



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA

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

**PARTIÇÃO DE NICHOS E TOLERÂNCIA TERMAL DE
FORMIGAS ARBÓREAS EM UMA SAVANA NEOTROPICAL**

LINO ABDELNOUR ZUANON

2018

LINO ABDELNOUR ZUANON

**PARTIÇÃO DE NICHOS E TOLERÂNCIA TERMAL DE
FORMIGAS ARBÓREAS EM UMA SAVANA NEOTROPICAL**

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

Orientador

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

Z93p
2018

Zuanon, Lino Abdelnour, 1993-

Partição de nicho e tolerância termal de formigas arbóreas em uma savana neotropical [recurso eletrônico] / Lino Abdelnour Zuanon. - 2018.

Orientador: Heraldo Luis de Vasconcelos.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2023.8059>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Vasconcelos, Heraldo Luis de, 1962-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

André Carlos Francisco
Bibliotecário - CRB-6/3408

13/03/2018

SEI/UFU - 0293012 - Ata



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de
 Recursos Naturais
 Av. Pará, 1720 - Bairro Umarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8641 - Campus Umarama - <http://www.ppgeco.ib.ufu.br/>



ATA

Ata da defesa de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais - Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia.

Defesa da **Dissertação de Mestrado Acadêmico nº 259/PPGECR**

Data: **26 de fevereiro de 2018**

Discente: **11612ECR014 – Lino Abdelnour Zuanon**

Título da Dissertação: **“Partição de nicho e tolerância termal de formigas arbóreas em uma savana neotropical”**

Área de concentração: **Ecologia**

Linha de pesquisa: **Ecologia de comunidades de formigas**

Vinculação ao Projeto de Pesquisa: **“Padrões de diversidade e processos ecológicos em ecossistemas de Cerrado na região do Triângulo Mineiro e Sudeste de Goiás (sub-bacia do Rio Paranaíba)”**

Às **09 horas** do dia **26 de fevereiro** do ano de **2018**, na **sala 121 do Bloco 8C** – Campus Umarama, da Universidade Federal de Uberlândia reuniu-se a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, composta pelos Doutores: **Ricardo Ildefonso de Campos (UFV)**, **Solange Cristina Augusto (UFU)** e **Heraldo Luis de Vasconcelos (UFU)** orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos, o(a) Presidente da mesa, Dr(a). Heraldo Luis de Vasconcelos apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradecendo a presença do público e concedendo ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente, o tempo de arguição e resposta foram estabelecidos conforme as normas do Programa.

A seguir, o(a) Senhor(a) Presidente concedeu a palavra aos examinadores, que passaram a arguir o(a) candidato(a). Finalizada a arguição, que ocorreu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu os conceitos finais.

Em face do resultado obtido, a Banca Examinadora considerou o(a) candidato(a) aprovado(a), sugerindo novo título para o trabalho (quando couber): não se aplica

Esta defesa de Dissertação de Mestrado Acadêmico é parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre. O competente diploma será expedido após o cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar, foram encerrados os trabalhos às 11 horas e 10 minutos. Foi lavrada a presente ata que, após lida e aprovada, foi assinada pela Banca Examinadora.

Documento assinado eletronicamente por **Solange Cristina Augusto, Professor(a) do Magistério Superior**, em 26/02/2018, às 11:24, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º,

13/03/2018

SEI/UFU - 0293012 - Ata



§ 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ricardo Ildelfonso de Campos, Usuário Externo**, em 26/02/2018, às 11:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Heraldo Luis de Vasconcelos, Professor(a) do Magistério Superior**, em 26/02/2018, às 11:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **0293012** e o código CRC **C0A355DB**.

Agradecimentos

Ao professor Heraldo Vasconcelos, pelo apoio e orientação durante o mestrado.

Aos membros da banca examinadora.

Aos amigos do laboratório.

Ao camarada e ajudante de campo Adilson Quero.

Ao camarada Flávio Camarota.

Aos meus pais e minha irmã, pela paciência e compreensão.

Ao CNPq e CAPES, pela bolsa de estudo.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente para a minha formação e a realização desse trabalho.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO.....	9
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	12
3 RESULTADOS	16
4 DISCUSSÃO.....	23
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29

Resumo

ZUANON, L.A. Partição de nicho e tolerância termal de formigas arbóreas em uma savana Neotropical. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. p. 34, 2018.

A partição de nicho é um dos mecanismos mais usados quando se tenta explicar a diversidade em escalas locais; porém, apesar de frequente, a importância da partição de nicho para comunidades de formigas parece ser contextual. Em comunidades com partição temporal e espacial de nicho, espécies de formigas arbóreas acabam expostas a diferentes condições ambientais, como a temperatura. Como a maquinaria que define os limites termais é altamente custosa, espera-se adaptação pelas espécies ativas em diferentes períodos ou utilizando microhabitats distintos. Neste sentido, estudei o nicho espacial, trófico e temporal e o padrão de co-ocorrência espacial de uma comunidade de formigas arbóreas em uma savana neotropical. Ainda, determinei a tolerância termal de espécies ativas durante diferentes horários do dia para saber se existe uma relação entre temperatura de atividade e a tolerância termal das espécies. Amostrei formigas em 90 árvores da espécie *Caryocar brasiliensis* em três períodos diferentes: manhã (06:00-08:00), tarde (12:00-14:00pm) e noite (23:00-01:00) e registrei a temperatura do ar durante todos os eventos de amostragem. Para determinar o nicho trófico de formigas arbóreas, coloquei aleatoriamente oito iscas de quatro tipos (açúcar, urina, azeite e insetos mortos) em diferentes ramos de cada árvore amostrada. A tolerância termal (temperatura máxima tolerada por operárias de formigas antes de morrer) das espécies de formigas mais comuns foi determinada no laboratório usando um equipamento de banho seco. Houve evidência de partição temporal entre as espécies de formigas arbóreas, além de sobreposição trófica elevada e um padrão espacial segregado na escala de árvores. Ainda, encontrei uma tendência de pares de espécies com maior sobreposição temporal estarem mais segregados espacialmente que pares com menor sobreposição temporal. Também houve uma relação positiva entre temperatura de atividade e tolerância termal, que indica que a divisão de horário de atividade entre as espécies não é resultante apenas da competição, mas também da restrição fisiológica das espécies às temperaturas altas. Encontrei que a partição de nicho é um mecanismo presente da comunidade estudada. Mesmo que de modo geral as espécies de formiga se alimentem dos mesmos itens, elas os utilizam de modo diferencial ao forragearem em diferentes períodos, ou ocupando diferentes árvores, aumentando a chance de coexistência entre si.

Palavras-chave: Regras de montagem de comunidades, Cerrado, Brasil, Teoria da Adaptação Termal, dossel, nicho alimentar, período de forrageio.

Abstract

ZUANON, L.A. Niche partitioning and thermal tolerance of arboreal ants in a Neotropical savanna. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. p. 34, 2018.

