área (amostragem “biológica”) (Schoereder *et al.* 2004a).

Considerações finais

A extinção de espécies de cupins não foi determinada pela sua abundância, isso porque quatro espécies tiveram a abundância respondendo negativamente à área do fragmento (*A. caissara*, *O. insignus*, *Ruptitermes* sp e *Syntermes dirus*). Essa espécies podem ser especialistas em fragmentos pequenos, como foi observado para algumas espécies aves (Hinsley *et al.* 1996), de besouros e formigas (Golden & Crist 2000) e de térmitas (Davies 2002). Diante desse resul-

tado seria esperado que essas espécies não ocorrerem nos maiores fragmentos, se a extinção fosse determinada pela redução na abundância dessas espécies. No entanto, as quatro espécies estiveram presentes no maior fragmento, mesmo este sendo um possível habitat desfavorável para elas, confirmando que a extinção não foi determinada pela abundância.

Independente se a ausência da relação espécie-área foi determinada porque não houve perda de espécies com a redução da área ou porque houve maior taxa de extinção nos fragmentos grandes, esses fragmentos poderiam ter sido re-colonizados por mais espécies devido a maior frequência de encontro em comparação com os fragmentos pequenos (Hart & Kinzig 1997; Strong *et al.* 1984). Entretanto, parece que essa re-colonização não ocorreu porque não houve tempo ecológico suficiente. O processo de sucessão na região começou a 40 anos atrás, mas este período pode ser pequeno para colonização por térmitas, que têm baixa capacidade de dispersão (Nutting 1969; Mill 1983). Como, no entanto, a ausência da relação espécie-área para térmitas também foi observada em fragmentados de vegetação primária (Davies 2002), esta explicação deve ser descartada.

Conclusão

A riqueza de espécies de térmitas foi resistente à fragmentação, assim como a abundância e a composição de espécies que não foram afetadas pela área do fragmento. Isso significa que, na escala estudada, a menor área (3ha) foi suficiente para manter a estrutura da comunidade de cupins. A ausência de efeitos da fragmentação sobre a comunidade de térmitas pode ser devida à pequena

área de vida ocupada pelos térmitas ou porque o recurso utilizado pelos térmitas não foi afetado pela fragmentação.

Agradecimentos

Nós agradecemos a todos do grupo pelas contribuições dependidas para realização desse trabalho: O. Rossi, G. S. Bronow, R. Fontanari, R. Constantino, T. G. Sobrinho, C. H. C. Matos, A. P. A. Araújo e C. R. Ribas. C. Galbiati possui bolsa de auxílio concedida pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). O. DeSouza e J. H. Schoereder são bolsistas do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq); A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) ajudou no suporte dessa pesquisa.

References

- Abensperg-Traun, M. & Milewski, A. V. (1995). Abundance and diversity of termites (Isoptera) in unburnt versus burnt vegetation at the Barres in Mediterranean western Australia. *Aust. J. Ecol.*, 20, 413–417.
- Abensperg-Traun, M. & Smith, G. T. (1999). How small is too small for small animals? Four terrestrial arthropod species in different-sized remnant woodlands in agricultural western Australia. *Biol. Conserv.*, 8, 709–726.
- Abensperg-Traun, M.; Smith, G. T.; Arnold, G. W. & Steven, D. E. (1996). The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the western Australian wheatbelt. I. arthropods. *J. Appl. Ecol.*, 33, 1281–1301.
- Andersen, A. N. (1991). Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Aust. J. Ecol.*, 16, 273–279.
- Anderson, M.; Thornhill, A. & Koopowitz, H. (1997). Tropical forest disruption and stochastic biodiversity losses. In: *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (eds. Laurance, W. F. & Bierregaard Jr., R. O.), University of Chicago Press. pp. 281–291.
- Andrén, H. (1990). Habitat fragmentation, the random sample hypothesis and critical thresholds. *Oikos*, 84, 306–308.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos*, 71, 355–366.

- Andrén, H.; Angelstam, P. & Widén, P. (1985). Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: an experiment. *Oikos*, 45, 273–277.
- Bellamy, P. E.; Hinsley, S. A. & Newton, I. (1996). Factors influencing bird species numbers in small woods in south-east England. 33, 249–262.
- Báldi, A. & Kisbenedek, T. (1999). Orthopterans in small steppe patches: an investigation for the best-fit model of the species-area curve and evidences for their non-random distribution in the patches. *Acta. Oecol.*, 20, 125–132.
- Calmé, S. & Desrochers, A. (2000). Biogeographic aspect of the distribution of bird species breeding in Québec's peatlands. *J. Biogeogr.*, 27, 725–732.
- Constantino, R. (1999). Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Pap. Avulsos Zool.*, 40, 387–448.
- Crawley, M. J. (2002). *Statistical Computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, Inc., Baffins Lane.
- Davies, R. G. (2002). Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia*, 133, 233–242.
- Dawes-Gromadzki, T. Z. (2003). Sampling subterranean termite species diversity and activity in tropical savannas: an assessment of different bait choices. *Ecol. Entomol.*, 28, 397–404.
- DeSouza, O. (1995). Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: *Biologia e controle de cupins* (eds. Berti Filho, E. & Fontes, L. R.), FEALQ, Piracicaba. pp. 19–27.
- DeSouza, O. & Brown, V. K. (1994). Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *J. Trop. Ecol.*, 10, 197–206.

- DeSouza, O.; Schoereder, J. H.; Brown, V. K. & Bierregaard Jr, R. O. (2001). A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest* (eds. Bierregaard Jr, R. O.; Gascon, C.; Lovejoy, S. & Mesquita, R.), Yale University Press. pp. 13–21.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 34, 487–515.
- Forman, R. T. T. (1995). Patch size and number. In: *Land Mosaics. The ecology of landscapes and regions* (ed. Forman, R. T. T.), Cambridge University Press. pp. 43–80.
- French, J. R. J. & Robinson, P. J. (1980). Field baiting of some Australian subterranean termites. *Z. Angew. Entomol.*, 90, 444–449.
- Gascon, C.; Lovejoy, T. E.; Bierregaard Jr., R. O.; Malcolm, J. R.; Stouffer, P. C.; Vasconcelos, H. L.; Laurence, W. F.; Zimmerman, B.; Tocher, M. & Borges, S. (1999). Matrix habitat and species in tropical forest remnants. *Biol. Conserv.*, 91, 223–229.
- Gibb, H. & Hochuli, D. F. (2002). Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biol. Conserv.*, 106, 91–100.
- Golden, D. M. & Crist, T. O. (2000). Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos*, 90, 525–538.
- Gomes, S. T. (1975). *Condicionantes do pequeno agricultor*. EDUSP.
- Hart, J. & Kinzig, A. P. (1997). On the implications of species-area relationships for endemism, species turnover, and food web patterns. *Oikos*, 80, 417–427.

- Hinsley, S. A.; Bellamy, P. E.; Newton, I. & H., S. T. (1996). Influence of population size and woodland area on bird species distributions in small woods. *Oecologia*, 105, 100–106.
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187–211.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Belknap Press, Cambridge.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. (1996). R: A language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.*, 5, 299–314.
- Levings, S. C. & Adams, E. S. (1984). Intra- and interspecific in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in Panamanian mangrove forest. *J. Anim. Ecol.*, 53, 705–714.
- Lewinsohn, T. M. (1991). Insects in flower heads of Asteraceae in southwest Brazil: a case study on tropical species richness. In: *Plant-animal interaction: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (eds. Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W.), John Wiley & Sons, New York. pp. 525–560.
- Louzada, J. N. C. (2000). *Efeitos da fragmentação florestal sobre a estrutura da comunidade de Scarabeidae*. Ph.D. thesis, Universidade Federal de Viçosa.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mathews, A. G. A. (1977). *Studies on termites from Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

- Mill, A. E. (1983). Observations on Brazilian termite alate swarms and some structures used in the dispersal of reproductives (Isoptera, Termitidae). *J. Nat. Hist.*, 17, 309–320.
- Moreno, C. & Gonzalo, G. (2001). Spacial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in fragmented landscape. *Biodivers. Conserv.*, 10, 367–382.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends. Ecol. Evol.*, 10, 58–62.
- Ney-Nifle, M. & Mangel, M. (2000). Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conserv. Biol.*, 14, 893–898.
- Novotny, V.; Basset, Y.; Auga, J.; Boen, W.; Dal, C.; Drozd, P.; Kasbal, M.; Isua, B.; Kutil, R.; Manumbor, M. & Molem, K. (1999). Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Aust. J. Ecol.*, 24, 477–483.
- Nutting, W. L. (1969). Flight and colony foundation. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Wessner, F.), Academic Press, vol. I. pp. 233–282.
- Pimm, S. L.; Jones, H. L. & Diamond, J. (1988). On the risk of extinction. *Am. Nat.*, 132, 757–785.
- Ricklefs, R. E. & Lovette, J. I. (1999). The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four lesser antillean faunal groups. *J. Anim. Ecol.*, 68, 1142–1160.
- Romero, H. & Jaffé, K. (1989). A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica.*, 21, 348–352.

- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University press, Cambridge.
- Schierholz, T. (1991). Dinâmica biológica de fragmentos florestais. *Ciência Hoje*, 12, 22–29.
- Schoereder, J. H.; Galbiati, C.; Ribas, C. R.; Sobrinho, T. G.; Sperber, C. F.; De-Souza, O. & Lopes-Andrade, C. (2004a). Should we use proportional sampling for species-area studies? *J. Biogeogr.*, 31, 1219–1226.
- Schoereder, J. H.; Sobrinho, T. G.; Ribas, C. R. & Campo, R. B. F. (2004b). Why species composition is important when studying colonization and extinction in ant communities in a fragmented landscape? *Acta. Oecol.*, in press.
- Sevilha, A. C.; Paula, A.; Lopes, W. P. & Silva, A. F. (2001). Fitossociologia do estrato arbóreo de um trecho de floresta estacional no Jardim Botânico da Universidade Federal de Viçosa (face sudeste), Viçosa, Minas Gerais. *Rev. Árv.*, 25, 431–443.
- Smith, J. N. M. & Hellmann, J. J. (2002). Population persistence in fragmented landscapes. *Trends. Ecol. Evol.*, 17, 397–399.
- Sobrinho, T. G.; Schoereder, J. H.; Sperber, C. F. & Madureira, M. S. (2003). Does fragmentation alter species composition in ant communities (Hymenoptera: Formicidae)? *Sociobiology*, 42, 329–342.
- Sperber, C. F.; Nakayama, K.; Valverde, M. J. & Neves, F. D. S. (2004). Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic. Appl. Ecol.*, in press.
- Stevens, G. C. (1986). Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants. *Am. Nat.*, 128, 35–46.

