

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

EDGAR LEOPOLDO KUHN CORRÊA

**ESTRUTURA DAS COMUNIDADES E NICHOS TÉRMICOS DE FORMIGAS EM
MOSAICOS CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL**

PORTO ALEGRE
2022

PÓS-GRADUAÇÃO - STRICTO SENSU



Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

**ESTRUTURA DAS COMUNIDADES E NICHOS TÉRMICOS DE FORMIGAS
EM MOSAICOS CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL**

EDGAR LEOPOLDO KUHN CORRÊA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
Av. Ipiranga 6681 – Caixa Postal 1429
Fone: (51) 3320-3500
CEP: 90619-900 Porto Alegre – RS
Brasil
2022

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

**ESTRUTURA DAS COMUNIDADES E NICHOS TÉRMICOS DE FORMIGAS
EM MOSAICOS CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada como
requisito para a obtenção do
grau de Mestre pelo Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução da Biodiversidade da
Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul.

EDGAR LEOPOLDO KUHN CORRÊA

Orientador: Dr. Pedro Maria de Abreu Ferreira

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL 2022

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

**ESTRUTURA DAS COMUNIDADES E NICHOS TÉRMICOS DE FORMIGAS
EM MOSAICOS CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada como
requisito para a obtenção do
grau de Mestre pelo Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução da Biodiversidade da
Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul.

Aprovado em: ____ de _____ de _____.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Porto Alegre

2022

RESUMO

A teoria do nicho está relacionada com a montagem de comunidades biológicas no tempo e no espaço. As condições de hábitat específicas de cada ecossistema, bem como sua dinâmica ao longo do tempo evolutivo, definem a comunidade estabelecida em termos de composição de espécies e de características funcionais. Campos e florestas formam mosaicos na paisagem do sul do Brasil desde o final da última era glacial, e diferem quanto à sua composição vegetal, umidade e temperatura média, sendo este último um dos principais fatores que afetam comunidades de formigas. Este projeto buscou comparar a composição taxonômica e a diferença de nicho térmico de formigas campestres e florestais, além de avaliar a efetividade da utilização de diferentes métodos de coleta (armadilhas de solo e iscas de captura) para detecção desses padrões. O estudo foi realizado em uma Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-mata (RPPN Pró-Mata/PUCRS). Foram estabelecidas 9 áreas amostrais divididas em duas linhas de 10x50m, uma para campo e outra para floresta, cada um abrigando pares intercalados de armadilhas de solo e iscas de captura. A temperatura foi medida em diferentes horários do dia, com o intuito de captar o nicho térmico das espécies em termos de atividade. A diversidade taxonômica foi obtida através do índice de Simpson, sendo comparada entre habitats através de análises de variância. Para avaliar a composição taxonômica de campos e florestas será feita a análise de coordenadas principais (PCoA) baseada nos índices de Bray-Curtis, com análise de variância multivariada para testar os padrões detectados. Ao longo do tempo evolutivo diferentes espécies de formigas foram submetidas a diferentes filtros ambientais em florestas e campos e, dito isso, encontrou-se (i) comunidades de formigas distintas em campos e florestas em termos de composição taxonômica, (ii) maior amplitude de nicho térmico em formigas que ocorrem nos dois habitats e nas exclusivas de campos, e menor amplitude nas exclusivamente florestais.

Palavras-chave: nicho térmico; campo; floresta; formiga; método de coleta

ABSTRACT

The niche theory is related to the community assemblage in spacetime. The specific habitat conditions of each ecosystem and its dynamic within time defines the community in terms of species composition and functional diversity. Grasslands and forests forms mosaics in southern Brazil since the last glacial era and differs between plants composition, humidity, and average temperature, being this last one of the most important factors impacting ant community. This work aimed to compare taxonomic composition and thermal niche between grassland and forest ants and compare different methods for sampling ants (pitfalls, tuna, and honey baits). The study was released in Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-mata (RPPN Pró-Mata/PUCRS). In total, 9 sample areas were established in two lines of 10x50m each, one in the forest and another in the grassland. Each line contained two intercalated pairs of pitfalls and bait traps. The average temperature was collected in different periods of the day to have the thermal niche of species in terms of activity. The taxonomic diversity was calculated using Simpson's index and compared between habitats using analysis of variance. To evaluate the taxonomic composition of grasslands and forests we made a Principal Coordinates Analysis (PCoA) based on Bray-Curtis dissimilarity metrics with multivariate variance to test the detected patterns. Different ant species were affected by different ambiental filters over evolutionary time and we found (i) ant assemblage differs between grasslands and forests, (ii) greater thermal niche in species that occurs in both habitats and grassland exclusives and lower thermal niche in species occurring in forests.

Keywords: thermal niche; grassland; forest; ants; sampling methods

Sumário

Apresentação	21
CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO GERAL	23
Teoria do nicho e montagem das comunidades biológicas	23
Nicho térmico e seu efeito nas comunidades de artrópodes	24
Formigas como objeto de estudo em análises ecológicas	26
<i>Efeito da temperatura em formigas</i>	27
<i>Comunidades de formigas em campos e florestas</i>	Erro! Indicador não definido.
Métodos para estimar biodiversidade de Formicidae	28
REFERÊNCIAS	30
CAPÍTULO 2: ESTRUTURA DAS COMUNIDADES E NICHOS TÉRMICOS DE FORMIGAS EM MOSAICOS CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL	40
MATERIAIS E MÉTODOS	43
Delineamento amostral e coleta de dados	43
Análise de dados	44
RESULTADOS	46
DISCUSSÃO	Erro! Indicador não definido.
AGRADECIMENTOS	53
REFERÊNCIAS	54
MATERIAL SUPLEMENTAR	59

Apresentação

A origem dos campos no sul do Brasil, seu desenvolvimento e biodiversidade têm sido estudadas apenas recentemente. As condições climáticas atuais favorecem a expansão de ambientes florestais sobre os campos nativos, formando os chamados mosaicos campo-floresta (Behling et al., 2009). Alterações nesse limite entre campos e florestas são eventos importantes que contribuem para o entendimento dos atuais campos do sul do Brasil. No caso das formigas, a temperatura é o principal fator abiótico com potencial para influenciar suas comunidades frente a mudanças climáticas (Diamond et. al., 2012).

Neste sentido, esta dissertação tem como objetivos principais avaliar o efeito da temperatura sobre as comunidades de formigas de campo e de floresta, além de comparar os dois principais métodos de coletas de formigas (iscas e armadilhas de queda) em relação à detecção da comunidade de formigas em geral e das eventuais diferenças de estrutura das comunidades de formigas de campos e florestas.

O primeiro capítulo traz uma introdução geral sobre a teoria do nicho, formação de comunidades, nicho térmico e diferenças entre os ambientes de campo e floresta, bem como as formigas que lá habitam. Além disso, uma breve introdução sobre o que se conhece atualmente sobre os métodos de coleta que foram utilizados no estudo também está presente.

O segundo capítulo traz resultados sobre os efeitos da temperatura sobre as comunidades de formigas de campo e floresta, bem como os dados comparativos entre os métodos de coleta utilizados. Este capítulo foi redigido seguindo as normas da revista *Plos One*. Os resultados trazem informações sobre como a temperatura afeta as comunidades de formigas de campo e floresta e como pode servir de variável modeladora

para selecionar espécies que habitam os diferentes ambientes. Além disso, a análise comparativa entre os métodos de coleta mostra que recuperam um padrão semelhante das comunidades de formigas.

CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO GERAL

Teoria do nicho e montagem das comunidades biológicas

Apesar dos substanciais avanços recentes na teoria ecológica, a questão de como e por que as comunidades se estruturam no tempo e no espaço permanece no centro das discussões. Assume-se que as regras de montagem (do inglês, *assembly rules*) das comunidades biológicas são em grande parte relacionadas à teoria do nicho (Holt 2009; Hutchinson, 1957, Levine e Lambers, 2009), basicamente por processos não mutuamente exclusivos de filtragem ambiental e interações bióticas (Cornwell e Ackerly, 2009), além da potencial contribuição dos processos ‘neutros’ relacionados à limitação de dispersão das espécies (Hubbell, 2001). Considerando os processos relacionados ao nicho como promotores dos padrões em comunidades, espera-se que espécies que colonizam e se estabelecem ao longo do tempo em um determinado ambiente tendam a apresentar convergência em termos de atributos relacionados à tolerância às condições deste ambiente (Keddy 1992; Weiher et al., 1998). Todavia, um processo de montagem aparentemente paradoxal também pode ocorrer: sob condições ecológicas similares, a coexistência de espécies com alta convergência morfológica e funcional pode ser limitada (‘similaridade limitante’; MacArthur & Levins, 1967), culminando em padrões de divergência fenotípica nas espécies de uma dada comunidade (Pillar et al., 2009, 2010).

Entre os fatores que podem influenciar na composição de uma comunidade estão principalmente os fatores históricos (Ricklefs, 2004), bióticos e abióticos (Webb et al., 2002, Wiens e Donoghue, 2004) da região. Esses fatores são responsáveis por moldar o padrão e abundância de espécies que se encontram na comunidade, além de influenciar o desenvolvimento da fauna e flora local e seu estabelecimento na comunidade. Os fatores bióticos abrangem interações entre indivíduos, podendo ser interações de competição,

mutualismo ou parasitismo, e agem de forma complementar e sinérgica com os fatores abióticos, como clima, temperatura e fotoperíodo. Ambos os fatores afetam a comunidade de modo positivo ou negativo, auxiliando ou prejudicando a permanência do indivíduo na comunidade, filtrando aqueles que não são capazes de sobreviver às condições locais ao longo do tempo evolutivo. Deste modo, a comunidade estabelecida apresentará características de acordo com seus filtros ambientais (Kraft e Ackerly 2014), criando uma tendência de fenótipos similares como resposta.