Niche partitioning is among the most frequent mechanisms invoked to explain diversity at local scales. However, the importance of niche partitioning for ant communities seems to be contextual. In communities with temporal and spatial niche partitioning, arboreal ant species are exposed to different environmental conditions, such as temperature. Since the machinery that defines the thermal limits is highly expensive, adaptation by species active in different periods or using different microhabitats is expected. I studied the spatial, trophic and temporal niche in an arboreal ant community in a *cerrado* savanna and determined the thermal tolerance of species active during different hours of the day. I sampled ants in 90 *Caryocar brasiliense* trees at three different periods: morning (06:00-08:00am), afternoon (12:00-02:00pm) and night (11:00pm-01:00am), and recorded the air temperature during all sampling events. In order to determine the trophic niche of arboreal ants, eight baits of four types (sugar, urine, olive oil and dead insects) were randomly placed in different branches of each sampled tree. The thermal tolerance (maximum temperature tolerated by ant workers before dying) of the most common ant species was determined in the laboratory using a dry heat bath. The analyses of the most frequent species showed significant temporal partitioning of day time and a high overlap in the use of trophic resources (bait types). Also, a segregated spatial pattern of co-occurrence at the scale of trees, with a tendency for pairs of species with greater temporal overlap to be more spatially segregated than pairs with less temporal overlap. There was also a positive relation between mean temperature of activity and thermal tolerance of species, which indicates that is also possible that physiological constrains can be more important than competition in determining temporal segregation. I found niche partitioning to be a relevant mechanism for the arboreal ants at the studied community. Even if species highly overlap in their diet, they avoid competition and maintain coexistence by occupying different trees or foraging at different periods of the day.

Key-words: Assembly rules, Cerrado, Brazil, Thermal Adaptation Hypothesis, canopy, food niche, activity schedule.

Introdução

Compreender a estrutura das comunidades é uma questão fundamental para os ecólogos, sendo que diferentes mecanismos são propostos de acordo com a escala espacial ou temporal em foco (Morin 2011). Em escalas locais, a composição de espécies de determinada comunidade pode ser em parte resultado de requerimentos de habitat, da mortalidade compensatória, dos efeitos estocásticos ou da partição de nicho (Chesson 2000, Morin 2011). O conceito de nicho varia entre diferentes autores; entretanto, é possível defini-lo amplamente como o conjunto de condições ambientais necessárias para a espécie satisfazer seus requisitos mínimos para sobrevivência e os efeitos da espécie sobre essas condições ambientais (Chase & Leibold 2003). Dentre as inúmeras dimensões que compõe o nicho, as mais comuns são a espacial, a temporal e a trófica (Schoener 1974).

A ideia da partição de nicho como um mecanismo mantenedor de diversidade é baseada na teoria da similaridade limitante. Basicamente, maior diferença entre as espécies geralmente implica em redução na competição e aumento na chance de coexistência (Hutchinson 1959, MacArthur & Levins 1967, Abrams 1983, Levine & HilleRisLambers 2009). Logo, em comunidades estruturadas pela competição, espera-se que espécies com uso similar de recursos tenham menos de chance de co-ocorrer que espécies com usos distintos de recursos. Por outro lado, quando as características ambientais são mais importantes na estruturação da comunidade, espera-se que espécies com traços parecidos tenham mais chances de co-ocorrer (Chesson 2000, Fowler et al 2014).

Por ser vista como um meio de evitar a exclusão competitiva, a partição de nicho é frequentemente proposta para explicar a coexistência de espécies em comunidades de

formigas, uma vez que a competição é tida como uma das principais forças estruturadoras destas comunidades (Holldobler & Wilson 1990). Apesar de ser um mecanismo frequente, a importância da partição de nicho para comunidades de formigas parece ser contextual (Leibold & McPeck 2006, Fowler et al 2014), já que alguns estudos demonstram esta ser fundamental (Albrecht & Gotelli 2001, Houadria et al 2015) enquanto outros encontram apenas evidência limitada de sua influência na coexistência entre as espécies (Andersen et al 2013). Recentemente, um estudo com formigas arbóreas mostrou que os padrões de co-ocorrência são melhor explicados por competição do que por requerimentos de habitat (Camarota et al 2016); logo, é possível que a partição de nicho possa ser importante para manter a diversidade local deste grupo.

A utilização de recursos distintos ou o uso diferencial do mesmo recurso podem alterar características das espécies. Dependendo de quão forte é a partição do nicho, é possível ocorrerem adaptações morfológicas, fisiológicas e até comportamentais (Schoener 1974, Pianka 1981, Chase & Leibold 2003). Devido à partição de nicho espacial e temporal, formigas arbóreas da mesma comunidade acabam expostas a diferentes condições ambientais, como a temperatura (Kaspari et al 2015, Stark et al 2017). Além de variar amplamente em diferentes escalas, a temperatura é extremamente importante para pequenos animais ectotérmicos, já que o baixo teor de gordura armazenado em seus corpos, sua elevada taxa metabólica, além da razão alta entre área de superfície e volume corporal, aumentam o risco de dissecação (Gibbs 2003, Harrison et al 2012). Ainda, a maquinaria que define os limites termais é altamente custosa, o que implica em adaptação pelas espécies ativas em diferentes períodos ou utilizando microhabitats distintos (Angilletta 2009, Kaspari et al 2015, Kaspari et al 2016).

Para compreender os fatores que ajudam a manter a coexistência entre as espécies é preciso considerar a interação entre as dimensões do nicho. Nesse sentido, avaliar as

diferentes dimensões do nicho de um modo concomitante se torna essencial (Houadria et al 2015). Até o momento, não há estudos que avaliaram simultaneamente a partição de nicho espacial, temporal e alimentar para formigas arbóreas. Além disso, não existem trabalhos avaliando a diferença na tolerância termal entre formigas arbóreas ativas em diferentes horários de atividade e nem a relação entre restrições fisiológicas e competição na determinação da partição temporal.

Sendo assim, trabalhando com uma comunidade de formigas arbóreas em uma savana neotropical e utilizando uma série de modelos nulos, fiz as seguintes perguntas: a) existe evidência de um padrão não aleatório de sobreposição de nicho espacial, alimentar e temporal? b) existe evidência de um padrão não aleatório de co-ocorrência espacial na escala de áreas ou na escala de árvores? c) existe relação entre a temperatura média de atividade e a tolerância termal das espécies? Apesar da grande variação de itens alimentares utilizados por formigas (Stradling 1978, Bluthgen 2003, Holldobler & Wilson 1990, Bluthgen & Feldhaar 2010), acredita-se que a teia alimentar de formigas arbóreas seja amplamente baseada em recursos derivados de plantas (Bluthgen et al. 2000; Dejean et al. 2000, Davidson et al. 2003). Se as formigas arbóreas realmente possuem hábitos alimentares majoritariamente herbívoros, espero que no geral a sobreposição de nicho trófico seja elevada na comunidade, mesmo que algumas espécies possam ser mais frequentes em alguns tipos de iscas. Consequentemente, levando em consideração a complementaridade de nicho, é de se esperar que essa possível sobreposição trófica seja compensada por uma sobreposição espacial ou temporal menor que a esperada ao acaso (Schoener 1968, 1974). Tendo em vista a variação térmica que ocorre diariamente no dossel de árvores (Stark et al 2017), também espero que exista uma relação positiva entre temperatura de atividade e a tolerância termal das espécies. Finalmente, foram avaliados os padrões observados de co-ocorrência espacial de acordo com características biológicas

das espécies. É de se esperar que pares de espécies com padrão agregado de co-ocorrência possuam menor sobreposição de nicho entre si, enquanto que pares segregados possuam maior sobreposição de nicho.

Material e Métodos

Área de estudo

A coleta de dados foi realizada entre Dezembro de 2016 e Março de 2017 na Reserva Ecológica do Panga, uma área de 404 hectares localizada ao sul de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (19° 10' S, 48° 23' O). Todas as observações e experimentos foram realizados em áreas de cerrado *sensu stricto*, uma fitofisionomia de savana composta por um estrato superior de árvores e arbustos e um estrato inferior formado por gramíneas, ervas e pequenos arbustos (Eiten 1972). A temperatura média anual desta região é de 22°C e a precipitação média é de 1650 mm (Embrapa 1982).