- Strong, D. R.; Lawton, J. H. & Southwood, R. (1984). *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard Univ., Cambridge.
- Tilman, D.; May, R. M.; Lehman, C. L. & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65–68.
- Townsend, C. R.; Harper, J. L. & Begon, M., eds. (2000). *Essentials of ecology*. Blackwell Science.
- Tracy, C. R. & George, T. L. (1992). On the determinants of extinction. *Am. Nat.*, 139, 102–122.
- Valverde, O. (1958). Estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. *Rev. Bras. Geog.*, 20, 3–79.
- Wilcox, B. A.; Murphy, D. D.; Ehrlich, P. R. & Austin, G. T. (1986). Insular biogeography of the montane butterfly faunas in the great basin: comparison with birds and mammals. *Oecologia*, 69, 188–194.
- Zanette, L. (2000). Fragment size and demography of an area-sensitive songbird. *J. Anim. Ecol.*, 69, 458–470.
- Zar, J. H. (1974). *Biostatistical analysis*. Princeton-Hall, Englewood Cliffs.

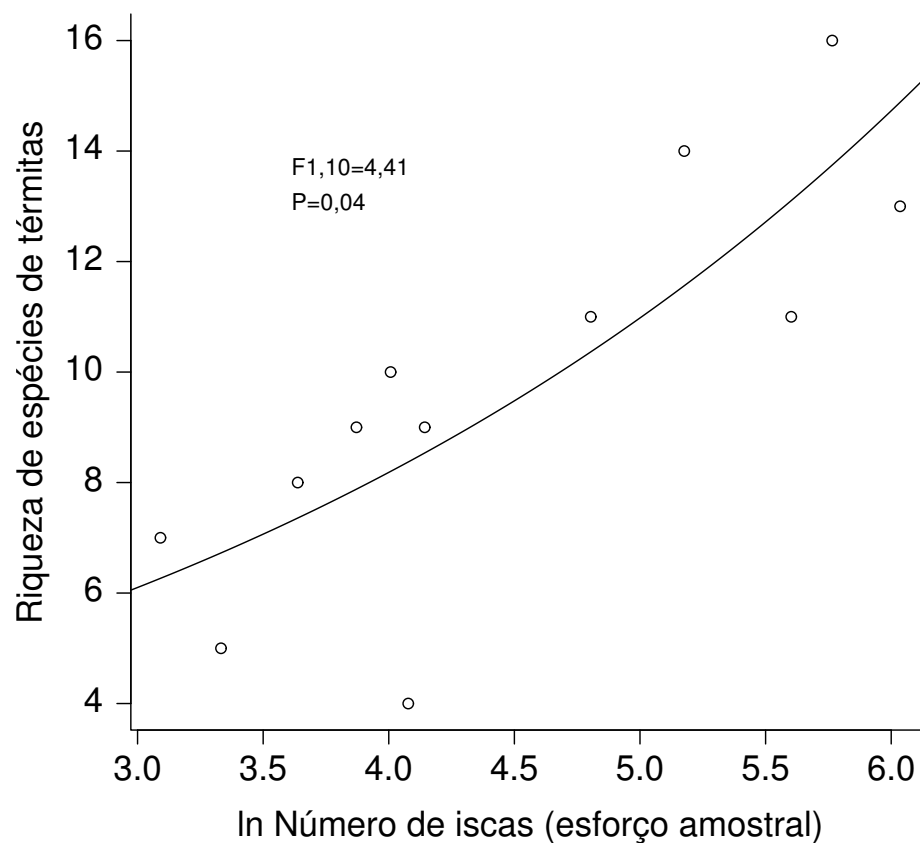


Figura 1: Relação entre o número de espécies de térmitas e o número de iscas (esforço amostral), distribuição de erros de Poisson. Cada ponto corresponde ao número total de espécie no fragmento.

Tabela 1: Ocorrência das espécies de térmitas (Insecta: Isoptera) em fragmentos florestais em Viçosa, MG. Número de fragmentos significa o número médio de fragmentos em que cada espécie foi amostrada. Abundância média/fragmento representa o número médio de indivíduos em todos os fragmentos.

Espécies	Subfamília	Número de fragmentos	Abundância média/fragmentos
<i>Anoplotermes</i> sp1	Apicotermatinae	11	14.25
<i>Anoplotermes</i> sp2	Apicotermatinae	6	0.83
<i>Anoplotermes</i> sp3	Apicotermatinae	11	8.25
<i>Anoplotermes</i> sp4	Apicotermatinae	6	1.08
<i>Anoplotermes</i> sp5	Apicotermatinae	1	0.17
<i>Ruptitermes</i> sp1	Apicotermatinae	1	0.08
<i>Araujotermes caissara</i> Fontes, 1982	Nasutitermitinae	7	2.67
<i>Armitermes euamignatus</i> Silvestre, 1901	Nasutitermitinae	2	0.58
<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar, 1832)	Nasutitermitinae	7	1.08
<i>Cyrrillitermes cupim</i> Fontes, 1985	Nasutitermitinae	7	1.75
<i>Diversitermes aporeticos</i> Mathews, 1977	Nasutitermitinae	9	3.17
<i>Embiratermes heterotypus</i> (Silvestre, 1901)	Nasutitermitinae	3	0.25
<i>Ibitermes curupira</i> Fontes, 1985	Nasutitermitinae	7	2
<i>Labiatermes labralis</i> (Holmgren, 1906)	Nasutitermitinae	1	0.08
<i>Nasutitermes jaraguae</i> (Holmgren, 1906)	Nasutitermitinae	11	6.42
<i>Nasutitermes rotundatus</i> (Holmgren, 1906)	Nasutitermitinae	1	0.42
<i>Procornitermes lespesii</i> (Müller, 1873)	Nasutitermitinae	12	14.83
<i>Dentispicotermes conjunctus</i> Araujo, 1969	Termitinae	11	5.75
<i>Dihoplotermes inusitatus</i> Araujo, 1961	Termitinae	9	4.17
<i>Orthognathotermes insignis</i> Araujo, 1977	Termitinae	3	0.5
<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen, 1858)	Termitinae	12	23.83

Tabela 2: Parâmetros estimados do modelo máximo, usando modelos linear generalizados misto (glmmPQL). Variável resposta= abundância das espécies de térmitas e variáveis explicativas = ln (área), identidade das espécies e interação entre os termos; distribuição de erros Binomial.

Espécies	Inclinação	t	P
<i>Anoplotermes</i> sp1	ns	0.35	0.72
<i>Anoplotermes</i> sp2	ns	1.36	0.18
<i>Anoplotermes</i> sp3	ns	0.44	0.65
<i>Anoplotermes</i> sp4	ns	1.00	0.31
<i>Anoplotermes</i> sp5	ns	0.61	0.54
<i>Araujotermes caissara</i>	[-]	2.70	0.007
<i>Armitermes euamignatus</i>	ns	1.61	0.1
<i>Cornitermes cumulans</i>	ns	1.31	0.46
<i>Cyrrillotermes cupim</i>	ns	0.73	0.5
<i>Dentispicotermes conjunctus</i>	ns	0.67	0.66
<i>Dihoplotermes inusitatus</i>	ns	0.43	0.66
<i>Diversitermes aporeticos</i>	ns	0.41	0.67
<i>Embiratermes heterotypus</i>	ns	0.80	0.42
<i>Ibitermes curupira</i>	ns	0.80	0.43
<i>Labiatermes labralis</i>	ns	0.22	0.82
<i>Nasutitermes jaraguae</i>	ns	1.72	0.08
<i>Nasutitermes rotundatus</i>	[+]	4.88	<0.00
<i>Neocapritermes opacu</i>	ns	0.006	0.99
<i>Orthognathotermes insignus</i>	[-]	3.88	<0.00
<i>Procornitermes lespesii</i>	ns	0.58	0.56
<i>Ruptitermes</i> sp1	[-]	3.21	<0.00
<i>Syntermes dirus</i>	[-]	4.48	<0.00

ns = não significativo ($P>0.05$), [-]= inclinação negativa ($P<0.05$), [+]= inclinação positiva ($P<0.05$).

Tabela 3: Análise de deviance para presença das espécies de térmitas (Isoptera) em fragmentos florestais, usando modelos linear misto (lme). Variável resposta binária= logit (presença da espécie no fragmento) e variáveis explicativas = ln (número de iscas), ln (área), identidade das espécie e interação entre os termos; distribuição de erros normal.

Fonte de variação	G.L.	den. G.L.	χ^2	P
ln (número de iscas)	1	10	6.43	0.11
ln (Área) (A)	1	230	1.60	0.68
Identidade das espécies (B)	21	230	157.65	<0.0001
Interação (AxB)	21	209	35.56	0.02

ns = não significativo ($P > 0.05$), [-]= inclinação negativa ($P < 0.05$), [+]= inclinação positiva ($P < 0.05$).

Tabela 4: Parâmetros estimados do modelo máximo, usando modelos linear generalizados misto (glmmPQL). Variável resposta binária= presença da espécie no fragmento e variáveis explicativas = ln (número de iscas), ln (área), identidade das espécies e interação entre os termos; distribuição de erros Binomial.