Apesar disto, a competição por recursos de um determinado nicho nem sempre acontece. As espécies podem se adaptar às diferentes condições do ecossistema e tendem a ser capazes de ocupar um nicho maior (nichos fundamentais), mas na maioria das vezes acabam por ocupar um nicho menor (nichos realizados) (Hutchinson, 1957; Giller, 1984).

Nicho térmico e seu efeito nas comunidades de artrópodes

A variável mais usada para análises macrofisiológicas é a temperatura, visto que é um fator crítico para animais ectotérmicos como os artrópodes, que afeta tanto características fisiológicas quanto comportamentais (Huey e Stevenson, 1979; Hochachka e Somero, 2002; Angilleta, 2009). Assim, analisa-se o desempenho máximo de um indivíduo de acordo com seus limites críticos de temperatura (temperatura crítica máxima e mínima) (Huey et. al., 1979).

Há uma gama de fatores bióticos e abióticos que podem influenciar a composição de uma comunidade ecológica (Shaeffers et al., 2008), sendo a mudança climática um desses fatores, podendo ter consequências ainda pouco conhecidas para a fauna de artrópodes. Essas implicações climáticas podem ser diferentes entre grupos sistemáticos e níveis de organização (ex. individual, populacional), devido à diversidade

fisiológica e associações ecológicas existentes na biota (Spicer e Gaston, 1999; Calosi et al. 2008; Bozinovic et al., 2011). Em geral, artrópodes apresentam diferentes fisiologias entre si, relativas ao ambiente que habitam, e a contribuição de análises macrofisiológicas têm fornecido ideias para compreender aspectos evolutivos e implicações ecológicas (Spicer e Gaston, 1999; Addo-Bediako et al., 2000; Stillman, 2002; Slabber e Chown, 2005; Araújo et al., 2013). Estas medidas são utilizadas para entender o quão próximo os organismos estão de seus limites termais da natureza, e deste modo tentar prever padrões futuros que venham a afetar sua distribuição (Deutsch et al., 2008).

A temperatura é um fator importante para comunidades de formigas, definindo por exemplo seus horários e janelas temporais de forrageamento (Lynch, Balinsky e Vail 1980; Lynch 1981; Herbers 1985; Lynch, Johnson e Balinsky, 1988). A capacidade de resistir à perda de água por evaporação e altas temperaturas influenciam na hora e momento do dia em que as formigas forrageiam (Cerdá, Retana e Cros, 1998). Apesar dos indivíduos em geral terem sua performance máxima em altas temperaturas (Huey e Kingsolver, 1989), estudos mostram que o forrageamento neste período tem como maior risco a dessecação (Abrams 1991), o que pode levar os indivíduos à morte. Em comunidades de formigas mediterrâneas, observa-se que suas atividades estão interligadas com as mudanças de temperatura ao longo do dia (Cros, Retana e Cerdá, 1997) e dependem das relações hierárquicas da comunidade (espécies subordinadas ou dominantes) (Cerdá, Retana e Cros, 1997). Assim, pode-se dizer que, na escala hierárquica desta comunidade, espécies subordinadas forrageiam durante o dia em condições extremas em relação a temperatura. Ao contrário, espécies dominantes forrageiam durante a noite, em temperaturas mais baixas, não tão perto da sua capacidade máxima de tolerância (Cerdá, Retana e Cros, 1998). Além de espécies coexistentes com nichos térmicos definidos pela hierarquia de dominância e temperatura ao longo do dia,

estudos mostram que formigas que evoluíram em ambientes florestais tendem a ser mais vulneráveis do que formigas de ambientes abertos aos extremos de temperatura (Huey e Tewksbusry, 2009; Wittman et al., 2010; Diamond et al., 2012). Embora não se reconheçam diferenças na diversidade de formigas de campo e floresta (Pinheiro et al., 2010; Klunk et al., 2018), formigas florestais sofrem maior efeito sobre o aumento da temperatura em relação às campestres, sugerindo diferentes nichos térmicos entre elas (Dröse et al., 2019). Esta diferença de amplitude de nicho térmico entre espécies vinculadas a ambientes florestais e campestres tem potencial para influenciar de forma diferencial sua sobrevivência e distribuição frente aos cenários de mudanças climáticas atuais.

Formigas como objeto de estudo em análises ecológicas

As formigas caracterizam o grupo mais diverso de insetos sociais. São cosmopolitas e habitam praticamente todos os ambientes, sendo dominantes quanto a fauna de artrópodes terrestres e importantes para o ecossistema (Lengyel et al., 2010; Andersen e Patel 1994; Lavelle et al., 2016).

Grupos funcionais de Formicidae são conhecidos por serem bons organismos modelos para detectar mudanças climáticas, qualidade do solo, vegetação e outros distúrbios, o que os torna uma potencial base global de análises da composição de comunidades (Andersen, 1995). Com essas características, as formigas vêm sendo usadas em estudos sobre o aumento da temperatura relacionada ao aquecimento global (Diamond et al., 2012), desmatamento (Sorvari et. al., 2007) e processos de formação de comunidade.

Efeito da temperatura em formigas

Sabe-se que as mudanças climáticas e o aumento médio da temperatura global são responsáveis por diversas respostas fisiológicas (Deutsch et. al., 2008; Tewksbury et. al., 2008), comportamentais (Kearney et. al., 2009) e ecológicas (Thomas et. al., 2004) dos organismos. No caso das formigas, a temperatura é o principal fator abiótico com potencial para influenciar suas comunidades frente a mudanças climáticas (Diamond et. al., 2012).

Estudos mostram que as temperaturas enfrentadas pelas formigas enquanto forrageiam resultam em um aumento da temperatura corporal (Marsh, 1985; Cokendolpher e Phillips 1990). Em temperaturas muito altas, o corpo pode chegar a exceder o limite termal máximo suportado, levando à perda de atividades locomotoras durante o forrageamento, o que pode causar a morte do organismo. (Cokendolpher e Phillips 1990).

Outros estudos indicam que o tamanho do corpo está relacionado à desidratação (Hood e Tschinkel 1990; Kaspari 1993), tempo em que os indivíduos permanecem forrageando (Lighton e Feener 1989) e temperatura em que forrageiam (Rissing e Pollock 1984). Além disso, a cor da cutícula e tamanho da perna também respondem a temperatura (Wiescher et. al., 2012; Law et al., 2018). Diamond et. al. (2012) sugerem que a tolerância das diferentes espécies de formigas está relacionada com sua história evolutiva e filogenética, bem como seus atributos ecológicos (como área de forrageamento e montagem de ninho) e afirma que espécies de clima tropical são mais vulneráveis ao aumento da temperatura do que espécies de clima temperado. Ainda que a grande maioria das formigas habitem florestas tropicais com altas temperaturas, são essas formigas que são mais suscetíveis ao aquecimento global (Diamond et. al., 2012), assim como as formigas que habitam áreas úmidas (Colwell et al., 2008).

Métodos para estimar biodiversidade de Formicidae

Embora tenham sido desenvolvidos diversos métodos para coleta de formigas (Bestelmeyer et al., 2000), alguns são mais eficientes do que outros (King, 2005). Um dos principais problemas encontrados na amostragem de formigas é o comportamento social por trás das formigas operárias, devido à formação de uma trilha de forrageamento que pode ser responsável por distorcer os dados coletados (amostragem próxima a um ninho, por exemplo; Andersen, 1983) em qualquer método de coleta. Entre os métodos utilizados para coleta de formigas estão a utilização de armadilhas de solo e iscas de captura, e podem ser usados para medir grupos funcionais, riqueza, composição e abundância de espécies. (Andersen 1991; Majer 1997).

Armadilhas de solo (do inglês *pitfall traps*) são de fácil manuseio e instalação, e podem ser utilizadas durante longos períodos, não e não necessitando de manutenção. Essas armadilhas têm grande potencial em observar abundância e ocorrência de espécies, porém, pode não ser tão eficiente dependendo do comportamento das formigas (de solo, serapilheira, arborícolas etc.) e suas amostras podem ser afetadas pelo tamanho da população de formigas forrageadoras, dispersão de colônias e o período em que estão ativas (Wang et al., 2001). Iscas de captura (do inglês *trapping bait*), por sua vez, são comumente utilizadas para obter dados de frequência, distribuição e área de forrageamento das formigas (Brian et al., 1966; Cherry e Nuessly 1992; Majer e Delabie, 1994). Embora esse tipo de armadilha seja simples e eficaz, as amostras obtidas são influenciadas principalmente pela dieta das formigas (Wang et al., 2001) e pelo clima.

Wang (2001) comparou os dois tipos de armadilhas (armadilhas de solo e iscas de captura) em florestas e relatou uma melhor obtenção da abundância de espécies através de armadilhas de solo. Também mostra o efeito da capacidade de recrutar operárias sobre as iscas de captura, onde espécies com essa característica tendem a estar presentes em

maior número nas coletas feitas com iscas de captura (Wang et al., 2001). Em um estudo realizado em áreas de planalto da Florida, King (2005) mostra a diferença da efetividade entre os dois tipos de armadilha, sendo as armadilhas de solo mais efetivas em relação às iscas de captura quanto ao número de espécies amostradas. Ainda que as armadilhas de solo sejam consideradas de maior efetividade na amostragem de formigas quanto à grupos funcionais, riqueza e abundância de espécies, a combinação de métodos utilizados para amostragem tem se mostrado mais eficiente em relação à obtenção de riqueza e abundância de espécies de formigas (King et al., 2005; Wang et al., 2001, Andersen et al., 1991). Ainda que os pitfalls sejam conhecidos por recuperar uma comunidade mais completa através das coletas, a demanda de tempo, exposição e coleta das armadilhas é exaustiva quando comparado com iscas. Caso a utilização de iscas como método de coleta seja melhor ou igualmente satisfatória na coleta e identificação de padrões ecológicos de comunidades de formigas, pode-se tornar uma alternativa rápida e econômica para realização de futuros trabalhos. Ainda assim, estudos comparativos entre métodos de coleta, suficiência amostral e comparação destes métodos em detecção de padrões de comunidades de formigas campestres na América do Sul são escassos.