Nicho espacial, alimentar e temporal

Coloquei quatro tipos diferentes de iscas em 90 árvores de *Caryocar brasiliense* com altura variando entre 3 e 6m. Estas árvores estavam situadas em seis áreas fisionomicamente similares e distantes 550-1800 m entre si, com um total de 15 árvores por área. As iscas foram distribuídas em três horários: pela manhã (06:00-08:00h), à tarde (12:00-14:00h) e à noite (23:00-01:00h). Em cada um destes três períodos, medi a temperatura do ar com um termo-higrômetro digital fixado a uma altura de aproximadamente 2 m em um ramo de um indivíduo de *C. brasiliense* em cada área. Em cada um dos três períodos as iscas foram oferecidas por duas horas. As iscas foram

colocadas dentro de potes plásticos (90 ml de volume, diâmetro de abertura de 5 cm) os quais foram presos com arame nos galhos das árvores (Figura 1).



Figura 1. Iscas colocadas em potes plásticos (90 ml de volume, diâmetro de abertura de 5 cm) presas com arame nos galhos das árvores.

Aleatoriamente foram colocadas duas iscas de cada tipo em cada árvore, totalizando oito iscas por árvore. Utilizei quatro tipos de iscas que representassem recursos naturalmente disponíveis para formigas arbóreas: solução de água e açúcar (20% vol.), urina, azeite de oliva e insetos mortos. A solução de água e açúcar simulava o açúcar presente no néctar das plantas e a urina representava excretas de vertebrados. Para representar o ácido oleico, encontrado em óleos vegetais e gorduras animais (Wilson et al 1958, Hughes et al 1994), usei azeite de oliva. Também utilizei como isca formigas da espécie *Camponotus sericeiventris* e besouros da família *Scarabaeidae*, ambos mortos

por congelamento, para simular insetos mortos encontrados pelas formigas forrageando no dossel das árvores. As formigas atraídas para as iscas do mesmo tipo foram agrupadas formando assim quatro amostras compostas (uma de cada tipo de isca) por árvore, totalizando 1080 amostras compostas entre as seis áreas e os três períodos amostrais. Além disso, realizei coleta ativa das espécies forrageando nas árvores ao longo de cada um dos três períodos amostrais. Para isso, as árvores foram inspecionadas visualmente por 5 minutos em cada período com intuito de coletar espécies além daquelas presentes nas iscas, e adquirir mais informação sobre o horário de atividade das espécies para a análise de sobreposição de nicho temporal da comunidade.

Tolerância termal

A tolerância termal de 12 das 14 espécies mais frequentes nas iscas foi determinada utilizando um equipamento de banho seco (Banho Seco Kaski modelo K80-S01/02). Em cada teste ($n = 5$ testes por espécie) oito operárias da mesma espécie foram colocadas individualmente em tubos do tipo eppendorf vedados por algodão e colocados aleatoriamente no equipamento de banho seco. A temperatura inicial do teste foi de 36 graus, sendo esta foi aumentada em dois graus a cada 10 minutos de exposição até a morte ou perda permanente de coordenação muscular das operárias. O processo foi repetido cinco vezes, totalizando 40 operárias testadas por espécie de formiga. Todas as espécies foram coletadas em pelo menos duas áreas diferentes e os testes foram realizados dentro de um período máximo de até quatro horas após a coleta das formigas em campo. Considerei a tolerância termal das espécies como a temperatura média de morte ou perda permanente de coordenação muscular das 40 operárias, avaliada em intervalos de 10 minutos ao longo dos testes de tolerância termal. *Tapinoma* sp. 1 e *Wasmannia lutzi* não foram testadas devido a baixa abundância de ambas na comunidade e a baixa taxa de recrutamento nas iscas.

Análise dos dados

Utilizei o índice de Pianka para medir a sobreposição de nicho entre os pares de espécies (Pianka, 1973). Este índice é simétrico e varia entre 0 (nenhuma sobreposição) e 1 (sobreposição completa). Realizei as análises de sobreposição de nicho com os dados de proporção de incidência das espécies nos diferentes tipos de iscas (nicho trófico), nas árvores de diferentes áreas (nicho espacial) ou nos diferentes períodos amostrados (nicho temporal). Para compreender melhor os padrões encontrados também analisei a variância do índice de Pianka, já que ela indica se existe estrutura de guildas na comunidade (Winemiller & Pianka 1990). Para a análise de sobreposição de nicho espacial e alimentar, utilizei modelos nulos com o algoritmo RA3 (Lawlor, 1980b). Para gerar o modelo nulo esse algoritmo não apaga os valores de utilização de recursos medidos em minha amostragem, apenas os embaralha. Sendo assim, ele mantém a largura original do nicho de cada espécie (Gotelli & Graves, 1996). Já para a sobreposição temporal, utilizei tanto o algoritmo RA3 quanto o ROSARIO, sendo o último específico para dados circulares como o tempo (Castro-Arellano et al 2010).

Realizei as análises de co-ocorrência espacial com os dados de incidência das espécies nas seis áreas e também em cada uma das 90 árvores. Empreguei a métrica C-score, que mede as associações entre as espécies baseadas no número de “unidades de *checkerboard*” entre elas. Quanto maior o c-score, menor é o número de co-ocorrências e mais segregada, em média, é a comunidade (Stone & Roberts 1990). Utilizei o algoritmo “*fixed-fixed*” (Ulrich & Gotelli 2007) tanto para as 14 espécies mais comuns quanto para cada par de espécies (91 pares).

Para determinar a temperatura de atividade das espécies, efetuei uma média ponderada entre a temperatura registrada em cada período amostral e o número de

ocorrência das espécies em cada um destes períodos. Utilizei uma média ponderada para dar maior peso para temperaturas em que as formigas foram mais frequentes. Realizei uma correlação simples para verificar se existe relação entre a tolerância termal e a temperatura de ocorrência das espécies.

As análises de sobreposição de nicho e de co-ocorrência para a comunidade inteira foram realizadas no programa R versão 3.3.2 (R Core Team 2016), utilizando o pacote *EcosimR* (Gotelli et al. 2016). As análises de co-ocorrência par a par foram realizadas com o programa PAIRS (Ulrich 2008).

Resultados

Foram registradas 31 espécies de formigas pertencentes a 13 gêneros (Tabela 1), sendo sete espécies encontradas apenas de tarde e sete encontradas apenas de noite. Nenhuma espécie foi encontrada exclusivamente no período da manhã.