Espécies	Inclinação	t	P
<i>Anoplotermes</i> sp1	ns	0.17	0.86
<i>Anoplotermes</i> sp2	ns	0.27	0.78
<i>Anoplotermes</i> sp3	ns	0.17	0.86
<i>Anoplotermes</i> sp4	ns	0.23	0.81
<i>Anoplotermes</i> sp5	[-]	6.11	<0.00
<i>Araujotermes caissara</i>	ns	0.44	0.65
<i>Armitermes euamignatus</i>	ns	0.18	0.85
<i>Cornitermes cumulans</i>	ns	0.04	0.96
<i>Cyrliliotermes cupim</i>	ns	0.45	0.64
<i>Dentispicotermes conjunctus</i>	ns	0.35	0.72
<i>Dihoplotermes inusitatus</i>	ns	0.27	0.78
<i>Diversitermes aporeticos</i>	ns	0.17	0.86
<i>Embiratermes heterotypus</i>	ns	0.24	0.8
<i>Ibitermes curupira</i>	ns	0.19	0.84
<i>Labiatermes labralis</i>	ns	0.31	0.75
<i>Nasutitermes jaraguae</i>	ns	0.47	0.63
<i>Nasutitermes rotundatus</i>	ns	0.19	0.84
<i>Neocapritermes opacus</i>	ns	0.43	0.66
<i>Orthognathotermes insignus</i>	ns	0.52	0.59
<i>Procornitermes lespesii</i>	ns	0.43	0.66
<i>Ruptitermes</i> sp1	ns	0.48	0.62
<i>Syntermes dirus</i>	ns	0.53	0.59

ns = não significativo ($P>0.05$), [-]= inclinação negativa ($P<0.05$), [+]= inclinação positiva ($P<0.05$).

Alpha and beta diversity in a fragmented landscape do
not determine species-area relationship in termite
communities

CARLA GALBIATI¹, OG DESOUZA² AND JOSÉ H.
SCHOEREDER³

1. Programa de Pós-graduação em Entomologia, UFV; 2. Departamento de Biologia Animal; 3. Departamento de Biologia Geral; Universidade Federal de Viçosa, Viçosa - MG; 36570-000; Brazil.

Corresponding author: José H. Schoereder, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa; Viçosa - MG; Brazil; 36.570-000; jschoere@ufv.br. Phone: +55.31.3899.1668; FAX: +55.31.3899.2537

Artigo submetido à Austral Ecology

Abstract

Several processes may generate the relationship between species richness and area. The relationship between alpha and beta diversity with area may indicate which biological process was involved in a given species-area relationship. In this paper we aimed to test the response of termite species richness to remnant area, testing how alpha and beta diversity vary with remnant area, and which processes may be involved in such relationships. We sampled termites in 12 remnants with areas ranging from 3.21 to 60.63 hectares in Viçosa, Minas Gerais, Brazil. The species area relationship was not confirmed to termites in these remnants, and alpha and beta diversity did not increase with remnant area. The SARs found in termite communities by other authors was attributed to sampling effects. There was no significant relationship between local and regional species richness. Therefore, termite communities were considered saturated. Habitat specialists seem to explain the absence of relationship between alpha and beta diversity with remnant area.

Keywords: Isoptera; local diversity; regional diversity; remnant area; termite species richness.

Introduction

Species-area relationships (SARs) are considered a central subject in community ecology, being represented by positive relationships between species richness and area (Rosenzweig 1995). Such relationships are commonly used to explain why species richness decreases after fragmentation events (Fahrig 2003), although several processes might also influence species richness in remnants. Edge and shape effects, isolation and species invasions may alter the SAR in remnants (DeSouza *et al.* 2001), making the analysis of species richness in remnants more complex.

Several studies have been carried out to explain the processes involved in SARs (Golden & Crist 2000; Cook *et al.* 2002; Triantis *et al.* 2003). These processes may be included in three main classes of explanations: i) sampling effects, ii) area *per se*, and iii) habitat diversity (Schoereder *et al.* 2004). Sampling effects are usually split into sampling artefacts and passive sampling effects. The distinction between these two effects is that the former results from an increase of sampling effort in larger areas, while the latter results from an actual increase of species richness in larger areas (Cam *et al.* 2002). Area *per se* refers to the increase of local species richness (alpha diversity) in larger areas, because the biological processes responsible by species richness regulation change their effects with area increments (Ricklefs & Lovette 1999). Habitat diversity allows the co-occurrence of species that would not co-occur if the habitat were homogeneous, resulting in a higher species turnover (beta diversity) among sites in larger remnants (Rosenzweig 1995).

According to Stevens (1986), the relationship of alpha (α) and beta (β) diversities with area may be used to know the processes that contribute to SARs. A positive relationship between alpha diversity and area would indicate area *per*

se effects, while a positive relationship between beta diversity and area would indicate habitat diversity effects. The same rationale was used by the author to explain the absence of relationships of both diversities with area, which would indicate sampling effects.

However, only determining the relationship between alpha and beta diversities with area does not guarantee the determination of the biological processes involved in SARs (Schoereder *et al.* 2004). Accordingly, the absence of relationship between alpha diversity and area does not necessarily preclude processes related to area *per se* effects. Similarly, homogeneous habitats may produce a positive relationship between beta diversity and area, provided that species have a clumped distribution.

It is necessary, then, to test the relationship of heterogeneity with area, and how organisms respond to heterogeneity, to test habitat diversity effects. To test area *per se* effects, it is necessary to evidence, for instance, how resource abundance varies locally in different areas, how organisms respond to resource abundance variation, and what are the processes involved in local limits of species richness.

A proposed method to study the influence of local processes on species richness is the local-regional richness plot (Srivastava 1999). A positive linear relationship between local and regional species richness indicates the absence of limitations to local richness. On the other hand, an asymptotic relationship indicates that there is a limit to local species richness, and therefore that local processes are relevant to explain this species richness (Soares *et al.* 2001).

The increase of species richness with area is the usual pattern to several taxa (Gascon *et al.* 1999; Moreno & Halffter 2000; Zarette 2000), although there are some papers describing other patterns (see Fahrig 2003). There are few stu-

dies on the response of termites to habitat area and fragmentation, and the data is controversial. DeSouza (1995) found a positive species-area relationship to termites in the Brazilian 'cerrado', but Davies (2002) found no significant relationship in the rainforest of French Guiana. Abensperg-Traun et al. (1996) found no relationship between termite species richness and remnant area. Abensperg-Traun & Smith (1999), collecting four arthropod species, including two termite species, found a positive correlation between species richness and remnant area.

SARs would be expected to occur in termites. Larger areas would support different environments, and in each of these environments a different termite assembly would occur. There is evidence that termite species are resource specialists (DeSouza & Brown 1994; Eggleton & Tayasu 2001; Tayasu *et al.* 2002) and consequently a positive relationship between species richness and remnant area would be produced.

This paper aims to test the response of termite species richness to remnant area, checking how alpha and beta diversity vary with remnant area, and which processes may be involved in such relationships.

Hypotheses tested

If there is a positive relationship between species richness and area, this SAR may be caused by a positive relationship between alpha diversity and area and/or a positive relationship between beta diversity and area. A SAR might occur even in the absence of relationship of alpha and beta diversities with area, which would indicate sampling effects. A positive relationship between alpha diversity and area might indicate that termite species are more extinction-prone in smaller areas, because local processes reduced their populations. This population reduction would increase the probability of demographic constraints and stochasticity.

The increase of beta diversity with area could be determined by the increase of habitat diversity or by the aggregation of individuals (Schoereder *et al.* 2004).

On the other hand, if there was no positive relationship between termite species richness and area, we would expect that both alpha and beta diversity would not vary with area. Or only beta increase with area but change absence relationship between species richness and area. This absence of relationship between alpha diversity and area may indicate that local processes limit species richness. This would result from a saturated community, in which alpha diversity does not increase with regional species richness. The absence of relationship between beta diversity and area might occur due to an absence of relationship between habitat diversity and area, or to an absence of response of termite to habitat diversity.

Methods

Sampling sites

We sampled 12 forest remnants in the semi-deciduous mountain forest of Viçosa (20° 45'S, 42° 50'W), Minas Gerais, Brazil, at 650 m a.s.l., from January to February 2002. Remnant areas ranged from 3.21 to 60.53 ha, and were surrounded by pasture and coffee plantations (Meira Neto & Martins 2000).

Sampling and Identification of Termites

In the centre of each remnant, at 40 m minimum distance from the edge, we established a grid composed by 22 to 418 points proportional to remnant area. These points have been set 5m apart. We set a toilet paper roll (Lafage *et al.* 1973; French & Robinson 1980; Dawes-Gromadzki 2003) in each point, leaving it there for 25 days. To collect samples, we initially divided the grid in quadrats containing four baits, which we called a sampling unit. We randomly selected sampling units, the number of sampling units again proportional to remnant area (one sampling unit per each 3 ha). The use of a proportional sampling is recommended by Schoereder *et al.* (2004) and allows the detection of heterogeneity effects.

We sorted and identified termites to genera and species (or morphospecies) with the help of identification keys, mainly following Mathews (1977) and specific literature referred to by Constantino (1999). The samples were compared with the reference collection of the Laboratory of Termitology (Dept. of Animal Biology, Federal University of Viçosa), and with the help of Reginaldo Constantino (University of Brasília). Voucher specimens were deposited in the reference collection of Laboratory of Termitology.

Spatial scales and the SAR

We considered the total species richness in each remnant as regional species richness, because the probability of encounter between termite species from different remnants is lower than inside remnants. The division between local and regional species richness is usually based on the probability of interactions between individuals (Srivastava 1999). To determine spatial scales in which different processes occur, it is fundamental to consider dispersal abilities of the taxon studied. Termite species have low dispersal mobilities, the winged forms disperse in a distance varying from 400 to 600 m (Mill 1983), and workers cover a larger area when foraging. *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae), for instance, presents one of the largest foraging areas so far reported (8000 m²) (Levings & Adams 1984), which is four smaller than the smallest studies remnant. However, the use of average species richness in the local scale minimises the problems caused by such sampling design.

To test for the existence of a positive relationship between regional species richness and remnant size, we have used a linear regression $\log \times \log$. The natural logarithm of regional species richness in each remnant was the response variable and the natural logarithm of area was the explanatory variable. We used the number of sampling units as a covariable to remove the effects of proportional sampling. According to the suggestions of Schoereder *et al.* (2004), the number of sampling units was entered before the area in the model, in a more conservative design. A third explanatory variable in this model was the interaction term between logarithm of area and the number of sampling units. We used generalised linear models and Poisson errors (Crawley 2002).

Alpha diversity

Small remnants received less sampling units than large remnants, and therefore the estimate of alpha diversity varied with remnant size. In remnants that received only one sampling unit we considered alpha diversity as the total number of species sampled by this unit. In remnants that received more than one sampling unit, alpha diversity was the average of species richness in these sampling units.