REFERÊNCIAS

- Abrams, P. A. (1991). Life history and the relationship between food availability and foraging effort. *Ecology*, 72(4), 1242-1252.
- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1445), 739-745.
- Alves-Silva, E., & Del-Claro, K. (2014). Fire triggers the activity of extrafloral nectaries, but ants fail to protect the plant against herbivores in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions*, 8(3), 233-240.
- Andersen, A. N. (1991). Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica*, 575-585.
- Andersen, A. N. (1991). Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Australian Journal of Ecology*, 16(3), 273-279.
- Andersen, A. N. (2019). Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, 88(3), 350-362.
- Andersen, A.N., (2008). Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Aust. Ecol.* 33, 211e220
- Andrade, B.O., Bonilha, C.L., Ferreira, P.M.A., Boldrini, I.I. & Overbeck, G.E. (2016). Highland grasslands at the Southern tip of the Atlantic Forest biome: Management options and conservation challenges. *Oecologia Australis*, 20: 37-61. doi: 10.4257/oeco.2016.2002.04
- Angilletta Jr, M. J., & Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F., & Chown, S. L. (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology letters*, 16(9), 1206-1219.
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. (2012) Distinctive life traits and distribution along environmental gradients of dominant and subordinate Mediterranean ant species. *Oecologia*, 170, 489–500.
- Azcarate, F. M., & Peco, B. (2012). Abandonment of grazing in a mediterranean grassland area: consequences for ant assemblages. *Insect Conservation and Diversity*, 5(4), 279-288.
- Basu, P., 1997. Seasonal and spatial patterns in ground foraging ants in a rain forest in the Western Ghats, India. *Biotropica* 29, 489e500.
- Belchior, C., Sendoya, S. F., & Del-Claro, K. (2016). Temporal variation in the abundance and richness of foliage-dwelling ants mediated by extrafloral nectar. *PLoS one*, 11(7), e0158283.

- Belt, T. 1874. *The naturalist in Nicaragua*. London: John Murray.
- Benson, W. W. 1985. Amazon ant-plants. In *Key environments in Amazonia*, ed. G. T. Prance and T. E. Lovejoy, 239–66. Oxford: Pergamon Press.
- Bestelmeyer, B. T., Agosti, D., Alonso, L. E., Brandão, C. R. F., Brown, W. L., Delabie, J. H., & Silvestre, R. (2000). Field techniques for the study of ground-dwelling ant: an overview, description, and evaluation.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745.
- Bozinovic, F., Calosi, P., & Spicer, J. I. (2011). Physiological correlates of geographic range in animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(errata), 155-179.
- Brian, M. V., Hibble, J., & Kelly, A. F. (1966). The dispersion of ant species in a southern English heath. *The Journal of Animal Ecology*, 281-290.
- Calcaterra, L. A., Di Blanco, Y., Srur, M., & Briano, J. (2014). Fire effect on ground-foraging ant assemblages in northeastern Argentina. *Journal of insect conservation*, 18(3), 339-352.
- Calosi, P., Bilton, D. T., & Spicer, J. I. (2008). Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology letters*, 4(1), 99-102.
- Cerda X, Retana J, Cros S (1998) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12, 45–55
- Cerdá, X., Retana, J., & Cros, S. (1997). Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, 363-374.
- Cerdá, X., Retana, J., & Cros, S. (1998). Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12(1), 45-55.
- Cherry, R. H., & Nuessly, G. S. (1992). Distribution and Abundance of Imported Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Florida Sugarcane Fields. *Environmental entomology*, 21(4), 767-770.
- Chown, S. L., & Gaston, K. J. (1999). Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews*, 74(1), 87-120.
- Cokendolpher, J. C., & Phillips JR, S. A. (1990). Critical thermal limits and locomotor activity of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, 19(4), 878-881.

- Colwell RK, Brehm G, Cardelus CL, Gilman AC, Longino JT (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322, 258–261
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol. Monogr.*, 79, 109–126.
- Correa, M. M., Fernandes, W. D., & Leal, I. R. (2006). Ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) from capões in Brazilian Pantanal: relationship between species richness and structural complexity. *Neotropical Entomology*, 35(6), 724-730.
- Costa, F. V., Blüthgen, N., Viana-Junior, A. B., Guerra, T. J., Di Spirito, L., & Neves, F. S. (2018). Resilience to fire and climate seasonality drive the temporal dynamics of ant-plant interactions in a fire-prone ecosystem. *Ecological Indicators*, 93, 247-255.
- Costa, F. V., Mello, M. A., Bronstein, J. L., Guerra, T. J., Muylaert, R. L., Leite, A. C., & Neves, F. S. (2016). Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PloS one*, 11(12), e0167161.
- Dahms, H., Wellstein, C., Wolters, V., & Dauber, J. (2005). Effects of management practices on ant species richness and community composition in grasslands (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, 7, 9-16.
- Davidson, D.W. (1997) The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnaean Society London* 61, 153–81
- Delpino, F. 1875. Rapporti tra insetti e tra nettari estranuzali in alcune piante. *Bolletino della Societa Entomologica (Firenze)* 7:69–90.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.
- Diamond, S. E., Sorger, D. M., Hulcr, J., Pelini, S. L., Toro, I. D., Hirsch, C., ... & Dunn, R. R. (2012). Who likes it hot? A global analysis of the climatic, ecological, and evolutionary determinants of warming tolerance in ants. *Global Change Biology*, 18(2), 448-456.
- Dröse, W., Podgaiski, L. R., Dias CF, Mendonça MdS, Jr. (2019) Local and regional drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: A taxonomic and phylogenetic approach; PLoS ONE 14(4): e0215310. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215310>
- Duarte, L.S., Dillenburg, L.R., Rosa, L.M.G., 2002. Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Aust. J. Bot.* 50, 741e751.

Folgarait, P. J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity & Conservation*, 7(9), 1221-1244.

Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.

Gibb, H., Sanders, N. J., Dunn, R. R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., ... & Baccaro, F. B. (2015). Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150418.

Giller, P. (1984). *Community structure and the niche*. Springer Science & Business Media.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379-391.

Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2002). Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99(3), 591-599.

Greenslade, P. J. M. (1978). Ants. *The physical and biological features of Kunoth Paddock in central Australia*, 109-113.

Grime, J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. *Plant strategies and vegetation processes*.

Halpern, C. B., Halaj, J., Evans, S. A., & Dovčiak, M. (2012). Level and pattern of overstory retention interact to shape long-term responses of understories to timber harvest. *Ecological Applications*, 22(8), 2049-2064.

Herbers, J. M. (1985). Seasonal structuring of a north temperature ant community. *Insectes Sociaux*, 32(3), 224-240.

Hill, J. G., Summerville, K. S., & Brown, R. L. (2008). Habitat associations of ant species (Hymenoptera: Formicidae) in a heterogeneous Mississippi landscape. *Environmental Entomology*, 37(2), 453-463.

Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation biology*, 6(3), 324-337.

Hoffmann, B. D. (2010). Using ants for rangeland monitoring: global patterns in the responses of ant communities to grazing. *Ecological Indicators*, 10(2), 105-111.

Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19659-19665.
- Hood, W. G., & Tschinkel, W. R. (1990). Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology*, 15(1), 23-35.
- Horvitz, C. C., and A. J. Beattie. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *American Journal of Botany* 67:321–26.
- Howe, H. F. (1994). Managing species diversity in tallgrass prairie: assumptions and implications. *Conservation Biology*, 8(3), 691-704.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Huey, R. B., & Kingsolver, J. G. (1989). Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in ecology & evolution*, 4(5), 131-135.
- Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357-366.
- Huey, R. B., & Tewksbury, J. J. (2009). Can behavior douse the fire of climate warming?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10), 3647-3648.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp* 22:415–427.
- Izhaki, I., Levey, D. J., & Silva, W. R. (2003). Effects of prescribed fire on an ant community in Florida pine savanna. *Ecological Entomology*, 28(4), 439-448.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249–75.
- Kaspari, M., O'Donnell, S., & Kercher, J. R. (2000). Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist*, 155(2), 280-293.
- Kearney M, Shine R, Porter WP (2009) The potential for behavioral thermoregulation to buffer cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 3835–3840.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.
- King, J. R., & Porter, S. D. (2005). Evaluation of sampling methods and species richness estimators for ants in upland ecosystems in Florida. *Environmental Entomology*, 34(6), 1566-1578.

Klunk CL, Giehl ELH, Lopes BC, Marcineiro FR, Rosumek FB. Simple does not mean poor: grasslands and forests harbor similar ant species richness and distinct composition in highlands of southern Brazil. *Biota Neotrop.* 2018; 18: e20170507.

Kraft, N. J., & Ackerly, D. D. (2014). Assembly of plant communities. *Ecology and the Environment*, 8, 67-88.

Lassau, S.A., Hochuli, D.F., 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27, 157e164.

Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Garden D, Williams N, Dorrough J, Berman S, Quéfier F, Thébault A, Bonis A (2008) Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Funct Ecol* 22:134–147

Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., ... & Stork, N. E. (1998). Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391(6662), 72-76.

Leal, L. C., & Peixoto, P. E. (2017). Decreasing water availability across the globe improves the effectiveness of protective ant–plant mutualisms: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 92(3), 1785-1794.

Lighton, J. R., & Feener Jr, D. H. (1989). Water-loss rate and cuticular permeability in foragers of the desert ant *Pogonomyrmex rugosus*. *Physiological Zoology*, 62(6), 1232-1256.

Lynch, J. F., Balinsky, E. C., & Vail, S. G. (1980). Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecological Entomology*, 5(4), 353-371.

Lynch, J. F., Johnson, A. K., & Balinsky, E. C. (1988). Spatial and temporal variation in the abundance and diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) in the soil and litter layers of a Maryland forest. *American Midland Naturalist*, 31-44.

MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101, 377–385.

MacArthur, R.A. (1972). *Geographical Ecology*. Harper Row, New York.

Majer, J. D., & Delabie, J. H. C. (1994). Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux*, 41(4), 343-359.

Majer, J.D. (1997). The use of pitfall traps for sampling ants—a critique. *Memoirs of the Museum of Victoria*, 56: 323–329.

Majer, J.D., Delabie, J.H.C., McKenzie, N.L., 1997. Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insect Soc.* 44, 255e266

- Marsh, A.C. (1985) Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant *Ocymyrmex barbiger*. *Insectes Sociaux*, 32, 286± 296.
- McKey, D., and D. W. Davidson. 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the neotropics: History, biogeography, and diversity. In *Biological relationships between Africa and South America*, ed. P. Goldblatt, 568–606. New Haven, CT: Yale University Press
- Melbourne, B. A. (1999). Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, 24(3), 228-239.
- Moutinho, P., Nepstad, D.C., and Davidson, E.A. (2003) Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84, 1265–76.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *TREE* 10, 58e62.
- Neumann, F. G. (1991). Responses of litter arthropods to major natural or artificial ecological disturbances in mountain ash forest. *Australian Journal of Ecology*, 16(1), 19-32.
- New, K. C., & Hanula, J. L. (1998). Effect of time elapsed after prescribed burning in longleaf pine stands on potential prey of the red-cockaded woodpecker. *Southern Journal of Applied Forestry*, 22(3), 175-183.
- New, T. R. (2000). How useful are ant assemblages for monitoring habitat disturbance on grasslands in south eastern Australia?. *Journal of Insect Conservation*, 4(3), 153-159.
- Oliveira, P. S., and A. V. L. Freitas. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–70.
- Pacheco, R., Silva, R. R., Morini, M. S. D. C., & Brandão, C. R. (2009). A comparison of the leaf-litter ant fauna in a secondary atlantic forest with an adjacent pine plantation in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 38(1), 55-65.
- Paolucci, L. N., Maia, M. L., Solar, R. R., Campos, R. I., Schoereder, J. H., & Andersen, A. N. (2016). Fire in the Amazon: impact of experimental fuel addition on responses of ants and their interactions with myrmecochorous seeds. *Oecologia*, 182(2), 335-346.
- Parr, C. L., & Andersen, A. N. (2008). Fire resilience of ant assemblages in long-unburnt savanna of northern Australia. *Austral Ecology*, 33(7), 830-838.
- Parr, C. L., Robertson, H. G., Biggs, H. C., & Chown, S. L. (2004). Response of African savanna ants to long-term fire regimes. *Journal of Applied Ecology*, 630-642.
- Passos, L., and S. O. Ferreira. 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*, 175-97
- Pearce-Duvet, J. M., Elemans, C. P., & Feener Jr, D. H. (2011). Walking the line: search behavior and foraging success in ant species. *Behavioral Ecology*, 22(3), 501-509.

- Pillar, V.D. & Duarte, L.d.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13: 587-596.
- Pillar, V.D.; Duarte, L.d.S.; Sosinski Jr., E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- Pinheiro, E. R., Duarte, L. D. S., Diehl, E., & Hartz, S. M. (2010). Edge effects on epigeic ant assemblages in a grassland–forest mosaic in southern Brazil. *Acta Oecologica*, 36(4), 365-371.
- Pizo, M. A., and P. S. Oliveira. 2000. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Biotropica* 32:851–61.
- Rambo, B., 1994. A Fisionomia Do Rio Grande Do Sul, third ed. Unisinos, São Leopoldo
- Read, J.L., and Andersen, A.N. (2000) The value of ants as early warning bioindicators: responses to pulsed cattle grazing at an Australian arid zone locality. *Journal of Arid Environments* 45, 231–51.
- Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, 7(1), 1-15.
- Risser, P.G., 1995. The status of the science examining ecotones. *BioScience* 45, 318e325
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770-1774.
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V., & Ter Braak, C. J. (2008). Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, 89(3), 782-794.
- Schupp, E. W., and D. H. Feener. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. In Huxley and Cutler. 1991, 175-97.
- Slabber, S., & Chown, S. L. (2005). Differential responses of thermal tolerance to acclimation in the sub-Antarctic rove beetle *Halmaeus atriceps*. *Physiological Entomology*, 30(2), 195-204.
- Southwood, T. R. E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 3-18.
- Spicer JJ, Gaston KJ. 1999. *Physiological Diversity and its Ecological Implications*. Oxford: Blackwell Sci. 241 pp.
- Spiesman, B. J., & Cumming, G. S. (2008). Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. *Landscape Ecology*, 23(3), 313-325.

- Stevens, S.M., Husband, T.P., 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biol. Conserv.* 85, 1e8.
- Stillman JH. 2002. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integr. Comp. Biol.* 42:790–96
- Tewksbury JJ, Huey RB, Deutsch CA (2008) Ecology – putting the heat on tropical animals. *Science*, 320, 1296–1297.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., & Hughes, L. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Tobin, J. E. (1994). Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. *Nourishment and evolution in insect societies*, 279-307.
- Trelease, W. 1881. The foliar nectar of *Populus*. *Botanical Gazette* 6:384–90.
- Underwood, E. C., & Christian, C. E. (2009). Consequences of prescribed fire and grazing on grassland ant communities. *Environmental entomology*, 38(2), 325-332.
- Underwood, E. C., & Quinn, J. F. (2010). Response of ants and spiders to prescribed fire in oak woodlands of California. *Journal of Insect Conservation*, 14(4), 359-366.
- Vasconcelos, H.L., Leite, M.F., Vilhena, J.M.S., Lima, A.P., Magnusson, W.E., 2008. Ant diversity in an Amazonian savanna: relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Aust. Ecol.* 33, 221e231.
- Wang, C., Strazanac, J., & Butler, L. (2001). A comparison of pitfall traps with bait traps for studying leaf litter ant communities. *Journal of Economic Entomology*, 94(3), 761-765.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Weiher, E., & Keddy, P. (Eds.). (2001). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- Weiher, E., Paul Clarke, G.D. & Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.
- Wiescher, P. T., Pearce-Duvet, J. M., & Feener, D. H. (2012). Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, 169(4), 1063-1074.

Wiezik, M., Svitok, M., & Dovčiak, M. (2007). Conifer introductions decrease richness and alter composition of litter-dwelling beetles (Coleoptera) in Carpathian oak forests. *Forest Ecology and Management*, 247(1-3), 61-71.

Wiezik, M., Svitok, M., Wieziková, A., & Dovčiak, M. (2013). Shrub encroachment alters composition and diversity of ant communities in abandoned grasslands of western Carpathians. *Biodiversity and conservation*, 22(10), 2305-2320.

Wittman, S. E., Sanders, N. J., Ellison, A. M., Jules, E. S., Ratchford, J. S., & Gotelli, N. J. (2010). Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos*, 119(3), 551-559.

Woinarski, J. C., Andersen, A. N., Churchill, T. B., & Ash, A. J. (2002). Response of ant and terrestrial spider assemblages to pastoral and military land use, and to landscape position, in a tropical savanna woodland in northern Australia. *Austral Ecology*, 27(3), 324-333.

Young, J., Evans, R., Raguse, C., & Larson, J. (1981). Germinable seeds and periodicity of germination in annual grasslands. *Hilgardia*, 49(2), 1-37.

CAPÍTULO 2: ESTRUTURA DAS COMUNIDADES E NICHOS TÉRMICOS DE FORMIGAS EM MOSAICOS CAMPO-FLORESTA NO SUL DO BRASIL

O Brasil conta com uma enorme área geográfica, tendo alta heterogeneidade em variáveis como o clima, solo e vegetação. Essa heterogeneidade tem papel central no desenvolvimento de uma enorme biodiversidade terrestre (Arruda et al. 2017), a qual abriga a maior biodiversidade do mundo (Lewisohn e Prado 2005). Mais de 10% das espécies de formigas conhecidas pelo mundo podem ser encontradas no Brasil (Bolton 2021) e estima-se que existam mais de 1000 espécies que ainda possam ser descritas (Baccaro et al., 2015). Esses números fazem do Brasil um dos maiores centros de biodiversidade de formigas do mundo (Dunn et al., 2007). Entretanto, biomas como o Pampa são pouco estudados, o que o torna uma potencial base de estudo para compreender a biodiversidade de formigas do sul do Brasil.