Tabela 1: Incidência de espécies em iscas nos três períodos amostrados. *Espécies utilizadas nas análises

Espécies	Período do dia			Total de iscas	Total de árvores
	Manhã	Tarde	Noite		
<i>Solenopsis</i> sp. 1*	50	55	39	144	45
<i>Camponotus senex</i> *	34	70	0	106	42
<i>Azteca</i> sp. 1*	25	41	6	72	28
<i>Camponotus bonariensis</i> *	0	0	69	69	47
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1*	7	4	30	41	27
<i>Cephalotes pusillus</i> *	13	16	1	30	9
<i>Neoponera villosa</i> *	15	4	9	28	24
<i>Pseudomyrmex urbanus</i> *	2	21	0	23	15
<i>Tapinoma</i> sp. 1*	6	2	12	20	9
<i>Wasmannia lutzii</i> *	7	3	8	18	8
<i>Pheidole radoskwoskii</i> *	8	1	6	15	6
<i>Crematogaster</i> sp. 1	5	5	4	14	2
<i>Ectatomma tuberculatum</i> *	7	6	0	13	12
<i>Camponotus atriceps</i> *	0	0	12	12	5
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> *	1	9	0	10	9
<i>Camponotus melanoticus</i>	0	0	6	6	5
<i>Camponotus renggeri</i>	0	0	6	6	4
<i>Atta laevigata</i>	4	0	2	6	5
<i>Pheidole subarmata</i>	0	0	5	5	3
<i>Camponotus blandus</i>	1	3	0	4	2
<i>Cephalotes maculatus</i>	2	1	1	4	2
<i>Cephalotes persimilis</i>	0	3	0	3	2
<i>Pheidole fracticeps</i>	1	1	1	3	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	0	3	0	3	3
<i>Cephalotes depressus</i>	0	2	0	2	1
<i>Cephalotes atratus</i>	0	1	0	1	1
<i>Cephalotes grandinosus</i>	0	1	0	1	1
<i>Pheidole oxyops</i>	0	0	1	1	1
<i>Pheidole triconstricta</i>	0	0	1	1	1
<i>Pseudomyrmex simplex</i>	0	1	0	1	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1	0	1	0	1	1

Pheidole fracticeps e *Pheidole oxyops* foram capturadas apenas em iscas de açúcar, *Pheidole triconstricta* apenas em iscas de insetos mortos e *Cephalotes grandinosus*, *Pseudomyrmex simplex* e *Pseudomyrmex* sp.1 foram capturadas apenas em iscas de urina. Entretanto, com exceção de *Pheidole fracticeps*, todas estas demais espécies foram encontradas em apenas uma isca de uma só árvore.

Como boa parte das espécies foi coletada em baixa frequência, realizei os testes de sobreposição de nicho e de co-ocorrência apenas com as que estavam presentes em mais de 10 iscas, sendo assim um total de 14 espécies pertencentes a 11 gêneros (Tabela 1). Dentre estas, quatro espécies foram exclusivamente diurnas (manhã e tarde) e duas exclusivamente noturnas (Figura 2). A sobreposição de nicho temporal foi menor que a esperada ao acaso (Tabela 2). Além disso, a variância do índice de Pianka foi maior que a esperada ao acaso para o nicho temporal (Observado: 0.107, Simulado: 0.084, $p=0.007$).

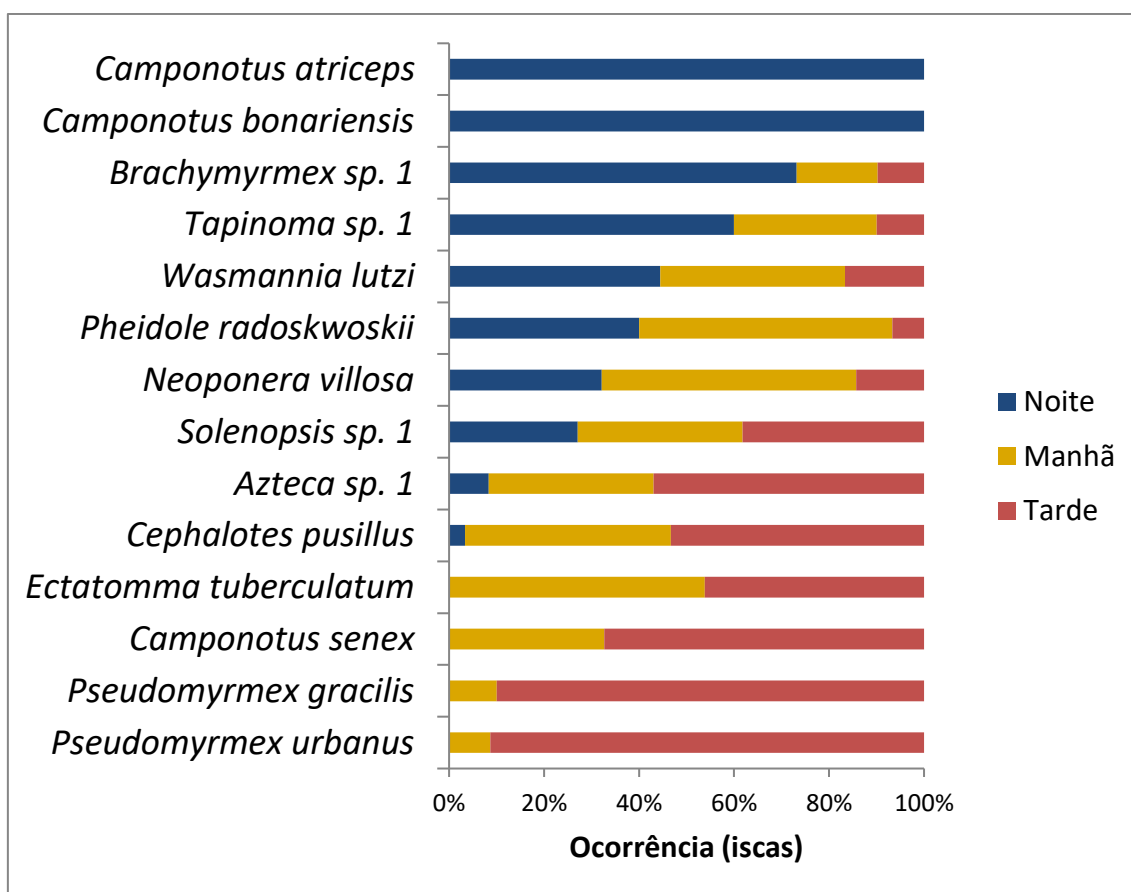


Figura 2. Frequência de ocorrência (% do total de iscas) das 14 espécies mais comuns na comunidade entre os três períodos amostrados do dia.

Nenhuma das espécies mais comuns foi capturada em apenas um tipo de isca e 11 das 14 espécies mais comuns utilizaram todos os tipos de iscas (Figura 3).