To test the relationship between alpha diversity and area, we carried out a regression using the natural logarithm of alpha diversity as response variable and the natural logarithm of area as explanatory variable. To do so we used a linear generalised model and Poisson errors corrected for overdispersion (Crawley 2002).

Beta diversity

To estimate beta diversity similarity indices are usually employed, despite the limitations in their use (Koleff *et al.* 2003). The most used index, Sørensen, gives an exaggerate importance to species occurring in both samples. On the other hand, the Williams index gives less weight to the species occurring in both samples. We have chosen to use the Williams index, because few species occur in more than one sample, and giving more weight to species in common might introduce a bias in the estimate of beta diversity.

We calculated the similarity indices for all pair of sampling units in the remnants with more than one sampling unit, and averaged them to produce one value per remnant.

To test the relationship between beta diversity and area, we carried out a regression using beta index as response variable and natural logarithm of area as explanatory variable. We included the number of sampling units and the interaction between the variables in the model, allowing the removal of these effects from the model. To test beta diversity we used generalised linear models and normal errors (Crawley 2002).

Local-regional plot

In our analyses alpha diversity and local species richness have the same meaning. Regional richness was considered as accumulate species richness within remnant. To test the relationship between local and regional species richness, we carried out a linear regression between these variables, considering that the null model was the absence of relationship, and therefore a saturated pattern (Srivastava 1999; Soares *et al.* 2001). We used a generalised linear model and normal errors (Crawley 2002).

All analyses were carried out under R (Ihaka & Gentleman 1996), followed by residual analyses to verify the suitability of the model and of the error distribution.

Results

We sampled 16 termite species, distributed in 11 genera (Table 1).

Regional species richness did not increase with area ($F_{1,8}=0.68$, $p=0.41$), or with interaction between area and number of sampling units ($F_{1,8}=2.10$, $p=0.15$). Regional species richness, however, responded to the number of sampling units ($F_{1,8}=5.72$, $p=0.02$).

Alpha diversity did not respond to remnant area ($F_{1,10}=2.36$, $p=0.16$), neither did beta diversity (Williams index, $F_{1,6}=1.08$, $p=0.34$).

There was no significant relationship between local and regional species richness ($F_{1,10}=0.1697$, $p=0.6891$), evidencing a saturated plot (Figure 1).

Residual analyses confirmed all results.

Discussion

Our study did not show a positive relationship between termite species richness and area, revealing only a sampling effect on species richness. This means that larger areas do not support more termite species than smaller areas in this environment. Such result may have occurred due to a substitution of lost species with area reduction, or with fragmentation, thereby resulting in a change of species composition. The change in the number of species composing different feeding guilds with fragmentation event may represent this species substitution, and has already been observed in termites (DeSouza & Brown 1994; Davies 2002; Bandeira *et al.* 2003). Nevertheless, the variation of species composition with area must be tested, to evaluate how termite communities respond to fragmentation. These data will be published elsewhere.

Positive SARs have been found to termite communities in the Brazilian cerrado (DeSouza 1995) and *Eucalyptus* forests in Australia (Abensperg-Traun *et al.* 1996). These SARs may have occurred due to sampling effects. We observed an increase of species richness with area, but this increase was considered spurious, because the species richness increase with area has been removed when we considered the number of samples (sampling effect). The variation attributed to sampling effect should be included in the models testing SARs. Several models and data sets are not orthogonal (Crawley 2002), which means that the order of variable inclusion in the model may alter their significance. In the specific case of SARs, Schoereder *et al.* (2004) suggest that it is more appropriate to include the sampling effect term in the model before the area effect term, because it is a more conservative approach.

The hypothesis that sampling effect generated a false SAR in termites seems to be acceptable, because authors who did not increase sampling effort with remnant area did not observe SARs (Abensperg-Traun *et al.* 1996; Davies 2002).

Beta diversity did not increase with area possibly because there was not a habitat diversity increase with remnant area. Because beta diversity may be determined by habitat diversity (Rosenzweig 1995), this would explain the absence of relationship between beta diversity and remnant area.

Nevertheless, if habitat diversity increases with remnant area, as expected (Rosenzweig 1995; Ricklefs & Lovette 1999), there still would be a chance of finding a non-significant relationship between beta diversity and area, if termite beta diversity did not respond to habitat diversity. Habitat diversity was not estimated in the present paper, due to the difficulties to estimate it (Triantis *et al.* 2003) and to find out what are habitats to most termite species (Constantino 1999). Termite species, however, are described as habitat specialists (DeSouza & Brown 1994; Eggleton & Tayasu 2001; Tayasu *et al.* 2002) and therefore it is more acceptable that habitat diversity does not increase with remnant area, than that termite species do not respond to habitat diversity.

Alpha diversity did not increase with area, which means that area *per se* effects did not limit species richness in small remnants. One area *per se* effect is the increase of species local extinction due to a decrease of population size with area, which in turn is caused by a decrease of local carrying capacity. Termites have small home ranges (Abensperg-Traun 2000). *Armitermes obeuntis* (Isoptera: Termitidae), for instance, needs a minimum of 50 m², while *Drepanotermes tamminensis* (Isoptera: Termitidae) needs less than 102 m² (Abensperg-Traun & Smith 1999). *Nasutitermes* species have larger home ranges, occupying areas with vary from 5000 to 8000 m² (Levings & Adams 1984), which are smaller than

the smallest studied remnant (32000 m²). It is possible, therefore, that carrying capacity to termites has been maintained even in small remnants, and resource abundance was not reduced with area.

Alternatively, resource abundance might increase with area, provided that alpha diversity does not respond to resource abundance. It is necessary, therefore, to test the response of termites to resource variation.

There was no relationship between local species richness and regional species richness, which means that the studied community is saturated (Srivastava 1999). In saturated communities, local processes limit local species richness. One of these processes is competitive exclusion, which may locally limit species richness (Cornell & Lawton 1992). Because termites are detritivorous, their resources are possibly very abundant, and competitive exclusion is less probable.

The occurrence of competitive exclusion is difficult to be estimated and there are few evidence of competition in termites, other than in habitats with few nesting sites, as has been observed in *Nasutitermes* in flooded habitats (Levings & Adams 1984; Adams & Levings 1987). In forests, where there are several nesting sites, competition may not limit local species richness.

Saturated local-regional plots may also be caused by a stochastic equilibrium between local colonisation and extinction rates of resident species (Soares *et al.* 2001). Termite species, however, are not expected to have high rates of local colonisation and extinction. They have low dispersion ability (Nutting 1969; Mill 1983), which results in low colonisation rates as the distance between sites increases. The longevity of termite colonies is considered high (20 to 25 years, Abensperg-Traun (2000), and the colonies are sessile, decreasing the chance of high extinction rates.

Another process that may cause saturated local-regional plots is habitat specialisation (Soares *et al.* 2001), which corresponds to a restricted number of species in each site, determined by the degree of specialisation of each species. Fragmentation may change the number of habitats occupied by termite species, which DeSouza & Brown (1994) attributed to habitat specialisation. Termites present preference for food with high nitrogen content (Shellman-Reeve 1994; Eggleston & Tayasu 2001; Tayasu *et al.* 2002), which may be considered a condition to the occurrence of habitat specialist species.

Concluding, the most plausible hypothesis to explain why alpha diversity did not increase with remnant area is habitat specialisation, which is the same hypothesis to explain why beta diversity did not vary. Habitat specialisation may generate sites with different species composition, which may be detected by the increase of beta diversity with habitat diversity. Before testing whether beta diversity responds to habitat diversity, it is necessary to evaluate whether habitat diversity increases with area. Only after these tests it would be possible to confirm habitat specialisation as a determining factor of species richness in termite community.

Acknowledgements

We thank all fieldwork group: O. Rossi, G. S. Bronow, R. Fontanari, R. Constantino, C. R. Ribas, C. F. Sperber and T. G. Sobrinho, who gave several suggestions and amendments. C. Galbiati is supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) grant. O. DeSouza and J. H. Schoederer are supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) grants. The Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) partially supported this research.

References

- Abensperg-Traun, M. (2000). In defence of small habitat islands: Termites (isoptera) in the western australia central wheat belt, and the importance of dispersal power in species occurrence. *Pac. Conserv. Biol.*, 6, 31–39.
- Abensperg-Traun, M. & Smith, G. T. (1999). How small is too small for small animals? Four terrestrial arthropod species in different-sized remnant woodlands in agricultural western Australia. *Biol. Conserv.*, 8, 709–726.
- Abensperg-Traun, M.; Smith, G. T.; Arnold, G. W. & Steven, D. E. (1996). The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the western Australian wheatbelt. I. arthropods. *J. Appl. Ecol.*, 33, 1281–1301.
- Adams, E. S. & Levings, S. (1987). Territory size and population limits in mangrove termites. *J. Anim. Ecol.*, 56, 1069–1081.
- Bandeira, A. C.; Vasconcellos, A.; Silva, M. P. & Constantino, R. (2003). Effects of habitat disturbance on the termite fauna in a highland humid forest in the caatinga domain, Brazil. *Sociobiology*, 4, 117–127.
- Cam, E.; Nichols, J. D.; Hines, J. E.; Saures, J. R.; Alpizar-Jara, R. A. & Flather, C. H. (2002). Disentangling sampling and ecological explanations underlying species-area relationship. *Ecology*, 84, 1118–1130.
- Constantino, R. (1999). Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Pap. Avulsos Zool.*, 40, 387–448.

- Cook, W. M.; Lane, K. T.; Foster, B. L. & Holt, R. D. (2002). Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecol. Lett.*, 5, 619–623.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.*, 61, 1–12.
- Crawley, M. J. (2002). *Statistical Computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, Inc., Baffins Lane.
- Davies, R. G. (2002). Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia*, 133, 233–242.
- Dawes-Gromadzki, T. Z. (2003). Sampling subterranean termite species diversity and activity in tropical savannas: an assessment of different bait choices. *Ecol. Entomol.*, 28, 397–404.
- DeSouza, O. (1995). Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: *Biologia e controle de cupins* (eds. Berti Filho, E. & Fontes, L. R.), FEALQ, Piracicaba. pp. 19–27.
- DeSouza, O. & Brown, V. K. (1994). Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *J. Trop. Ecol.*, 10, 197–206.
- DeSouza, O.; Schoereder, J. H.; Brown, V. K. & Bierregaard Jr, R. O. (2001). A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest* (eds. Bierregaard Jr, R. O.; Gascon, C.; Lovejoy, S. & Mesquita, R.), Yale University Press. pp. 13–21.