Considerando a dependência das formigas em relação a temperatura do ambiente, sabe-se que diferentes espécies de formigas respondem de maneiras diferentes à variação de temperatura (Arnan et al. 2015, Boulay et al. 2017). Essa diferença modela comportamentos entre as comunidades de formigas, como por exemplo, na estratégia de forrageamento (Cros 1997, Cerdá et al. 1998). Temperaturas extremas podem ser prejudiciais, impossibilitando as formigas operárias de forragear fora do seu limite térmico. A adaptação à temperatura do ambiente favorece adaptações vantajosas para as formigas, e habilidades como resistir à perda de água e altas temperaturas influenciam no momento do dia em que as formigas vão estar ativas (Cerdá et al, 1998), modelando relações de dominância e coexistência em ambientes com alta variação de temperatura (Andersen, 2010). No sul do Brasil, campos e florestas coexistem desde o final da última era glacial e diferem drasticamente em relação à sua composição vegetal e temperatura.

As florestas possuem uma menor variação de temperatura e abrigam espécies mais associadas à sombra e baixas temperaturas, enquanto o campo conta com espécies mais tolerantes à altas temperaturas e variações térmicas, sendo conhecidas diferentes linhagens adaptadas para cada ambiente (Webb et al., 2002, Kraft et al., 2015). Todavia, ainda é incipiente o conhecimento sobre fatores que determinam a composição de espécies da mirmecofauna de campos e florestas na região sul do Brasil.

Comunidades de formigas podem responder aos mesmos fatores de maneiras diferentes, dado seu efeito sobre a cobertura vegetal de cada ambiente (aberto ou fechado) (Andersen, 2018). Em ambientes abertos, a variação de temperatura é maior, e espécies dominantes e subordinadas tendem a coexistir, tendo dietas e tempos de atividade distintos em relação à sua posição na cadeia hierárquica de dominância. Dessa maneira, espécies que vivem nesses habitats desenvolveram diferentes estratégias para lidarem com essa mudança microclimática (Retana e Cerdá 2000) causando um aumento da diversidade funcional (McGill 2006). Em contraste, ambientes fechados como as florestas, apresentam condições climáticas mais moderadas e não sofrem alterações bruscas ao longo do tempo, abrigando comunidades com menor diversidade funcional (Arnan, Cerdá e Retana 2012).

Considerados ambientes abertos em relação à vegetação, os campos sofrem maior variação de temperatura, e as formigas estão sujeitas à coexistência entre espécies dominantes e subdominantes que diferem em recursos e tempo de atividade (Arnan, Cerdá e Retana, 2012).

A temperatura é uma variável determinante na atividade de formigas ao longo do dia, onde espécies de campo e floresta tendem a ter nichos térmicos diferentes (Arnan et. al., 2015). Dröse et. al., (2019) relatam que a diversidade de formigas em campos e florestas é similar, porém diferente em termos de composição de espécies, sendo a

temperatura do solo determinante na atividade das formigas em florestas e a altura da vegetação responsável por reduzir a diversidade de formigas nos campos.

O presente trabalho teve como objetivos principais (i) identificar e comparar a comunidade de formigas de campo e floresta em termos de estrutura da comunidade e riqueza de espécies, (ii) comparar as comunidades de formigas de campo e floresta em relação ao seu nicho térmico e (iii) comparar os métodos de captura utilizados (pitfalls e iscas de mel e sardinha) na eficiência da coleta da comunidade de formigas de campos e florestas. Especificamente testamos as seguintes hipóteses: (i) campos apresentam maior amplitude térmica e temperatura média em comparação com florestas, pois são ecossistemas abertos, com estrutura de vegetação dominada por plantas herbáceas e arbustivas, (ii) as comunidades de formigas de campos e florestas apresentam diferenças significativas de composição de espécies, com espécies exclusivas e/ou predominantes em cada ecossistema, (iii) riqueza e diversidade de espécies de formigas aumentam conforme aumenta a temperatura, tanto em campos quanto em florestas, (iv) espécies de formigas exclusivas ou que predominam nos campos apresentam nichos térmicos deslocados para temperaturas mais altas em relação a espécies exclusivas ou que predominam florestas, (v) espécies de formigas comuns a campos e florestas apresentarão amplitude de nicho térmico maior em relação a espécies exclusivas ou predominantes em um dos ecossistemas e (vi) as comunidades recuperadas pelos métodos de pitfalls e iscas apresentam diferenças na composição de espécies, sendo que o método de pitfalls será mais efetivo na detecção de diferença de composição entre campo e floresta.

MATERIAIS E MÉTODOS

Delineamento amostral e coleta de dados

O estudo foi realizado em campos e florestas da Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata (RPPN Pró-Mata/PUCRS). O delineamento amostral foi baseado no trabalho executado por Dröse et al., (2019) para que os resultados sejam comparáveis e potencialmente analisáveis de forma conjunta. Foram estabelecidos 9 pares amostrais.

Cada par consistiu em parcelas de 10x50m para campos e florestas, distantes 35m da borda entre os ambientes, com um espaço de 70m entre as parcelas. Em cada parcela foram instalados 10 pares de armadilhas intercalados, sendo 5 armadilhas de solo e 5 iscas de captura (Fig. 1^a). Para as armadilhas de solo foram utilizados tubos 43alcon de 50mL com álcool 70°, distribuídos em triplicata, distantes 30cm uma das outras (Fig. 1b) e renovadas a cada 48h. As iscas de captura foram postas em pares, sendo uma composta de mel e outra sardinha, distantes 30cm umas das outras (Fig. 1c). Para análise da amplitude do nicho térmico e presença de indivíduos em diferentes momentos do dia, as iscas foram removidas e colocadas novamente a cada uma hora em 3 momentos do dia, pela manhã (8:00 – 9:00), meio-dia (12:00 – 13:00) e a tarde (16:00 – 17:00). Dados de temperatura foram coletados através do uso de dataloggers que ficaram em campo medindo a temperatura de forma contínua ao longo dos dias de amostragem. As formigas coletadas foram armazenadas em álcool 70% e identificadas a nível de espécie com o auxílio de especialista.

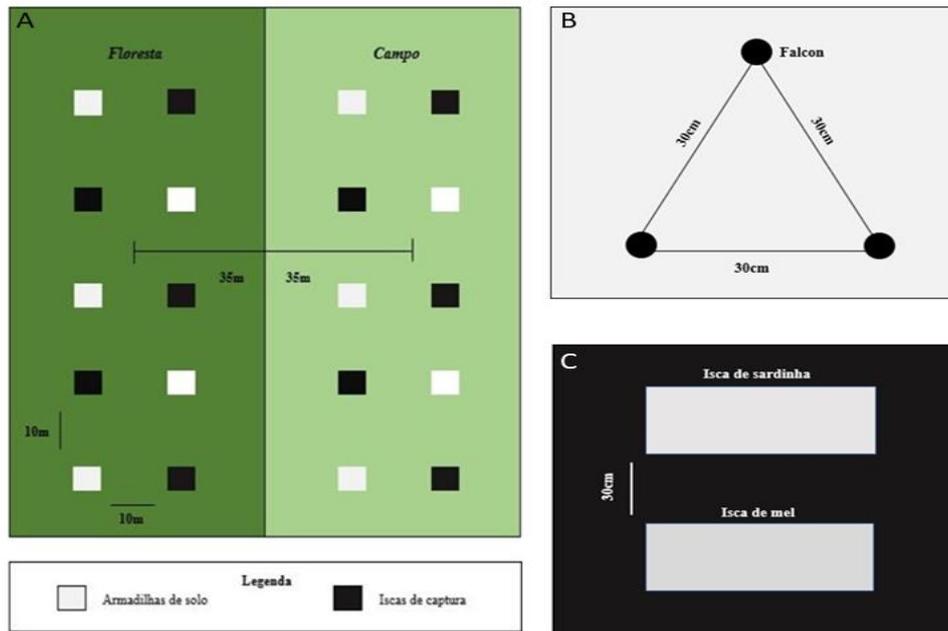


Fig. 1: a) Delineamento amostral e a distribuição de armadilhas dentro de cada par de campo e floresta. b) Distribuição de pitfalls. c) Distribuição de iscas

Análise de dados

Os dados dos pares de parcelas foram resumidos na matriz **W** de abundância das espécies de formigas descrevendo cada parcela de cada par, ou seja, nove parcelas para campo e nove para floresta. A matriz **W** contém as informações agrupadas dos dois métodos de coleta: pitfalls e iscas. A diversidade de espécies de formigas em cada parcela foi estimada com o índice recíproco de Simpson (Magurran, 2003). Para a comparação entre métodos de coleta, foram derivadas matrizes com os dados obtidos pelos dois métodos separadamente: matriz **W_p** para dados de pitfalls, e matriz **W_i** para dados de iscas. Sempre que cabível (LMM e MANOVA; ver abaixo), a identidade do par amostral foi incluída nas análises como variável aleatória ou como restrição para permutações. Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team 2021).

Foi utilizada uma abordagem com Modelos Lineares de Efeito Misto (LMM, para dados que obedeceram aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias) e Modelos Lineares Generalizados de Efeito Misto (GLMM, para dados de contagem e/ou que não obedeceram a estes pressupostos, utilizando distribuição de erro de Poisson; Zuur

et al., 2009) para avaliar diferenças de temperatura, riqueza e diversidade de espécies entre os ambientes campestre e florestal, bem como para testar o efeito da temperatura sobre a riqueza de espécies de formigas. Estas análises foram realizadas com o pacote 'lme4' (Bates et al., 2015).

A avaliação da composição de espécies foi feita através de análise de ordenação com Escalonamento Multidimensional Não-métrico (NMDS). Considerando que o efeito da abundância pode gerar ruído nos padrões de comunidades de formigas, foram realizadas ordenações considerando tanto a presença e ausência de espécies (índice de similaridade de Jaccard) quanto suas abundâncias (índice de Bray-Curtis, com matriz \mathbf{W} Hellinger-transformada para minimizar o efeito da alta dominância de algumas espécies; (Legendre et al., 2001).