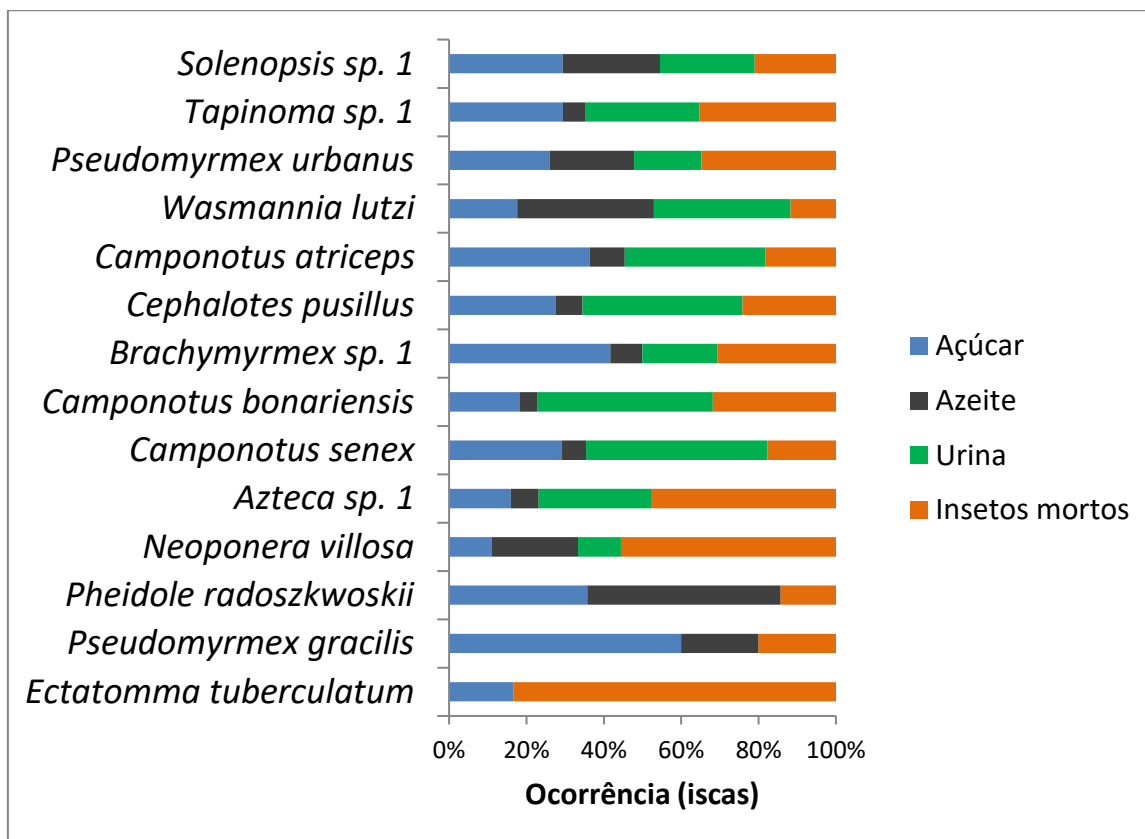


Figura 3. Frequência de ocorrência (% do total de iscas) das 14 espécies mais comuns na comunidade entre os quatro tipos de isca utilizados.

Pseudomyrmex gracilis e *Pheidole radoszkowskii* não foram capturadas em iscas de urina e *Ectatomma tuberculatum* não foi capturada em iscas de urina e de azeite. Entretanto, a sobreposição de nicho trófico entre as 14 espécies mais comuns, apesar de elevada, não foi diferente do esperado ao acaso (Tabela 2). De forma similar, a variância do índice de Pianka não diferiu do esperado ao acaso para nicho trófico (Observado: 0.030, Simulado: 0.034, $p = 0.209$).

Tabela 2: Algoritmo do modelo nulo, sobreposição observada e simulada para as três dimensões do nicho de formigas arbóreas. *Valores significativos

Dimensão	Algoritmo	Sobreposição observada	Sobreposição simulada	Valor de p
Temporal	Rosario	0.5911	0.7772	0.039*
Temporal	RA3	0.5912	0.6176	0.038*
Spatial (Trees)	RA3	0.1441	0.1527	0.178
Spatial (Areas)	RA3	0.6185	0.6277	0.326
Trophic	RA3	0.7519	0.7336	0.109

Dez das 14 espécies mais comuns estiveram presentes em 5 das 6 áreas (Figura 4), e a sobreposição de nicho espacial, tanto na escala de áreas quanto na escala de árvores, não foi diferente do esperado apenas por chance (Tabela 2). A variância do índice de Pianka também não diferiu do acaso para o nicho espacial tanto na escala de árvores (Observado: 0.012, Simulado: 0.014, $p= 0.113$), quanto na escala de áreas (Observado: 0.048, Simulado: 0.047, $p= 0.445$).

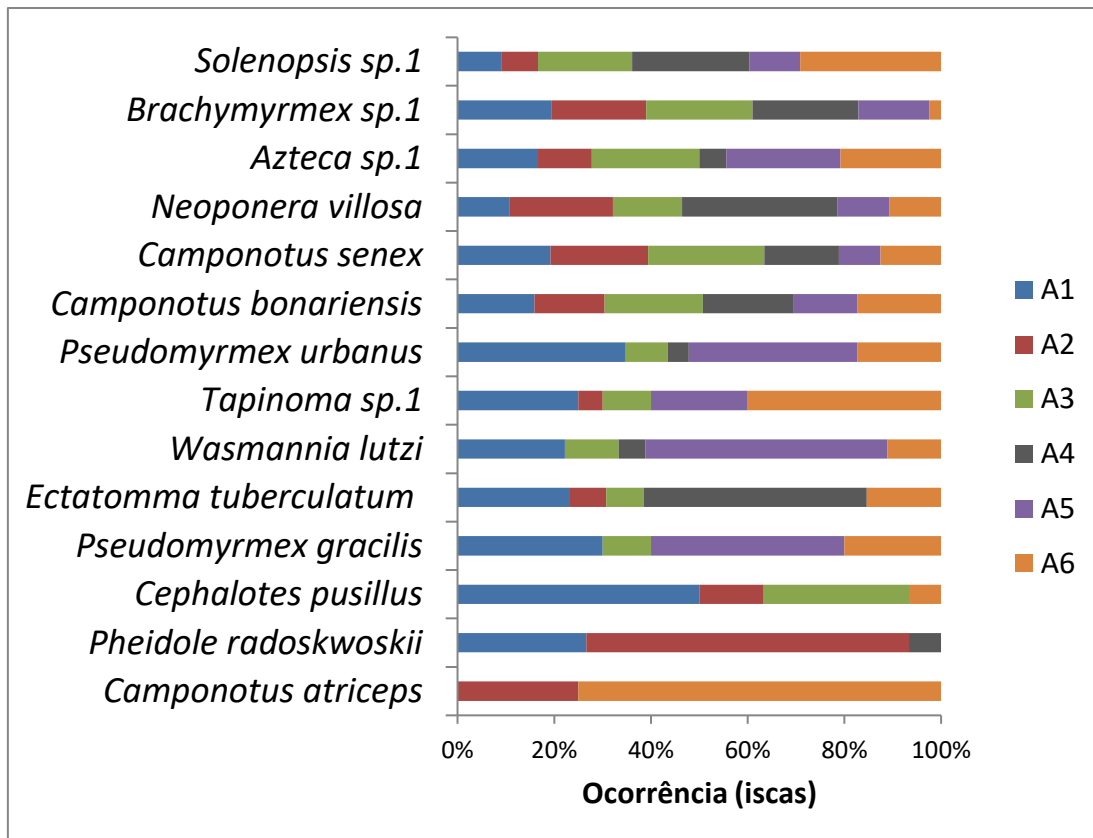


Figura 4. Frequência de ocorrência (% do total de iscas) das 14 espécies mais comuns na comunidade entre as seis áreas amostradas.

Nas análises de co-ocorrência em nível de comunidade (14 espécies mais comuns), obtive um C-score entre as áreas que não diferiu do esperado ao acaso (Observado: 0.461, Simulado: 0.433, $p=0.894$). Já na escala de árvores, se obteve um C-score maior que o esperado (Observado: 172.12, Simulado: 168.14, $p=0.018$), indicando um padrão segregado de co-ocorrência espacial para a comunidade. As análises par a par mostraram que, dentre os 91 possíveis pares de espécies, houve cinco pares significativamente segregados e três pares significativamente agregados. Algumas dessas associações podem ser derivadas simplesmente por chance, entretanto, entre os pares

segregados, três apresentaram alta sobreposição temporal, enquanto dois dos três pares agregados apresentaram baixa sobreposição (Tabela 3).

Tabela 3: Segregação espacial, sobreposição temporal, alimentar e espacial para os pares de espécies segregados e agregados. Sobreposição temporal medida com o algoritmo Rosario.