- Eggleton, P. & Tayasu, I. (2001). Feeding groups, lifetypes and global ecology of termites. *Ecol. Res.*, 16.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 34, 487–515.
- French, J. R. J. & Robinson, P. J. (1980). Field baiting of some Australian subterranean termites. *Z. Angew. Entomol.*, 90, 444–449.
- Gascon, C.; Lovejoy, T. E.; Bierregaard Jr., R. O.; Malcolm, J. R.; Stouffer, P. C.; Vasconcelos, H. L.; Laurence, W. F.; Zimmerman, B.; Tocher, M. & Borges, S. (1999). Matrix habitat and species in tropical forest remnants. *Biol. Conserv.*, 91, 223–229.
- Golden, D. M. & Crist, T. O. (2000). Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos*, 90, 525–538.
- Grasse, P. P. (1982). *Termitologia*, vol. I. Masson.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. (1996). R: A language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.*, 5, 299–314.
- Koleff, P.; Gaston, K. J. & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.*, 72, 367–382.
- Lafage, J. P.; Nutting, W. L. & Haverty, M. L. (1973). Desert subterranean termites: a method for studying foraging behavior. *Environ. Entomol.*, 2, 954–956.
- Levings, S. C. & Adams, E. S. (1984). Intra- and interspecific in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in Panamanian mangrove forest. *J. Anim. Ecol.*, 53, 705–714.

- Mathews, A. G. A. (1977). *Studies on termites from Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Meira Neto, J. A. A. & Martins, F. R. (2000). Estrutura da Mata da Silvicultura, uma floresta estacional semidecidual Montana no município de Viçosa MG. *Rev. Árv.*, 24, 151–160.
- Mill, A. E. (1983). Observations on Brazilian termite alate swarms and some structures used in the dispersal of reproductives (Isoptera, Termitidae). *J. Nat. Hist.*, 17, 309–320.
- Moreno, C. E. & Halffter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.*, 37, 149–158.
- Nutting, W. L. (1969). Flight and colony foundation. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Wessner, F.), Academic Press, vol. I. pp. 233–282.
- Ricklefs, R. E. & Lovette, J. I. (1999). The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four lesser antillean faunal groups. *J. Anim. Ecol.*, 68, 1142–1160.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University press, Cambridge.
- Schoereder, J. H.; Galbiati, C.; Ribas, C. R.; Sobrinho, T. G.; Sperber, C. F.; DeSouza, O. & Lopes-Andrade, C. (2004). Should we use proportional sampling for species-area studies? *J. Biogeogr.*, 31, 1219–1226.
- Shellman-Reeve, J. S. (1994). Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defence. *J. Anim. Ecol.*, 63, 921–932.

- Soares, S. M.; Schoereder, J. H. & DeSouza, O. (2001). Processes involved in species saturation of ground-dwelling ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Aust. Ecol.*, 26, 187–192.
- Srivastava, D. (1999). Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *J. Anim. Ecol.*, 68, 1–16.
- Stevens, G. C. (1986). Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants. *Am. Nat.*, 128, 35–46.
- Tayasu, I.; Hyodo, F.; Abe, T.; Inoue, T. & Sapin, A. V. (2002). Nitrogen and carbon stable isotope ratios in the sympatric Australian termites, *Amitermes laurensis* and *Drepanotermes rubriceps* (Isoptera: Termitidae) in relation to their feeding habits and the quality of their food materials. *Soil. Biol. Biochem.*, 34, 297–301.
- Triantis, K. A.; Mylonas, M.; Lika, K. & Vardinoyannis, K. (2003). A model for the species-area-habitat relationship. *J. Biogeogr.*, 30, 19–27.
- Zanette, L. (2000). Fragment size and demography of an area-sensitive songbird. *J. Anim. Ecol.*, 69, 458–470.

Table 1: Occurrence species of termites the sampled remnants. Viçosa, MG, Brazil.

Species	Subfamily
<i>Anoplotermes</i> sp1	Apicotermatinae
<i>Anoplotermes</i> sp2	Apicotermatinae
<i>Anoplotermes</i> sp3	Apicotermatinae
<i>Anoplotermes</i> sp4	Apicotermatinae
<i>Ruptitermes</i> sp1	Apicotermatinae
<i>Araujotermes caissara</i> Fontes, 1982	Nasutitermitinae
<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar, 1832)	Nasutitermitinae
<i>Diversitermes aporeticos</i> Mathews, 1977	Nasutitermitinae
<i>Embiratermes heterotypus</i> (Silvestre, 1901)	Nasutitermitinae
<i>Ibitermes curupira</i> Fontes, 1985	Nasutitermitinae
<i>Nasutitermes jaraguæ</i> (Holmgren, 1910)	Nasutitermitinae
<i>Nasutitermes rotundatus</i> (Holmgren, 1906)	Nasutitermitinae
<i>Procornitermes lespesii</i> (Müller, 1873)	Nasutitermitinae
<i>Dentispicotermes conjunctus</i> Araujo, 1969	Termitinae
<i>Dihoplotermes inusitatus</i> Araujo, 1961	Termitinae
<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen, 1858)	Termitinae

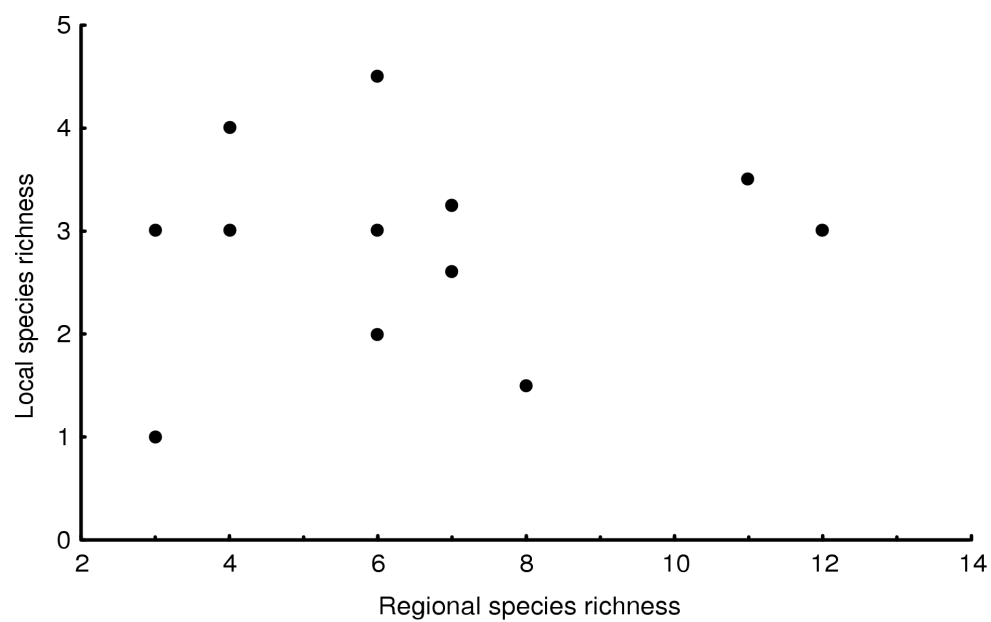


Figure 1: Local species richness of termites in relation to regional richness, normal error distribution. Each dot corresponds to the number of termite species in remnants.

Termite Species Richness Determinants: Heterogeneity or Productivity?

Ana P. A. Araújo¹, Carla Galbiati¹ and Og DeSouza²

1. Programa de Pós-graduação em Entomologia, UFV; 2. Departamento de Biologia Animal, Viçosa - MG; 36570-000; Brazil.

Corresponding author: Ana P. A. Araújo, Pós-graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa; Viçosa - MG; Brazil; 36.570-000; ana@insecta.ufv.br.
Phone: +55.31.3899.2532; FAX: +55.31.3899.2537

Artigo submetido ao Journal of Biogeography

Abstract

Several papers indicate that environmental heterogeneity and productivity may determine species richness in biological communities. In this paper, we verified whether: i) environmental heterogeneity increased species richness of termites and ii) termite richness was highest at intermediate levels of productivity. Termite communities were collected in nine transects in the Ibitipoca State Park, Brazil. Environmental heterogeneity was estimated using the coefficient of variation of the following environmental parameters: litter biomass (g), volume of fallen logs (cm³), and proportion of clay + silt in the soil, in each transect. We measured each of these parameters in eight sets inside each transect and calculated the mean and their variance to obtain the CV. Productivity was estimated using average amount of litter biomass and volume of fallen logs in each transect. Multiple linear regression analyses were carried out to test the relationship of: i) species richness with parameters used as surrogates of environmental heterogeneity and, ii) species richness with amount of litter biomass and volume of fallen logs (surrogates of productivity). Termite species richness did not increase with heterogeneity and decreased with the increase of productivity. Our results suggest that termites may not detect environmental heterogeneity variation and that there is a hump-shaped curve for termite species richness and productivity. Predation and a decrease in essential resources could be hypotheses to explain local termite species richness.

Keywords: species richness, Isoptera, litter, resource amount, biomass.

Introduction

The main objective of community ecology is to explain why some communities have more species than others (MacArthur 1972). The processes that regulate communities result in changes in species richness and occur in local and regional scales. Species richness in local scale might be regulated by environmental heterogeneity, productivity and biological interactions (Cornell & Lawton 1992; Tilman & Pacala 1993; Chesson 2000). In regional scale, species richness may be influenced by colonisation, which can reflect in different species composition among sites (Ricklefs & Lovette 1999).