Para testar por diferenças de composição de espécies entre os ambientes campestre e florestal, foram utilizadas Análises de Variância Multivariada (MANOVA) com permutações (Marti J. Anderson 2001). Ordenações e MANOVAs foram realizadas também com as matrizes \mathbf{W}_p e \mathbf{W}_i para avaliar os padrões recuperados pelos métodos de pitfalls e iscas, respectivamente.

Foi utilizada análise de Procrustes (Peres-Neto et al., 2001) para avaliar a congruência das ordenações produzidas pelos dois métodos de coleta. Todas as análises multivariadas descritas foram realizadas com o pacote 'vegan' (Oksanen et al., 2020). As ordenações foram plotadas com o pacote 'ggord' (Beck, 2021).

Para avaliar a amplitude de nicho térmico, foram utilizados os dados de temperatura coletados ao longo dos dias de amostragem, juntamente com os dados acerca da atividade das espécies em cada período, utilizando com adaptações o método proposto

por Calazans et al. (2020). Para cada espécie, foi calculado o valor médio de temperatura com base em toda a amplitude registrada no seu período de atividade.

A amplitude de nicho térmico de cada espécie foi calculada como o desvio padrão ponderado em relação à temperatura média. Adicionalmente, foi calculada a temperatura média e a amplitude térmica registradas nos ambientes campestre e florestal separadamente, bem como os valores médios de temperatura e a amplitude de nicho térmico em cada ambiente para todas as espécies que foram registradas nos dois ambientes.

Finalmente, foi avaliada a associação das espécies de formigas com os ambientes campestre ou florestal através de análise de espécies indicadoras, utilizando o pacote ‘indicspecies’ (De Caceres et al., 2009) e o índice de associação ‘IndVal.g’ (Dufrene et al., 1997). São reportadas apenas espécies que apresentaram associação significativa com um dos dois ambientes ($p < 0.05$ após correção de Sidak para testes múltiplos).

RESULTADOS

No total foram identificados 650 indivíduos distribuídos em um total de 39 espécies, sendo 29 espécies encontradas no campo e 27 na floresta. A composição de espécies difere entre os ambientes considerando presença e ausência ($R^2 = 0.155$, $p = 0.005$, Fig. 2^a), porém se mostra mais evidente utilizando dados de abundância ($R^2 = 0.179$, $p = 0.005$, Fig 2b). Doze espécies (30,7%) ocorreram somente no campo e 10 (25,6%) ocorreram somente na floresta. No campo, 2 espécies se mostraram indicadoras: *Brachymyrmex sp.1* (IndVal.g = 0.793, $p = 0.032$) e *Solenopsis invicta* (IndVal.g = 0.763, $p = 0.022$) e, na floresta, 3 espécies se mostraram indicadoras: *Crematogaster sp.* (IndVal.g = 0.816, $p = 0.038$), *Pheidole flavens* (IndVal.g = 0.773, $p = 0.042$) e *Pheidole sp.1* (IndVal.g = 0.859, $p = 0.012$, Tabela Suplementar 1). Nos pitfalls, 14 espécies

(35,9%) coletadas não foram encontradas nas iscas. Nove espécies (23%) presentes nas iscas não foram encontradas nos pitfalls (Tabela 1).

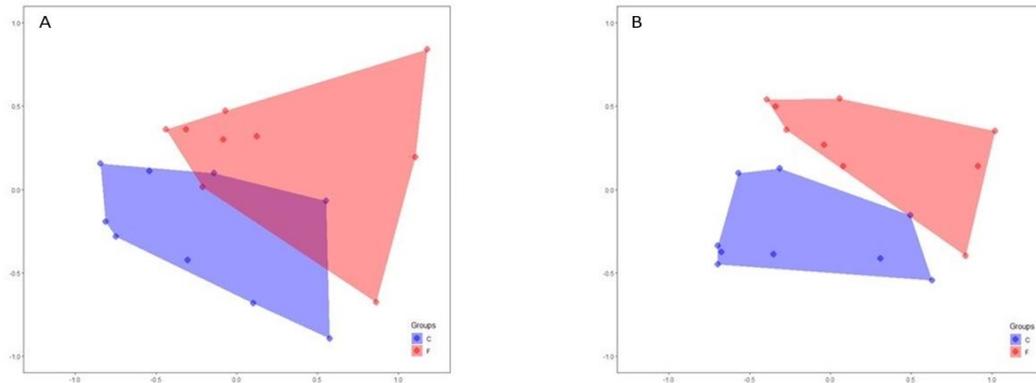


Fig. 2: a) Composição de espécies considerando presença/ausência ($R^2 = 0.155$, $p = 0.005$).
b) Composição de espécies considerando dados de abundância ($R^2 = 0.179$, $p = 0.005$)

Os campos apresentaram maior temperatura média e máxima em comparação com florestas (LMM $p = 0.0006495$ e $p = 0.04946$, Fig. 3a e 3b), corroborando a hipótese baseada na diferença de complexidade vegetal de cada habitat. A temperatura mínima não diferiu entre os ambientes ($p = 0.6996$) (Fig. 3c).

Espécie	Campo	Floresta	Pitfall	Isca
<i>Acromyrmex coronatus</i>	X	X	X	X
<i>Acromyrmex sp.</i>		X	X	
<i>Anochetus altisquamis</i>		X	X	X
<i>Brachymyrmex sp.1</i>	X*	X	X	X
<i>Brachymyrmex sp.2</i>	X	X	X	X
<i>Brachymyrmex sp.3</i>		X		X
<i>Camponotus rufipes</i>	X	X	X	X
<i>Camponotus sp.</i>		X		X
<i>Crematogaster sp.</i>		X*	X	X
<i>Cyphomyrmex gr. Rimosus._sp.</i>		X		X
<i>Hypoponera sp.1</i>		X	X	
<i>Hypoponera sp.2</i>	X		X	
<i>Labidus sp.</i>	X		X	
<i>Linepithema micans</i>	X	X	X	X
<i>Myrmelachista gallicola</i>	X	X		X
<i>Myrmelachista sp.</i>	X	X		X
<i>Nylanderia sp.</i>	X	X		X
<i>Octostruma rugifera</i>	X		X	
<i>Oxyepoecus sp.</i>	X		X	
<i>Pachycondila striata</i>	X	X	X	X
<i>Pheidole gr. Tristis._sp.1</i>	X		X	X
<i>Pheidole flavens</i>	X	X*	X	X
<i>Pheidole hetschkoi</i>	X	X	X	X
<i>Pheidole obtusopilosa</i>	X	X	X	X
<i>Pheidole pampana</i>	X		X	X
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	X		X	X

Espécie	Campo	Floresta	Pitfall	Isca
<i>Pheidole sp.1</i>	X	X*	X	X
<i>Pheidole sp.2</i>		X	X	
<i>Pheidole sp.3</i>	X		X	
<i>Pheidole sp.4</i>		X		X
<i>Pheidole sp.5</i>	X		X	
<i>Pseudomyrmex pr. Flavidulus</i>	X			X
<i>Pseudomyrmex termitatus</i>	X	X		X
<i>Solenopsis invicta</i>	X*	X	X	X
<i>Solenopsis sp.1</i>	X	X	X	X
<i>Solenopsis sp.2</i>		X	X	
<i>Strumigenys louisianae</i>	X		X	
<i>Wasmannia auropunctata</i>	X		X	X
<i>Wasmannia sp.</i>	X	X	X	X

Tabela 1. Espécies, ambiente e método em que foram coletadas. *espécies indicadoras de cada ambiente

A riqueza de espécies aumenta com o aumento da temperatura média para ambos campo e floresta (GLMM $\chi^2 = 10.223$, pseudo- $R^2 = 0.435$, $p = 0.006$) (Fig. 4a). A riqueza para a comunidade de formigas de floresta foi maior do que a comunidade campestre ($p = 0.042$). Entretanto, a diversidade aumenta apenas com os dados de temperatura mínima (LMM $\chi^2 = 13.138$, pseudo- $R^2 = 0.518$, $p = 0.004$, Fig. 4b). Não há diferença de diversidade entre campo e floresta ($p = 0.701$).

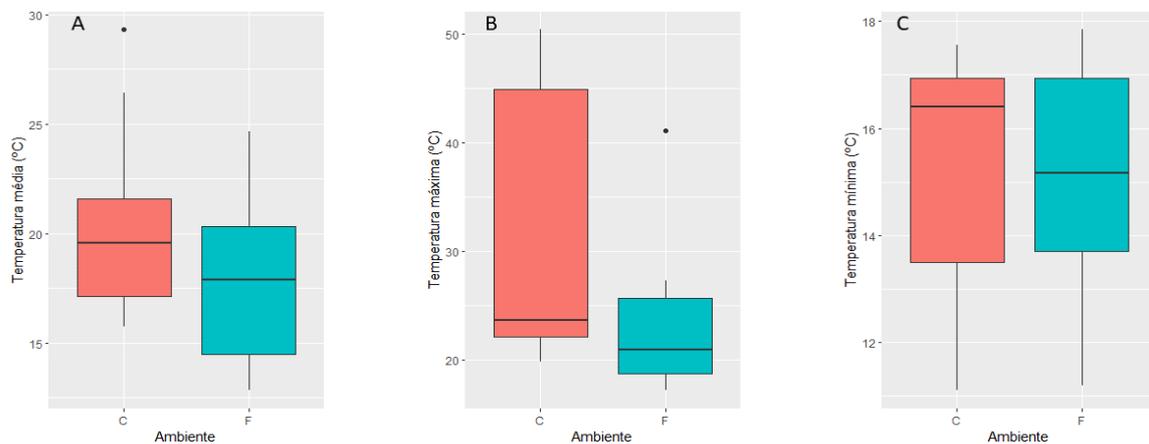


Fig. 3: a) Temperatura média e b) temperatura máxima maiores no campo (LMM = 0.0006495 e $p = 0.04946$). c) Temperatura mínima não difere entre os ambientes ($p = 0.06996$)

Espécies de formigas predominantes nos campos apresentaram nichos térmicos deslocados para temperaturas mais altas em relação a espécies que predominam nas florestas (5a). As espécies comuns a ambos os ambientes apresentaram amplitude de nicho térmico maior em relação a espécies exclusivas ou predominantes de um ambiente (Fig. 5b), corroborando nossas hipóteses.