Pares segregados	C-score	Sobreposição temporal	Sobreposição trófica	Sobreposição espacial (árvores)	Sobreposição espacial (áreas)
<i>Camponotus bonariensis_Camponotus atriceps</i>	2.47	1	0.9059	0	0.5107
<i>Camponotus senex_Cephalotes pusillus</i>	2.3	0.9705	0.9895	0.0369	0.7919
<i>Solenopsis sp. 1_Azteca sp. 1</i>	3.19	0.9229	0.8009	0.0276	0.8316
<i>Azteca sp. 1_Wasmania lutzii</i>	2.19	0.6530	0.6679	0	0.8225
<i>Camponotus bonariensis_Azteca sp. 1</i>	2.7	0.1261	0.9213	0.1794	0.9144
Pares agregados					
<i>Solenopsis sp. 1_Tapinoma sp. 1</i>	-2.06	0.7711	0.8948	0.2031	0.7687
<i>Camponotus bonariensis_Solenopsis sp. 1</i>	-1.67	0.4646	0.8235	0.4338	0.9325
<i>Brachymyrmex sp. 1_Pseudomyrmex urbanus</i>	-1.74	0.1456	0.9259	0.2857	0.6478

Analisando as 12 espécies mais comuns de nossa amostragem, encontramos uma correlação positiva ($r = 0.592$, $n=12$, $p<0.05$) entre o valor de tolerância termal e a temperatura de atividade das espécies (Figura 5).

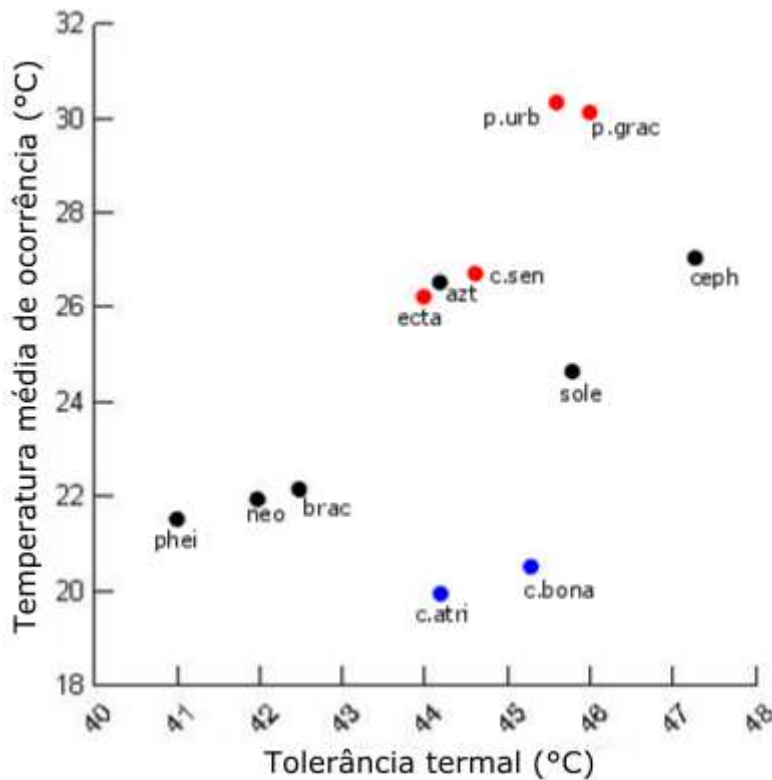


Figura 5: Relação entre tolerância termal e temperatura média de ocorrência de 12 das 14 espécies mais comuns na comunidade. Pontos vermelhos: espécies estritamente diurnas, Pontos azuis: espécies estritamente noturnas (azt: *Azteca* sp1, brac: *Brachymyrmex* sp1, c.atr: *Camponotus atriceps*, c.bona: *Camponotus bonariensis*, c.sen: *Camponotus senex*, ceph: *Cephalotes pusillus*, ecta: *Ectatomma tuberculatum*, neo: *Neoponera villosa*, phei: *Pheidole radoszowskii*, p.grac: *Pseudomyrmex gracilis*, p.urb: *Pseudomyrmex urbanus* group, sole: *Solenopsis* sp1).

Discussão

Partição do nicho e padrões de co-ocorrência

Os resultados obtidos aqui indicam haver uma alta sobreposição no nicho trófico das espécies mais comuns da comunidade estudada. Também observei que estas espécies tendem a ocorrer de forma ampla em todas as áreas amostradas, sugerindo não haver uma segregação espacial das espécies nesta escala. Porém, houve segregação espacial na

escala de árvores individuais além de uma segregação no horário de forrageamento. Assim, ainda que de modo geral as espécies de formiga se alimentem dos mesmos itens, elas os utilizam de modo diferencial ao forragearem em diferentes períodos, ou ocupando diferentes árvores, aumentando a chance de coexistência.

A maioria das espécies mais comuns foi encontrada em todos os tipos de iscas e nenhuma delas foi capturada em apenas um tipo (Figura 3). Ainda, avaliando a comunidade por completo, todas as espécies encontradas exclusivamente em um tipo de isca são espécies raras no estudo. Portanto, é possível que essa exclusividade esteja mais relacionada com a baixa abundância de algumas espécies em nossa amostragem do que com especialização alimentar e partição de nicho trófico. É possível que a comunidade tenha sobreposição trófica elevada pelo fato de que as formigas arbóreas, mesmo não sendo exclusivamente herbívoras, possuem dieta amplamente baseada em itens alimentares derivados de plantas (Bluthgen et al. 2000; Dejean et al. 2000, Davidson et al. 2003), dificultando a partição de recursos tróficos.

Na escala de áreas, a partição de nicho espacial não parece ser um mecanismo de coexistência na comunidade (Figura 3, Tabela 2). Entretanto, as espécies estão segregadas espacialmente entre as árvores. Em escalas pequenas como a de meu estudo, Gotelli e Albrecht (2001) encontraram partição de nicho espacial para formigas de solo, e Camarota et al (2016) encontraram segregação espacial para formigas arbóreas. Entretanto, outros estudos não encontraram evidência de partição espacial entre espécies de formigas em escala local (Gotelli & Ellison 2002, Sanders et al 2007, Stuble et al 2013). Meus resultados reforçam o caráter contextual da partição de nicho como um mecanismo de coexistência, já que ela é importante em algumas escalas e comunidades, porém não é evidente em outras.

Além da sobreposição temporal entre as espécies ser menor que a esperada ao acaso (Tabela 2), também encontrei que a variância do índice de Pianka para dimensão temporal foi maior que esperada por chance, o que sugere que a comunidade é formada por guildas temporais (Gotelli & Graves 1996). De fato, meus dados mostram a presença de grupos de espécies ativas durante a noite e grupos de espécies ativas durante o dia (Figura 2). Porém, mesmo com espécies estritamente diurnas e noturnas, a maior parte da comunidade esteve ativa em todos os períodos do dia, ainda que cada uma das espécies tenha tido a tendência de ser mais ativa em um determinado período ou períodos.