Environmental heterogeneity may be determined by resource amount and distribution and higher heterogeneity may increase the chance of co-occurrence of species with different ecological needs in a single habitat (Rosenzweig 1995). The positive relationship between species richness and environmental heterogeneity is a usual pattern found in several species (Calmé & Desrochers 2000; Ribas *et al.* 2003; Fahrig 2003; Storch *et al.* 2003), and may be caused by the occurrence of specialists and the reduction of competition. Specialist species have a higher probability to find and use resources in heterogeneous habitats (Ricklefs & Lovette 1999). Furthermore, the increase of heterogeneity can result in lower competitive exclusion than in homogeneous habitats, because generalist species may use resources less explored, reducing competition (Giller 1996; Sulkava & Huhta 1998). Therefore, the reduction in negative interactions may decrease the chance of extinction of some species (DeSouza *et al.* 2001).

Even though the positive relationship between species richness and heterogeneity is well described in some communities, in termite communities this pattern was not tested. Most termite species, especially in the Neotropics, have not been studied, and ecological information about them is scarce. Other ter-

mite species do not have their taxonomical status defined yet (Constantino 1999). Consequently, resources and habitats for several of these species have not been identified. Due to these difficulties in habitat definition, a way of estimating environmental heterogeneity is measuring variation in resource distribution (Lundholm & Larson 2003).

Another local process that might determine species richness is the primary productivity of ecosystem (Rosenzweig & Abramsky 1993). Species richness usually peaks at intermediate levels of productivity (Rosenzweig & Abramsky 1993; Schmid 2002). With the initial increase of productivity, species richness increases because the amount of resource becomes larger, allowing the co-occurrence of more species. Species richness attains its maximum number in intermediate productivity, above which it reduces with further increases of productivity. Nine hypotheses were put forward to explain these decrease phase of the pattern (Rosenzweig & Abramsky 1993), and for termites the most probable may be: i) some resources may be under the minimal availability limit to permit occurrence of some species; ii) some species may experience a increase in their population, resulting in competitive exclusion, and iii) the predation control effect might become higher.

Usually, environmental productivity is estimated by using the potential evapotranspiration, but the amount of biomass in a given unit of area has also been used as an estimate of productivity (Mittelbach *et al.* 2001; Groner & Novoplansky 2003). The increase in the amount of litter biomass can represent more available resources to termites, because they feed on cellulose at different degrees of decomposition (Wood 1978; Tayassu *et al.* 1997; Donovan *et al.* 2001). Eggleton *et al.* (1994) and Abensperg-Traun (2000) found a positive relationship between termite species richness and productivity, measured as tree density, and the de-

creasing phase that characterises the hump-shaped pattern of species richness with productivity has not been observed in termites.

We aimed to verify whether termite species richness respond to environmental heterogeneity and productivity, testing the hypotheses that: i) an increase of environmental heterogeneity results in a larger number of termite species and, ii) there is a hump-shaped curve of termite species richness with the increase of productivity.

Methods

Study site

The study was carried out at Ibitipoca State Park, in the municipality of Lima Duarte, Minas Gerais State, Southeastern Brazil. The Park is located between the plateaus of Itatiaia and Andrelândia (21° 40' to 21° 43' S, and 43° 52' to 43° 54' W), with altitude varying from 1050 to 1784 m, but between the transects sampled variation was lower (1215 to 1379 m). The vegetation is classified as Upper Montana (Atlantic) Rain Forest, whose trees present lower stature (15-25 m). The site is composed mainly by rocky grasslands and woodlands areas (Carvalho *et al.* 2000).

Sampling

Nine 71 × 2 m transects were marked within Ibitipoca State Park. Eight subplots 1 × 2 m (width of the transect) were marked within each transect, evenly spaced by 9 m. Termite sampling was performed one subplot at a time, by one person for about 20 min, so that the whole transect was sampled in 90 min by two people. Termites were collected with the aid of entomological forceps, in litter, fallen logs and branches, throughout the whole surface of the subplot. In addition, one soil core was scanned in each subplot, to improve chances of finding termites. Sampling took place from 27 to 29 June 2003, at daylight from 08:00 h. This is within the dry season (winter) in the region. Specimens were preserved in 80% alcohol, labelled, and subsequently identified to genera and species (or morphospecies), mainly following Mathews (1977) and specific literature referred to by Constantino (1999). Genera were classified in guilds according to suggestion by Gontijo & Domingos (1991), Constantino (1999) and Davies (2002). Iden-

tifications were confirmed using the collection of the Laboratory of Termitology of the Universidade Federal de Viçosa, where voucher specimens were deposited.

In order to characterise each transect according to its habitat heterogeneity and productivity, environmental variables were recorded at the same subplots as the termites. Variables chosen were litter biomass, volume of fallen logs, and percentage of clay+silt in the soil (%). Such variables were chosen due to their known effect on termite species richness (DeSouza 1995; Davies 2002). From the perspective of termites, such environmental parameters represent food and shelter simultaneously, and we considered them suitable basis for the estimation of habitat heterogeneity and productivity.

Litter from an area of 0.5×0.5 m randomly within each subplot was collected, packed in paper bags and oven-dried at 70°C for 72 hours, being then weighted in a three-digits precision scale. Volume of all fallen logs (circumference exceeding 15 cm) found within the subplot was estimated by multiplying log's area (r) by its length (h) ($\pi r^2 h$). One soil core ($15 \times 15 \times 2$ cm; width $\times$ depth $\times$ thickness) was extracted randomly within each subplot, air dried and taken to the Laboratory of Soil Physics at Federal University of Viçosa, where textural analyses proceeded. Soil particles (clay, silt, fine and coarse sand) were segregated by adding NaOH 0,1 mol/L to 10g of soil, leaving it to rest for 16 h, and then shaking it for 10 min.

Habitat heterogeneity was estimated by the coefficient of variation (CV) (Elliot 1977) of each environmental parameter in each transect. The coefficient of variation is defined as the ratio between the variance and its mean, and is used to evaluate the degree of variability of a data series. The higher the CV, the higher the variability and larger spacial aggregation resource. A data series here is the array composed by the readings of a given environmental variable (e.g. litter biomass)

in each subplot ($n=8$), including zeros. Therefore, habitat heterogeneity for each transect was characterised by three independent CVs: one for litter biomass, other for volume of fallen logs, and another for percent of clay+silt.

Environmental productivity was estimated by taking the average of the readings for litter biomass (g/cm), and the readings for the volume of fallen logs (cm^3/m), in all subplots within a transect. Therefore, environmental productivity for each transect was characterised by two independent averages: one for litter biomass and another for volume of fallen logs.

Statistical Analyses

To test the existence of a positive relationship between species richness (= number of species) and habitat heterogeneity, we performed multiple linear regression, with species richness as the response variable and CV of the following parameters as explanatory variables: litter biomass (x_1), proportion of clay+silt in soil (x_2) and volume of fallen logs (x_3).

To investigate the existence of the hump-shaped curve between species richness (y) and environmental productivity, we checked for the existence of a quadratic model ($y = ax_1 + bx_1^2 + cx_2 + dx_2^2$) whose explanatory variables were the mean litter biomass (x_1) and mean surface of fallen logs (x_2) for each transect. A quadratic equation is the most parsimonious statistical model for a hump-shaped relationship. All the analyses were carried out using generalised linear models and Poisson errors (Crawley 2002), and were performed under R (Ihaka & Gentleman 1996), followed by residual analyses to verify error distribution and suitability of the models employed.

Results

We collected 15 termite species belonging to 11 genera, with 73.33% species from the soil feeder guild (11 species), 20% from the wood feeder guild (three species) and 6.7% from the litter feeder guild (one species) (Table 1).

Termite species richness did not respond to CV of litter biomass, fallen logs volume and proportion of clay + silt (surrogates of heterogeneity) (Table 2).

We observed a negative relationship between species richness and litter biomass (surrogate of productivity) (Figure 1), and species richness did not respond to fallen logs volume (another surrogate of productivity) (Table 3).

Discussion

Termite species richness did not respond to any of parameters used as environmental heterogeneity indicators (Table 2). However, there is evidence that environmental heterogeneity may be a determinant of termite species richness (DeSouza & Brown 1994). Eggleton *et al.* (1997) observed an increase in termite species richness at sites that probably have higher heterogeneity. Consequently, in this paper, we expected to find a positive relationship between species richness and environmental heterogeneity (CV) because the increase in CV can characterise a higher number of different microhabitats within each transects. Lundholm & Larson (2003) found a positive relationship between plant species richness and the CV of soil depths. In the study sites may have different soil depths because altitude gradient that may determinate by plant richness and termite richness too. The absence of relationship between termite species richness and heterogeneity in this paper can be explained by three hypotheses: i) the parameters used as heterogeneity estimates were not habitats for termites; ii) termites did not detect the variation in resource distribution (Tews *et al.* 2004); and iii) competition did not limit termite species richness.

The hypothesis that the parameters measured in this paper were not habitat to termites is the less probable, because some of the parameters used as heterogeneity surrogates (fallen logs and soil texture) have already been registered as determinants of termite species richness guilds (DeSouza 1995; Davies 2002). Besides, most species sampled were soil feeders and soil texture and litter biomass were used as estimates of heterogeneity. Soil seems to represent an important habitat dimension for termites because a soil richer in clay may determine the number of soil species, because clay allows the construction of resistant nests that may be protected against predation and fire (Deligne *et al.* 1981; Abensperg-

Traun & Milewski 1995; DeSouza *et al.* 2003). The higher litter biomass may cause an increase in humidity (Sosa *et al.* 2003) that may indirectly influence the soil feeder guild.

The second explanatory hypothesis to our results is related to the inability of termites to detect heterogeneity. This may have occurred due to a low variation of CVs or because CV is not an efficient measurement of environmental heterogeneity. In this paper we collected sandy soil in all transects, indicating that proportion of clay in relation to other soil particles was maintained relatively constant among transects. Therefore, if clay represents an important factor to determine species richness, then this may not have been observed due to the small variation in amount of clay among transects.

The absence of relationship between species richness and heterogeneity might finally be explained due to an absence of competition. If competition strongly regulates termite species richness, then we expected that the number of species would increase with heterogeneity. DeSouza *et al.* (2003) showed that termites did not respond to fire disturbance and they suggested that competition might be an unimportant factor in termite species regulation, which allows niche overlapping when available resources are reduced. Therefore, we consider that the absence of competition is the most probable explanation for the absence of relationship between species richness and heterogeneity.