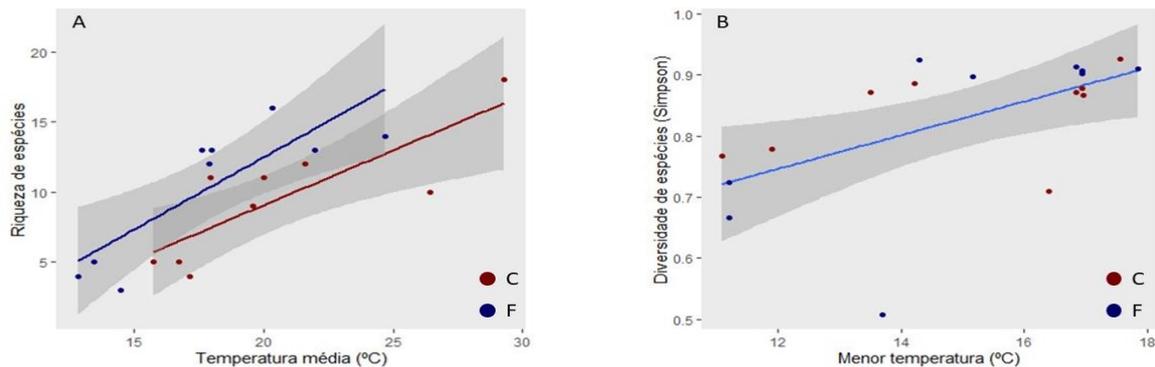


Fig. 4: a) Riqueza aumenta com o aumento da temperatura média para ambos os ambientes (GLMM $\chi^2 = 10.223$, pseudo- $R^2 = 0.435$, $p = 0.006$) sendo a comunidade florestal maior do que a comunidade campestre ($p = 0.042$). b) Diversidade aumenta com a temperatura, mas apenas com os dados de temperatura mínima (LMM $\chi^2 = 13.138$, pseudo- $R^2 = 0.518$, $p = 0.004$) e não há diferença entre os ambientes ($p = 0.701$).

Ambos os métodos de coleta foram capazes de detectar diferenças de composição entre campo e floresta, sendo que o padrão foi mais claro para os dados coletados com iscas ($R^2 = 0.284$, $p = 0.01$) quando comparada com as armadilhas de queda ($R^2 = 0.154$, $p = 0.05$). Análise de procrustes revelou que as matrizes W_p e W_i são significativamente congruentes (Soma de quadrados = 0.228, Correlação procrustes = 0.878, $p = 0.005$). Ou seja, o padrão de estrutura da comunidade de formigas recuperado por ambos os métodos é equivalente.

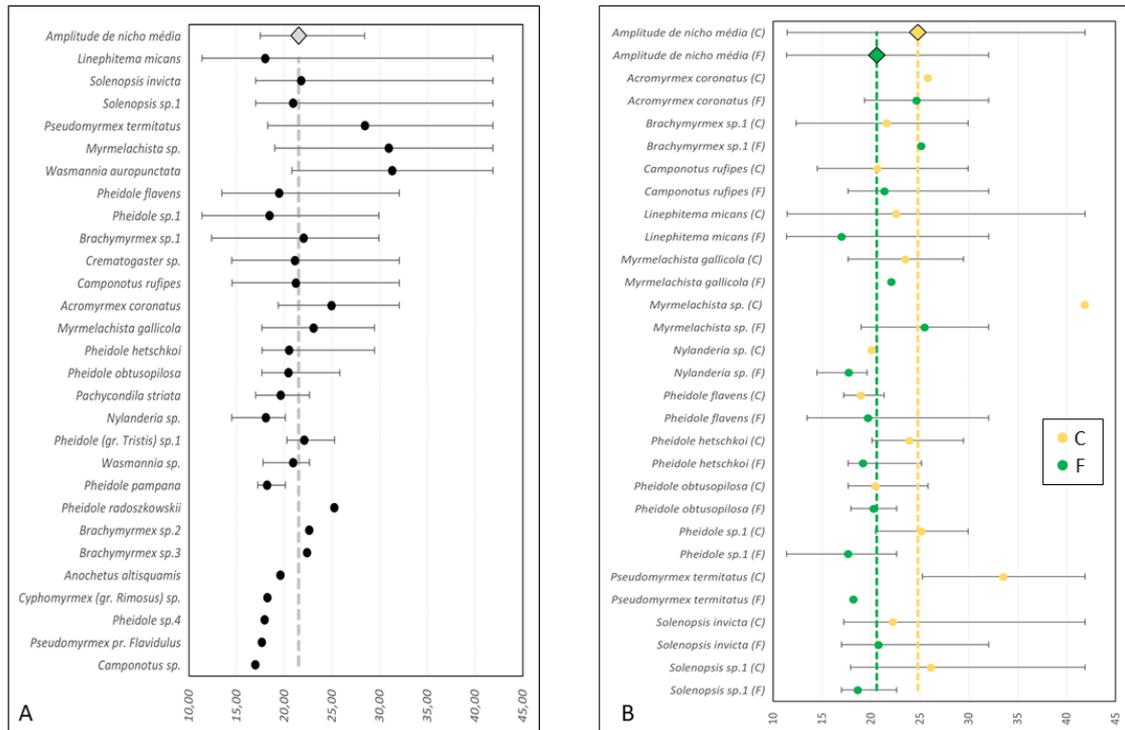


Fig. 5: Amplitude e valores médios de nicho térmico das 39 espécies de formigas A) Amplitude de nicho térmico total, considerando dados de campos e florestas. B) Amplitude de nicho térmico das espécies de campo e floresta calculada separadamente para cada ambiente.

DISCUSSÃO

Neste trabalho foi avaliado o efeito da temperatura e a efetividade de diferentes métodos de coleta das comunidades de formigas de campo e floresta. Embora a riqueza de formigas encontrada na floresta tenha sido levemente maior, o que corrobora as hipóteses relacionadas à complexidade vegetal e menor amplitude térmica quando comparada ao campo, os campos da região estudada são campos não manejados há longos anos e, dessa forma, ocorre a dominância de *Andropogon lateralis*, gramínea alta que pode ser responsável por afetar a diversidade e riqueza de formigas em campos, como colocado por Dröse et al. (2019). Em ambos campo e floresta foram encontradas formigas que ocorreram somente em um ambiente. Entretanto, essa especificidade entre os ambientes pode ser determinada não somente pela adaptação da espécie, mas sim às

características específicas do local de estudo, principalmente relacionado à temperatura de cada ambiente.

Algumas espécies são conhecidas em sua maioria por habitarem florestas, como *Pachycondila striata*, por exemplo, e que nesse estudo foi encontrada em ambos os ambientes, possivelmente relacionado ao efeito de borda ou devido à adaptação à diferentes amplitudes térmicas dos ambientes coexistentes (Klunk et al. 2018). Diamond et. al. (2012) sugerem que a tolerância a temperatura das diferentes espécies de formigas está relacionada com sua história evolutiva e filogenética. Campos e florestas interagem desde o Pleistoceno, no entanto, a floresta predominava muito antes disso. Assim, se conhece linhagens distintas de formigas que habitam florestas e campos, embora não tenham sido encontradas linhagens filogeneticamente distintas adaptadas para cada ambiente no sul do Brasil (Dröse et al., 2019). Dessa maneira, pode-se afirmar que a amplitude térmica é um fator importante para a presença dessas espécies de formigas em determinado ambiente quando comparada com a composição vegetal, por exemplo.

A temperatura se mostrou um fator determinante na diversidade de formigas, sendo encontrada diferentes comunidades de formigas em campos e florestas, selecionando espécies mais adaptadas à temperatura de determinado ambiente, assim como visto por Dröse et. al. (2019) para os campos do sul do Brasil. Da mesma forma, é difícil afirmar que espécies encontradas neste estudo sejam específicas de determinado ambiente quando se leva em consideração a amplitude térmica, visto que não foi levado em consideração dados como disponibilidade de recursos ou de complexidade vegetal de cada ambiente. Espécies campestres tendem a ter mais tolerância à maiores amplitudes térmicas (Calazans et. al. 2020), suportando diferentes faixas de temperatura ao longo do dia e, mesmo que a variação de temperatura entre os ambientes seja diferente (maior no campo e menor na floresta), as espécies que foram encontradas em ambos os ambientes

mostraram nichos térmicos distintos. Espécies como *Linepithema micans* e *Solenopsis invicta* estão associadas a maior amplitude térmica e possuem nichos térmicos diferentes para campo e floresta. Em contrapartida, espécies como *Pheidole hetschkoi* e *Pheidole obtusopilosa* estão associadas a menores amplitudes térmicas, mostrando que as espécies comuns a ambos os ambientes possuem diferentes nichos térmicos dependendo do ambiente em que são encontradas.