Ter evidenciado que o padrão espacial de co-ocorrência da comunidade é segregado não quer dizer necessariamente que este padrão seja um reflexo da exclusão competitiva entre as espécies (Connor & Simberloff 1979), já que algumas associações entre os pares de espécies podem ser definidas por afinidades de habitat ou simplesmente por chance (Azeria et al 2012). Entretanto, encontrei uma tendência de alta sobreposição temporal para a maior parte dos pares segregados e baixa sobreposição temporal dos pares agregados (Tabela 3). Isso indica que a competição é importante na determinação do padrão encontrado, uma vez que em comunidades estruturadas pela competição, espécies com traços diferentes tem mais chance de co-ocorrer que espécies com traços similares (Fowler et al 2014). Estes achados dão suporte à Camarota et al (2016), cujos resultados indicaram que interações competitivas mediadas por traços das espécies, como o horário de atividade, são importantes para determinar o padrão espacial das comunidades de formigas arbóreas.

Horário de atividade e tolerância termal

Encontrei uma correlação positiva entre a tolerância termal e a temperatura média de atividade das espécies (Figura 5), que sugere que partição de nicho temporal da comunidade pode ser em parte explicada pelas diferenças na tolerância termal das espécies. Meus resultados dão apoio adicional à ideia de que a restrição fisiológica às temperaturas altas, além da competição interespecífica, pode ser importante para compreender as diferenças entre os horários de atividade das espécies (Talbot 1946, Andersen 1983, Cerda et al 1997, Cerda et al 1998) e, portanto, que padrões de partição de nicho temporal não são resultantes apenas de interações competitivas.

De modo geral, meu resultado vai de acordo com a teoria da adaptação termal (Chown et al., 2002; Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009; Sunday et al., 2011; Diamond et al., 2012b; Kellermann et al., 2012; Kaspari et al., 2015), que prevê que os limites termais das espécies seguem a temperatura de seu habitat. Entretanto, levando em consideração a grande variação de temperatura no dossel em nossas amostragens, é notável que *Camponotus atriceps* e *Camponotus bonariensis*, as duas espécies estritamente noturnas, possuam tolerância termal similar a de *Camponotus senex*, uma espécie estritamente diurna. Este resultado é contrastante com o de García-Robledo et al (2017), que encontrou menor tolerância termal em formigas noturnas que diurnas em ecossistemas do México.

Assim como as três espécies de *Camponotus*, duas espécies de *Pseudomyrmex* do nosso estudo também possuem tolerância termal similar entre elas. Estes resultados sugerem que há conservadorismo de nicho na tolerância termal entre algumas espécies, dando suporte aos resultados de Diamond et al (2012), que encontrou autocorrelação filogenética em seus modelos de tolerância termal de formigas em uma escala global. Análises com mais espécies são necessárias para compreender a influência da história filogenética sobre a manutenção da tolerância termal, uma vez que limitações genéticas

compartilhadas entre as espécies podem ser fundamentais na definição de suas restrições fisiológicas.

Apesar das três espécies de *Camponotus* possuírem tolerância termal similar entre si, elas forrageiam em períodos com temperaturas diferentes em até 10 graus (Manha: 22°C, Tarde: 30°C, Noite: 20.4°C). Enquanto *C. bonariensis* e *C. atriceps*, de coloração amarela, são estritamente noturnas, *C. senex*, de coloração preta, está ativa apenas durante o dia. Existe uma relação positiva entre claridade da coloração do tegumento e temperatura ambiente, uma vez que indivíduos de coloração mais clara aquecem mais lentamente que indivíduos de coloração escura (Willmer & Unwin 1981). Porém, em períodos com alta incidência de radiação ultravioleta-b (UV), indivíduos de coloração escura são favorecidos por tolerarem mais calor e estarem protegidos contra possíveis danos gerados pela própria radiação UV (Bishop et al 2016). Como nosso método para determinar a tolerância termal não envolve UV, é possível que as duas *Camponotus* noturnas tenham tolerado temperaturas tão altas quanto à de espécies diurnas em nossos testes devido a suas colorações mais claras. Portanto, é possível que estas espécies de *Camponotus* possuam tolerância termal similar e horário de atividade distinto entre elas por não estarem limitadas pela temperatura, mas pela radiação ultravioleta do dia.

Considerações finais

Encontramos evidência de partição temporal como um mecanismo de coexistência entre as formigas arbóreas de uma savana neotropical. Ainda, encontramos que esta divisão de horário de atividade não é resultante apenas da competição, mas também da tolerância termal das espécies. De modo geral, as espécies estão distribuídas entre as árvores em um padrão segregado, com uma tendência de pares de espécies com

maior sobreposição temporal estarem mais segregados espacialmente que pares com menor sobreposição temporal. Apesar de termos encontrado sobreposição trófica elevada na comunidade, ainda é possível que exista partição de nicho trófico entre as espécies de formigas arbóreas, porém em uma escala mais fina, com a utilização diferencial dos recursos derivados de plantas (Bluthgen & Feldhaar 2010), como tipos variados de néctar e honeydew (Bluthgen & Fiedler 2004a) e polém (Baroni Urbani & de Andrade 1997). Para determinar se esse é o caso, seria necessário um experimento com iscas que refletissem essa variação na disponibilidade natural de recursos derivados de plantas. Também, levando em conta a partição de nicho temporal e a grande variação termal no estrato arbóreo de savanas, é importante que trabalhos futuros abordem aspectos da interação entre competição e temperatura, como o trade-off entre tolerância termal e dominância (Cerdeira 1997, Bestelmeyer 2000). Por fim, seria de grande valor realizar testes da teoria da adaptação termal (Chown et al., 2002; Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009; Sunday et al., 2011; Diamond et al., 2012b; Kellermann et al., 2012; Kaspari et al., 2015) com espécies congêneres em diferentes escalas temporais (através do dia ou entre as estações do ano, por exemplo), avaliando a relação entre tolerância termal, horário de atividade, preferência de habitat e características morfológicas como coloração, pilosidade e escultura do tegumento.

Referências

- Abrams, P. (1983) The theory of limiting similarity. *Annual review of ecology and systematics*, **14**(1), 359-376. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.14.110183.002043>
- Albrecht, M. & Gotelli, N.J. (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, **126**(1), 134-141. doi: <https://doi.org/10.1007/s004420000494>
- Andersen, A.N. (1983) Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Austral Ecology*, **8**(2), 127-137. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1983.tb01600.x>
- Andersen, A.N., Arnan, X. & Sparks, K. (2013) Limited niche differentiation within remarkable co-occurrences of congeneric species: *Monomorium* ants in the Australian seasonal tropics. *Austral Ecology*, **38**(5), 557-567. doi: <https://doi.org/10.1111/aec.12000>
- Angilletta, M.J. (2009) Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. *Oxford University Press*. doi: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.003.0007>
- Azeria, E., Ibarzabal, J. & Hébert, C. (2012) Effects of habitat characteristics and interspecific interactions on co-occurrence patterns of saproxylic beetles breeding in tree boles after forest fire: null model analyses. *Oecologia*, **168**, 1123-1135. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2180-0>
- Bestelmeyer, B.T. (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 998-1009. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00455.x>
- Bishop, T.R., Robertson, M.P., Gibb, H., van Rensburg, B.J., Braschler, B., Chown, S.L. & Werenkraut, V. (2016) Ant assemblages have darker and larger members in cold environments. *Global Ecology and Biogeography*, **25**(12), 1489-1499. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12516>
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W. & Barthlott, W. (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest *canopy*: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, **125**, 229-240. doi: <https://doi.org/10.1007/s004420000449>
- Blüthgen, N., Gebauer, G. & Fiedler, K. (2003) Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia*, **137**, 426-435. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1347-8>
- Blüthgen, N.G., Gotsberg, G. & Fiedler, K. (2004) Sugar and amino acid composition of

ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology*, **29**, 418-429. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01380.x>