Alternatively, heterogeneity may actually not determine local species richness, although in larger spatial scales we can detect a positive relationship, because species composition may change among locals (Tews *et al.* 2004). Environmental heterogeneity might create distinct patches with different species composition resulting in the increase of regional species richness. Eggleton *et al.* (1995)

suggested that changes in species composition could be determined by habitat heterogeneity.

A positive relationship between termite species richness and productivity has already been observed in a regional scale (Eggleton *et al.* 1994), but we have found a negative relationship in a local scale. These different results can be due the spatial scales, as suggested by Chase & Leibold (2002). These authors expected to find a positive relationship between species richness and productivity at the regional scale and a hump-shaped curve at the local scale, the usual pattern observed. Chase & Leibold (2002) justified that the relationship in regional scale may be caused by changes in species composition, which add new species to the regional pool. However, Abensperg-Traun (2000) observed a positive relationship between number of termite species and productivity (measured as number of trees) in a local scale, in the same scale in which we found the negative relationship. These contradictory results seem to confirm the existence of a hump-shaped curve for species richness versus productivity, if we considered that we measured the opposite extreme of productivity of Abensperg-Traun (2000).

The negative relationship between species richness and productivity (Figure 1) may be explained by three hypotheses: i) the increase in amount of litter biomass favours the increase of some termite populations resulting in competition, mainly by territory; ii) when the available litter increased, other resources decreased, limiting the occurrence of some species; and iii) the increase of litter biomass favours the increase of the predation control effect.

The first hypothesis to explain the negative relationship between species richness and productivity is competitive exclusion. We expected that termite species richness increase with litter biomass because habitats with more litter biomass would contain a more microhabitats and higher humidity is maintained.

Moreover, nutrient cycling is quicker in locals with higher humidity, as suggested by Davies (2002), although there is no evidence to confirm this supposition. Therefore, sites with more litter would represent favourable sites to the construction of termite foraging galleries, which help in protection against desiccation and increase food supply (humus). In intermediate levels of productivity, number of species is maximal and may be maintained because there is co-existence of species with different ecological needs. Above this intermediate level of productivity, number of species decrease because would occur an increase in the population of some species, resulting in competitive exclusion. However, there is evidence that competition did not limit termite species. DeSouza *et al.* (2003) observed that termites did not respond to fire disturbance and they suggested that this absence of response results from low competition in termites. Although competition is usually cited as a mechanism that determines species richness in several communities (Tilman & Pacala 1993; Shurin & Allen 2001). Even when competition occurs, species may not be eliminated by this factor (Huxel & Hastings 1998). Therefore, we considered less likely the hypothesis that termite species richness is limited by competition. However, it is necessary to test this hypothesis because some papers did not show a relationship between termite competition and the amount of available resources (Abe & Darlington 1985; Wood & Lee 1971).

Another hypothesis to explain the negative relationship between species richness and productivity is the availability of resources. Species richness can be decreased because some essential resources were restricted below the minimal level to occurrence of these species (Tilman & Pacala 1993). The decrease in abundance of these species would result in species extinction due to the reach of minimal viable population size (DeSouza *et al.* 2001). In the present paper, the observed negative relationship between species richness and litter biomass

could be due to limitation in essential resources to some termite species. Therefore, termites can be limited by scarcity of some resources, which in turn decrease with increase in litter biomass. Termites are detritivores and are controlled by the speed of rate of resource regeneration (DeSouza & Brown 1994), thus they would experience abundance of resources, but may be limited by essential resources. There is evidence that some termite species are specialists, using specific resources, as *Termes* has preference by wood (Mathews 1977) and *Altantitermes* by organic material (Constantino & DeSouza 1997). These three genera were sampled in the present paper. Therefore, we accepted that scarcity in essential resources might reduce termite species richness, particularly of specialists.

Alternatively, the negative relationship between species richness and productivity may be caused because the amount of resource increase would contribute to population growth of other species, as predators. The increase in termite predation risk can occur in sites that have more litter biomass, causing decrease in termite species richness. Ants are important termite predators (Hölldobler & Wilson 1990), and they are the principal invertebrate group of predators occurring in litter (Novotny *et al.* 1999). Campos *et al.* (2003) observed that ant species richness increases with litter biomass, probably due to a larger availability of resources to ants. Therefore, we considered that the increase of litter biomass might be favouring the increase of the number of ant species, which in turn resulted in an increase in termite predation. If the hypothesis that more litter biomass support more ant predators of termites were true, then we expect that the decrease of litter feeders guild would be more accentuate than of soil feeders, although litter feeders are less seldom representative of species composition (DeSouza & Brown 1994; Davies 2002). This result is expected because litter species forage above soil, which make them more susceptible to predation risk. Because litter feeder

guild has a little occurrence in the present paper (only 1 species), we considered this hypothesis more acceptable than the other two, .

Concluding, spatial scale seems to influence how species richness relates with heterogeneity and productivity, due to the scale interference in species composition among sites. Our results demonstrated that termite species richness was not determined by environmental heterogeneity, as measured by the CV of parameters chosen. This absence of relationship may be due to the heterogeneity estimate used, which may not be detected by termite species, or because variation of available habitats types may be more important than variation in spatial amount of resources in a single habitat. This was the first time that a negative relationship between species richness and productivity was observed in termites. We suggest that hump-shaped curve as the relationship of termite species richness and productivity, and this negative patch the pattern may be explained by the increase in predation risk and by the decrease in essential resources.

Acknowledgements

We thank T. Guerra-Sobrinho, L. Bacci, C. R. Ribas, C. F. Sperber and J. H. Schoereder for constructive comments and revision of manuscript. This paper was produced in Ecologia de Insetos and Ecologia de Comunidades disciplines, in Programa de Pós-graduação em Entomologia, da Universidade Federal de Viçosa, MG, Brazil. A. P. A. Araújo and C. Galbiati are supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) grants and O. DeSouza is supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) grant.

References

- Abe, T. & Darlington, J. P. E. C. (1985). Distribution and abundance of a mound-building termite, *Macrotermes michaelseni*, with special reference to its subterranean colonies and ant predators. *Physiol. Ecol. Jpn*, 22, 59–74.
- Abensperg-Traun, M. (2000). In defence of small habitat islands: Termites (isoptera) in the western australia central wheat belt, and the importance of dispersal power in species occurrence. *Pac. Conserv. Biol.*, 6, 31–39.
- Abensperg-Traun, M. & Milewski, A. V. (1995). Abundance and diversity of termites (Isoptera) in unburnt versus burnt vegetation at the Barres in Mediterranean western Australia. *Aust. J. Ecol.*, 20, 413–417.
- Calmé, S. & Desrochers, A. (2000). Biogeographic aspect of the distribution of bird species breeding in Québec's peatlands. *J. Biogeogr.*, 27, 725–732.
- Campos, R. B. F.; Schoereder, J. H. & Sperber, C. F. (2003). Local determinants of species richness in litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 41, 357–367.
- Carvalho, L. M. T.; Fontes, M. A. L. & Oliveira-Filho, A. T. (2000). Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca range, south-eastern Brazil. *Plant. Ecol.*, 149, 9–22.

- Chase, J. M. & Leibold, M. A. (2002). Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–429.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–366.
- Constantino, R. (1999). Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Pap. Avulsos Zool.*, 40, 387–448.
- Constantino, R. & DeSouza, O. (1997). Key to the soldiers of *Atlantitermes* Fontes 1979, with a new species from Brazil (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Trop. Zool.*, 10, 205–213.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.*, 61, 1–12.
- Crawley, M. J. (2002). *Statistical Computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, Inc., Baffins Lane.
- Davies, R. G. (2002). Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia*, 133, 233–242.
- Deligne, J.; Quennedey, A. & Blum, M. S. (1981). The enemies and defense mechanisms of termites. In: *Social Insects* (ed. Hermam, H. R.), Academic Press, London, vol. II. pp. 1–76.
- DeSouza, O. (1995). Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: *Biologia e controle de cupins* (eds. Berti Filho, E. & Fontes, L. R.), FEALQ, Piracicaba. pp. 19–27.

- DeSouza, O.; Albuquerque, L. B.; Tonello, V. M.; Pinto, L. P. & Reis-Junior, R. (2003). Effects of fire on termite generic richness in a savanna-like ecosystem ('cerrado') of central Brazil. *Sociobiology*, 42, 639–649.
- DeSouza, O. & Brown, V. K. (1994). Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *J. Trop. Ecol.*, 10, 197–206.
- DeSouza, O.; Schoereder, J. H.; Brown, V. K. & Bierregaard Jr, R. O. (2001). A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In: *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest* (eds. Bierregaard Jr, R. O.; Gascon, C.; Lovejoy, S. & Mesquita, R.), Yale University Press. pp. 13–21.
- Donovan, S. E.; Eggleton, P. & Bignell, D. E. (2001). Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecol. Entomol.*, 26.
- Eggleton, P.; Bignell, D. E.; Sands, W. A.; Waite, B.; Wood, T. G. & Lawton, J. H. (1995). The species richness of termite (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo forest reserve, Southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.*, 11, 85–98.
- Eggleton, P.; Homathevi, R.; Jeeva, D.; Jones, D. T.; Davies, R. G. & Maryati, M. (1997). The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in sabah, east malaysia. *Ecotropica*, 3, 119–128.
- Eggleton, P.; Williams, P. H. & Gaston, K. J. (1994). Explaining global termites diversity: productivity or history? *Biol. Conserv.*, 3, 318–330.
- Elliot, J. M. (1977). *Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biol. Assoc., Ambleside.

- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 34, 487–515.
- Giller, P. S. (1996). The diversity of soil communities, the poor mans tropical rainforest. *Biol. Conserv.*, 5, 135–168.
- Gontijo, T. A. & Domingos, D. J. (1991). Guild distribution of some termites from cerrado vegetation in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 7, 523–529.
- Groner, E. & Novoplansky, A. (2003). Reconsidering diversity-productivity relationships: directness of productivity estimates matters. *Ecol. Lett.*, 6, 695–699.
- Huxel, G. & Hastings, A. (1998). Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. *J. Anim. Ecol.*, 67, 446–453.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Belknap Press, Cambridge.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. (1996). R: A language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.*, 5, 299–314.
- Lundholm, J. T. & Larson, D. W. (2003). Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Eco-graphy*, 26, 715–722.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York.
- Mathews, A. G. A. (1977). *Studies on termites from Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Mittelbach, G. G.; Steiner, C. F.; Scheiner, S. M.; Gross, K. L.; Reynolds, H. L.; Waide, R. B. and Willig, M. R.; Dodson, S. I. & Gough, L. (2001). What is the

- observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Novotny, V.; Basset, Y.; Auga, J.; Boen, W.; Dal, C.; Drozd, P.; Kasbal, M.; Isua, B.; Kutil, R.; Manumbor, M. & Molem, K. (1999). Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Aust. J. Ecol.*, 24, 477–483.
- Ribas, C. R.; Schoereder, J. H.; Pic, M. & Soares, S. M. (2003). Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Aust. Ecol.*, 28, 305–314.
- Ricklefs, R. E. & Lovette, J. I. (1999). The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four lesser antillean faunal groups. *J. Anim. Ecol.*, 68, 1142–1160.
- Rosenzweig, M. & Abramsky, Z. (1993). How are diversity and productivity related? In: *Species diversity in ecological communities - Historical and geographical perspectives* (eds. Ricklefs, R. E. & Schluter, D.), Chicago Press. pp. 52–65.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University press, Cambridge.
- Schmid, B. (2002). The species richness-productivity controversy. *Trends. Ecol. Evol.*, 17, 113–114.
- Sekamatte, B. M.; Ogenga-Latigo, N. & Russel-Smith, A. (2003). Effects of maize-legume intercrops on termite damage to maize, activity of predatory ants and maize yields in Uganda. *Crop. Prot.*, 22, 87–93.

- Shurin, J. B. & Allen, E. G. (2001). Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *Am. Nat.*, 158, 624–637.
- Sosa, E. G.; Thony, J. L.; Braud, I. & Vauclin, M. (2003). Laboratory evidence of evaporation decrease induced by a natural litter. *Ing. Hidraul. Mex.*, 18, 15–19.
- Storch, D.; Sizling, A. L. & Gaston, K. J. (2003). Geometry of the species-area relationship in central European birds: testing the mechanisms. *J. Anim. Ecol.*, 72, 509–519.
- Sulkava, P. & Huhta, V. (1998). Habitat patchiness affect decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor. *Oecologia*, 116, 390–396.
- Tayassu, T.; Abe, T.; Eggleton, P. & Bignell, D. E. (1997). Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of tropic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. *Ecol. Entomol.*, 22, 343–351.
- Tews, J.; Brose, U.; Grimm, V.; Tielbörger, K.; Wichmann, M. C.; Scjwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.*, 31, 79–92.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. In: *Species diversity in ecological communities* (eds. Ricklefs, R. E. & Schluter, D.), The University of Chicago Press, Chicago. pp. 13–25.
- Wood, T. G. (1978). Food and feeding habits of termites. In: *Production ecology of ant and termites*, University press, Cambridge. pp. 55–80.
- Wood, T. G. & Lee, K. E. (1971). Abundance of mounds and competition among colonies of some australian termite species. *Pedobiologia*, 11, 341–366.

Table 1: Termite species, with respective guilds, sampled in the State Park of Ibitipoca, MG, Brazil. Species classified in guilds according suggestion by cited authors

Species	Genera	Guild
<i>Anoplotermes</i> sp1	<i>Anoplotermes</i>	soil (Davies 2002)
<i>Anoplotermes</i> sp3		
<i>Anoplotermes</i> sp5		
<i>Araujotermes caissara</i> Fontes,1982	<i>Araujotermes</i>	soil (Davies 2002)
<i>Atlantitermes</i> sp	<i>Atlantitermes</i>	soil (Davies 2002)
<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar, 1832)	<i>Cornitermes</i>	wood (Davies 2002)
<i>Curvitermes</i> sp	<i>Curvitermes</i>	soil (Gontijo & Domingos 1991)
<i>Dentispicotermes conjunctus</i> Araujo, 1961	<i>Dentispicotermes</i>	soil (Davies 2002)
<i>Diversitermes</i> sp	<i>Diversitermes</i>	wood (Gontijo & Domingos 1991)
<i>Grigiotermes</i> sp1	<i>Grigiotermes</i>	soil (Constantino 1999)
<i>Grigiotermes</i> sp2		soil (Constantino 1999)
<i>Nasutitermes</i> sp2	<i>Nasutitermes</i>	wood (Davies 2002)
<i>Neocapritermes</i> sp	<i>Neocapritermes</i>	soil (Davies 2002)
<i>Termes</i> sp	<i>Termes</i>	soil (Davies 2002)
<i>Velocitermes</i> sp	<i>Velocitermes</i>	litter (Davies 2002)

Table 2: Results of analysis of deviance of the maximal model checking the relationship between termite (Isoptera) species richness (y-var) and surrogates of heterogeneity (x-vars): CV of litter biomass, fallen logs volume, and proportion of silt + clay, using generalized linear models and Poisson errors.

Source	d.f.	Deviance	F	P
Model	3	5.07	7.70	0.16
Litter Biomass	1	1.30	1.30	0.25
Silt + clay	1	0.08	0.08	0.78
Fallen logs	1	3.69	3.69	0.06
Error	5	2.83		
Total	8	7.91		

Table 3: Results of analysis of deviance of the maximal model checking the relationship between termite (Isoptera) species richness (y-var) and surrogates of productivity (x-vars): fallen logs volume and litter biomass, using generalized linear models and Poisson errors.

Source	d.f.	Deviance	F	P
Model	1	4.08	4.08	0.04
(Litter Biomass) ²	1	0.01	0.01	0.90
Fallen logs ²	1	0.002	0.002	0.96
Litter Biomass	1	4.08	4.08	0.04
Fallen logs	1	0.09	0.09	0.76
Error	7	3.72		
Total	8	7.91		

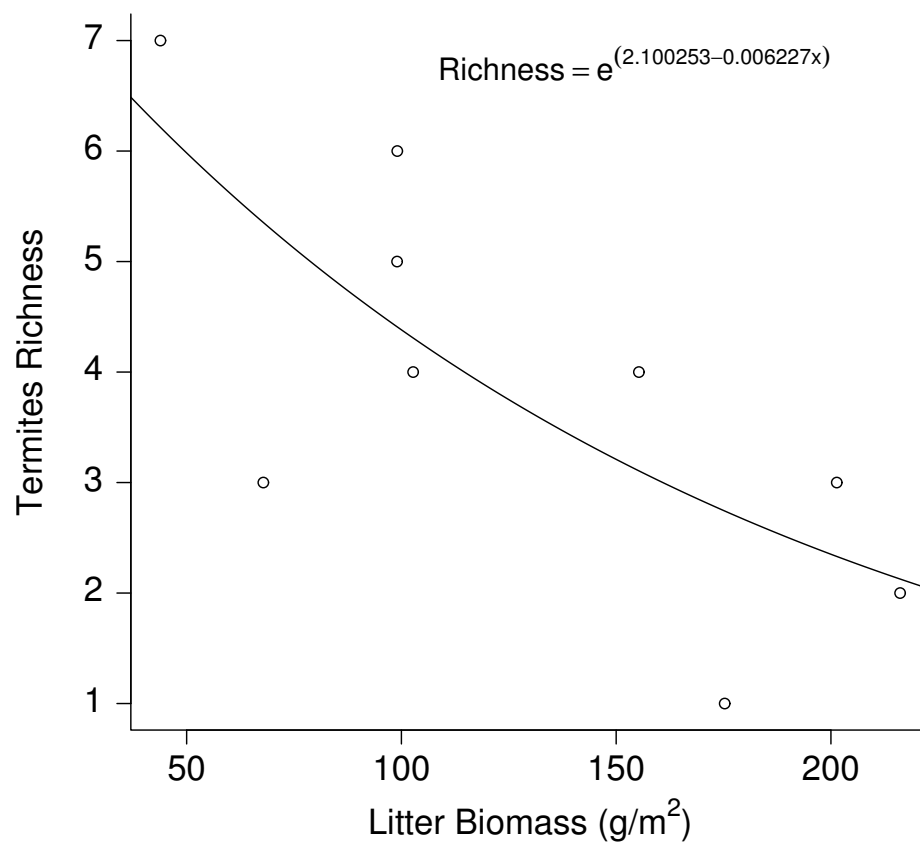


Figure 1: Relationship between termite (Isoptera) species richness and amount of litter biomass ($F_{1,7} = 4.08$, $P = 0.04$), in State Park of Ibitipoca, MG, Brazil. Poisson errors. Each dot corresponds of the total number of termites species in transect.

Conclusões Gerais

A riqueza de térmitas foi resistente à fragmentação de habitat já que essa não reduziu com a área do remanescente florestal. Isso pode ser porque para a maioria das espécies não houve maior chance de extinção com a redução da área, o que foi confirmado, já que abundância das espécies também não foi reduzida com a área. Por outro lado, a riqueza de térmitas foi positivamente relacionada com o efeito amostral, o que pode confirmar a hipótese da amostragem passiva. Desta forma, pode ser que a área mínima viável para a manutenção da riqueza de térmitas tenha sido mantida após a fragmentação.

A ausência de relação entre a riqueza de espécies local e regional indica que a comunidade de térmitas foi saturada, sendo regulada por fatores locais. Desta forma, a especialização de habitat é o mecanismo mais provável para explicar a regulação da riqueza de térmitas.

A riqueza de térmitas não respondeu à variação na abundância de recursos (heterogeneidade) localmente, porque não houve variação na heterogeneidade ou as variáveis usadas para mensurar a heterogeneidade não representaram habitat para térmitas. Por outro lado, a quantidade de recurso (produtividade ambiental) determinou a riqueza de espécies. Esse resultado sugere que os processos que estão limitando a riqueza local podem ser devido às interações negativas (predação e competição) ou à limitação de recursos essenciais.

A riqueza de espécies e a abundância de térmitas devem ser relacionadas com os processos mencionados anteriormente, investigando mecanismos que podem determinar a estrutura da comunidade, como a predação, competição e especialização de habitat. A composição de espécies também merece ser investigada, uma vez que a riqueza pode aumentar em uma escala global devido a processos que alteram a composição localmente.