Dito isso, além da seleção das espécies determinada pela diferença entre os habitats, como estrutura vegetal, tipo de solo, entre outras características (Holt 2009; Hutchinson, 1957, Levine e Lambers, 2009), as espécies podem, possivelmente, também serem selecionadas pela temperatura de cada ambiente.

Entre os métodos de coleta, pitfalls ainda se mostram mais consistentes em relação à coleta da comunidade local (Andersen, 1991). Entretanto, pitfalls acabam tendo uma instalação, coleta e triagens mais exaustivas. Nesse estudo, mostramos que as iscas de captura de mel e sardinha recuperaram padrões semelhantes das comunidades de campo e floresta. Assim, as iscas podem ser utilizadas como método de coleta mais rápido e prático para futuros estudos que busquem identificar e/ou comparar comunidades de formigas. Mesmo que recuperem padrões semelhantes, ambos os métodos possuem vantagens e desvantagens. Pitfalls requerem menos atenção e podem ficar instalados ao longo do tempo de amostragem sem muitos cuidados. Em contrapartida, as iscas podem ser mais práticas e fáceis na hora da triagem pelo fato de atraírem principalmente as formigas, porém, a coleta utilizando este método requer mais atenção principalmente em períodos noturnos.

Estudos mais longos devem ser feitos no futuro levando em consideração um maior número de variáveis para determinar com mais precisão a relação da complexidade vegetal entre campos e florestas e a temperatura de cada ambiente, para que assim sejam

melhor elucidadas questões de especificidade das espécies de formigas à determinado ambiente, além da efetividade das iscas de captura, visto que foram utilizadas neste estudo em apenas 3 momentos do dia.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) por financiar a pesquisa e dar suporte ao primeiro autor. Agradecemos aos funcionários da RPPN Pró-Mata pelo serviço e suporte oferecido durante as estadias no local. Mariana Beal Neves e Gabriel Gonçalves pelo apoio e conhecimento compartilhado durante as coletas. William Dröse, quem revisou e identificou as morfoespécies de formigas coletadas.

REFERÊNCIAS

Andersen, A. N. (1991). Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Australian Journal of Ecology*, 16(3), 273-279.

Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>

Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2015). Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3, e1241.

Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2015). Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3, e1241.

Arruda, A. R. D. (2017). Efeito de variáveis ambientais e alteração da vegetação na riqueza de endemismos e comunidades de aves na Caatinga.

BOLTON B. An online catalog of the ants of the world. Available from: (accessed 14 May 2020), 2021. Available at: <http://antcat.org> [Accessed May 7, 2022]

Brown, G. R., & Matthews, I. M. (2016). A review of extensive variation in the design of pitfall traps and a proposal for a standard pitfall trap design for monitoring ground-active arthropod biodiversity. *Ecology and evolution*, 6(12), 3953-3964.

Calazans, E. G., Costa, F. V. D., Cristiano, M. P., & Cardoso, D. C. (2020). Daily dynamics of an ant community in a mountaintop ecosystem. *Environmental Entomology*, 49(2), 383-390.

Cerda, X., Retana, J., & Cros, S. (1997). Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of animal ecology*, 363-374.

Cerdá, X., Retana, J., & Manzaneda, A. (1998). The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, 117(3), 404-412.

De Caceres, M., Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: índices and statistical inference. *Ecology*, URL <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/>

Diamond, S. E., Sorger, D. M., Hulcr, J., Pelini, S. L., Toro, I. D., Hirsch, C., ... & Dunn, R. R. (2012). Who likes it hot? A global analysis of the climatic, ecological, and evolutionary determinants of warming tolerance in ants. *Global Change Biology*, 18(2), 448-456.

Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Dröse, W., Podgaiski, L. R., Dias CF, Mendonça MdS, Jr. (2019) Local and regional drivers of ant communities in forest-grassland ecotones in South Brazil: A taxonomic and phylogenetic approach; *PLoS ONE* 14(4): e0215310. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215310>

Dufrêne, M. and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.

Gibb, H., Sanders, N. J., Dunn, R. R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., ... & Parr, C. L. (2015). Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage

structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150418.

Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19659-19665.

HUTCHINSON, G. E. (1957). The multivariate niche. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* (Vol. 22, pp. 415-421).

Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlinn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs and Helene Wagner (2020). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

King, J. R., & Porter, S. D. (2005). Evaluation of sampling methods and species richness estimators for ants in upland ecosystems in Florida. *Environmental Entomology*, 34(6), 1566-1578.

Klunk, C. L., Giehl, E. L. H., Lopes, B. C., Marcineiro, F. R., & Rosumek, F. B. (2018). Simple does not mean poor: grasslands and forests harbor similar ant species richness and distinct composition in highlands of southern Brazil. *Biota Neotropica*, 18.

Kraft NJ, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*. 2015; 29: 592–599.

Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>

Levine, J. M., & HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, *461*(7261), 254-257.

Lewinsohn, T. M., & Prado, P. I. (2005). How many species are there in Brazil?. *Conservation Biology*, *19*(3), 619-624.

MAGURRAN, Anne E. Measuring biological diversity. John Wiley & Sons, 2003.

Marcus W. Beck (2021). ggord: Ordination Plots with ggplot2. R package version 1.1.6.

Oms, C. S., Cerdá, X., & Boulay, R. (2017). Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants?. *The Science of Nature*, *104*(5), 1-7.

Peres-Neto, P.R. and Jackson, D.A. (2001). How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* *129*: 169-178.

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Romero, H., & Jaffe, K. (1989). A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica*, 348-352.

Sanders, N. J., Crutsinger, G. M., Dunn, R. R., Majer, J. D., & Delabie, J. H. (2007). An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly. *Biotropica*, *39*(3), 422-427.

Wang, C., Strazanac, J., & Butler, L. (2001). A comparison of pitfall traps with bait traps for studying leaf litter ant communities. *Journal of Economic Entomology*, *94*(3), 761-765.

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev. Ecol Syst.* 2002; 33: 475–505.

Weiser, M. D., Sanders, N. J., Agosti, D., Andersen, A. N., Ellison, A. M., Fisher, B. L., ... & Dunn, R. R. (2010). Canopy and litter ant assemblages share similar climate–species density relationships. *Biology Letters*, 6(6), 769-772.

Zuur, Alain F. et al. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer, 2009.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Espécie	IndVal.g		p-valor
	Campo	Floresta	
<i>Acromyrmex_coronatus</i>	0.150	0.298	0.733
<i>Acromyrmex_sp.</i>	0.000	0.333	0.718
<i>Anochetus_altisquamis</i>	0.000	0.667	0.122
<i>brachymyrmex_sp.1</i>	0.793	0.079	0.032
<i>brachymyrmex_sp.2</i>	0.241	0.230	0.758
<i>brachymyrmex_sp.3</i>	0.000	0.333	0.758
<i>Camponotus_rufipes</i>	0.488	0.617	0.347
<i>Camponotus_sp.</i>	0.000	0.333	0.732
<i>Crematogaster_sp.</i>	0.000	0.816	0.038
<i>Cyphomyrmex_gr._Rimosus._sp.</i>	0.000	0.333	0.733
<i>Hypoponera_sp.1</i>	0.000	0.333	0.733
<i>Hypoponera_sp.2</i>	0.333	0.000	0.733
<i>Labidus_sp.</i>	0.333	0.000	0.732
<i>Linepitema_micans</i>	0.529	0.672	0.061
<i>Myrmelachista_gallicola</i>	0.412	0.162	0.460
<i>Myrmelachista_sp.</i>	0.177	0.399	0.430
<i>Nylanderia_sp.</i>	0.133	0.611	0.099
<i>Octostruma_rugifera</i>	0.333	0.000	0.733
<i>Oxyepocus_sp.</i>	0.471	0.000	0.415
<i>Pachycondila_striata</i>	0.631	0.616	0.664
<i>Pheidole_gr._Tristis._sp.1</i>	0.471	0.000	0.430
<i>Pheidole_flavens</i>	0.426	0.773	0.042
<i>Pheidole_hetschkoi</i>	0.516	0.633	0.199
<i>Pheidole_obtusopilosa</i>	0.696	0.301	0.137
<i>Pheidole_pampana</i>	0.667	0.000	0.109
<i>Pheidole_radoszkowskii</i>	0.333	0.000	0.733
<i>Pheidole_sp.1</i>	0.238	0.859	0.012
<i>Pheidole_sp.2</i>	0.000	0.333	0.758
<i>Pheidole_sp.3</i>	0.333	0.000	0.734
<i>Pheidole_sp.4</i>	0.000	0.333	0.732
<i>Pheidole_sp.5</i>	0.333	0.000	0.740
<i>Pseudomyrmex_pr._Flavidulus</i>	0.333	0.000	0.740
<i>Pseudomyrmex_terminatus</i>	0.254	0.216	0.733
<i>Solenopsis_invicta</i>	0.763	0.409	0.022
<i>Solenopsis_sp.1</i>	0.577	0.577	0.741
<i>Solenopsis_sp.2</i>	0.000	0.667	0.130
<i>Strumigenys_lousianae</i>	0.333	0.000	0.733
<i>Wasmannia_auropunctata</i>	0.333	0.000	0.733
<i>Wasmannia_sp.</i>	0.466	0.477	0.716

Tabela suplementar 1: Valor da análise de espécies indicadoras de cada ambiente (IndVal.g) das espécies de formigas encontradas



Fig. suplementar 1: Distribuição dos pitfalls



Fig. suplementar 2: Distribuição das iscas de mel e sardinha



Fig. suplementar 3: Mosaico campo-floresta em que o estudo foi realizado