Blüthgen, N. & Feldhaar, H. (2010) Food and shelter: how resources influence ant ecology. in: *Ant Ecology*, first edn (eds L. Lach, C.L. Parr & K.L. Abbott), pp. 115-136. *Oxford University Press*, Oxford. doi: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.003.0007>

Camarota, F., Powell, S., S Melo, A., Priest, G., J Marquis, R. & Vasconcelos, H. (2016) Co-occurrence patterns in a diverse arboreal ant community are explained more by competition than habitat requirements. *Ecology and evolution*, **6(24)**, 8907-8918. doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.2606>

Castro-Arellano, I., Lacher, T.E., Willig, M.R. & Rangel, T.F. (2010) Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in ecology and evolution*, **1(3)**, 311-318. doi: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00031.x>

Cerda, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal disruption of transitive hierarchies in mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363-374. doi: <https://doi.org/10.2307/5982>

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**, 404-412. doi: <https://doi.org/10.1007/s004420050674>

Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches*. *University of Chicago Press*, Chicago, Illinois, USA. doi: <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226101811.001.0001>

Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343-358. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>

Chown, S.L., Addo-Bediako, A. & Gaston, K.J. (2002) Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, **131(4)**, 587-602. doi: [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00017-9](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00017-9)

Connor, E.F. & Simberloff, D. (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, **60(6)**, 1132-1140. doi: <https://doi.org/10.2307/1936961>

Davidson, D.W., Cook, S.C.; Snelling, R.R & T.H. Chua (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, **300**, 969-972. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1082074>

De Andrade, M.L. & Urbani, C.B. (1999) Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Staatliches Museum für Naturkunde*, Stuttgart.

Dejean, A., McKey, D., Gibernau, M. & Belin, M. (2000) The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **35**(3), 403-423.

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. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>

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. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02542.x>

Eiten, G. (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**(2), 201-341. doi: <https://doi.org/10.1007/BF02859158>

Embrapa. (1982) Levantamento de reconhecimento de media intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras do Triângulo Mineiro. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos, Rio de Janeiro, Brazil.

Fowler, D., Lessard, J.P. & Sanders, N.J. (2014) Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 943-952. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12188>

Garcia-Robledo, C., Chuquillanqui, H., kuprewicz, E.K. & Escobar-Sarria, F. (2017) Lower thermal tolerance in nocturnal than in diurnal ants: a challenge for nocturnal ectotherms facing global warming. *Ecological Entomology*. doi: <https://doi.org/10.1111/een.12481>

Gibbs, A.G., Fukuzato, F., & Matzkin, L.M. (2003) Evolution of water conservation mechanisms in *Drosophila*. *Journal of experimental biology*, **206**(7), 1183-1192. doi: <https://doi.org/10.1242/jeb.00233>

Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996) *Null Models in Ecology: linking classic and contemporary approaches*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA. doi:

Gotelli, N.J., & Ellison, A.M. (2002) Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, **99**(3), 591-599. doi: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11734.x>

Gotelli, N.; Hart, E.; Ellison, A. (2016) *EcoSimR: Null Model Analysis for Ecological*

Data. Disponível em <https://github.com/GotelliLab/EcoSimR>. Acesso em 31/10/2016

Harrison, J.F., Woods, H.A. & Roberts, S.P. (2012) *Ecological and environmental physiology of insects*, (3), Oxford University Press. doi: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199225941.001.0001>

Hölldobler, B. & E. Wilson. (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-10306-7>

Houadria, M., Salas-Lopez, A., Orivel, J., Blüthgen, N. & Menzel, F. (2015) Dietary and Temporal Niche Differentiation in Tropical Ants—Can They Explain Local Ant Coexistence? *Biotropica*, **47**, 208-217. doi: <https://doi.org/10.1111/btp.12184>

Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J.J., Vitt, L. J., Hertz, P.E., Pérez, H.J. Á. & Garland, T. (2009) Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **276(1664)**, 1939-1948. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>

Hughes, L., Westoby, M.T. & Jurado, E. (1994) Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*, 358-365. doi: <https://doi.org/10.2307/2389829>

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa-Rosalía or why are there so many kinds of animals. *American Naturalist*, **93**, 145-159. doi: <https://doi.org/10.1086/282070>

Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Yanoviak, S.P. & Kay, A. (2015) Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global change biology*, **21(3)**, 1092-1102. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>

Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Revzen, S., Kay, A., & Yanoviak, S.P. (2016) Thermal adaptation and phosphorus shape thermal performance in an assemblage of rainforest ants. *Ecology*, **97(4)**, 1038-1047. doi: <https://doi.org/10.1890/15-1225.1>

Kellermann, V., Overgaard, J., Hoffmann, A.A., Fløjgaard, C., Svenning, J.C. & Loeschcke, V. (2012) Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109(40)**, 16228-16233. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1207553109>

Lawlor, L.R. (1980) Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *American Naturalist*, 394-408. doi: <https://doi.org/10.1086/283634>

Leibold, M.A. & McPeck, M.A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives

in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399-1410. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2)

Levine, J.M. & HilleRisLambers, J. (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, **461**, 254-257. doi: <https://doi.org/10.1038/nature08251>

MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385. doi: <https://doi.org/10.1086/282505>

Morin, P. J. (2009) Community ecology. John Wiley & Sons.

Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, **4**(1), 53-74. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>

Pianka, E. R. (1981) Competition and niche theory. *Ariel*, **128**, 205-172.

Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Wittman, S.E., Ratchford, J.S., Ellison, A.M. & Jules E.S. (2007) Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography*, **34**, 1632–1641. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01714.x>

Schoener, T.W. (1968) The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, **49**(4), 704-726. doi: <https://doi.org/10.2307/1935534>

Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39. doi: <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>

Stark, A.Y., Adams, B.J., Fredley, J.L. & Yanoviak, S.P. (2017) Out on a limb: thermal microenvironments in the tropical forest canopy and their relevance to ants. *Journal of Thermal Biology*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.06.002>

Stone, L. & Roberts, A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**, 74-79. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00317345>

Stradling, D.J. (1978) Food and feeding habits of ants. *International Biological Programme*.

Stuble, K. L., Rodriguez-Cabal, M.A., McCormick, G.L., Jurić, I., Dunn, R.R., & Sanders, N.J. (2013) Tradeoffs, competition, and coexistence in eastern deciduous forest ant communities. *Oecologia*, **171**(4), 981-992. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2459-9>

Sunday, J.M., Bates, A.E. & Dulvy, N.K. (2011) Global analysis of thermal tolerance and

latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278(1713)**, 1823-1830. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1295>

Talbot, M. (1946) Daily fluctuations in aboveground activity of three species of ants. *Ecology*, **27(1)**, 65-70. doi: <https://doi.org/10.2307/1931019>

Ulrich, W. (2008) Pairs—a FORTRAN program for studying pair-wise species associations in ecological matrices. Available: www.uni.torun.pl/~ulrichw. Accessed 17 May 2013

Wilson, E.O., Durlach, N.I. & Roth, L.M. (1958) Chemical releasers of necrophoric behavior in ants. *Psyche*, **65(4)**, 108-114. doi: <https://doi.org/10.1155/1958/69391>

Willmer, P.G. & Unwin, D.M. (1981) Field analyses of insect heat budgets: reflectance, size and heating rates. *Oecologia*, **50(2)**, 250-255. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00348047>

Winemiller, K.O. & Pianka, E.R. (1990) Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, **60(1)**, 27-55. doi: <https://doi.org/10.2307/1943025>