



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

NATALY MENDES NEVES

ECOLOGIA COMPARADA DE FORMIGAS DO GÊNERO *ECTATOMMA* NO CERRADO BRASILEIRO

2024

NATALY MENDES NEVES

ECOLOGIA COMPARADA DE FORMIGAS DO GÊNERO *Ectatomma* NO CERRADO BRASILEIRO

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

Orientador:

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

UBERLÂNDIA – MG
2024

NATALY MENDES NEVES

ECOLOGIA COMPARADA DE FORMIGAS DO GÊNERO *ECTATOMMA* NO CERRADO BRASILEIRO

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

Profª. Dra. Gabriela Procópio Camacho

Universidade de São Paulo - USP

Prof. Dr. Lino Abdelnour Zuanon

Universidade Federal de Uberlândia- UFU

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

Universidade Federal de Uberlândia - UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA – MG
2024

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

N518e
2024 Neves, Nataly Mendes, 1997-
 Ecologia comparada de formigas do gênero *Ectatomma* no Cerrado
 brasileiro [recurso eletrônico] / Nataly Mendes Neves. - 2024.

 Orientador: Heraldo Luis de Vasconcelos.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
 Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e
 Biodiversidade.

 Modo de acesso: Internet.

 Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2024.5062>

 Inclui bibliografia.

 Inclui ilustrações.

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

CDU: 574

 André Carlos Francisco
 Bibliotecário Documentalista - CRB-6/3408



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
Telefone: (34) 3225-8641 - www.pggeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 342, PPGEGB				
Data:	dezenove de julho de dois mil e vinte e quatro	Hora de início:	14:07h	Hora de encerramento:	16:00h
Matrícula do Discente:	12222ECR008				
Nome do Discente:	Nataly Mendes Neves				
Título do Trabalho:	Ecologia comparada de formigas do gênero Ectatomma no Cerrado brasileiro				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia de comunidades e biodiversidade				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Padrões de biodiversidade de formigas no Cerrado e sua relação com os impactos antrópicos				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Lino Abdelnour Zuanon - UFU; Gabriela Procópio Camacho - USP e Heraldo Luis de Vasconcelos - INBIO/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), agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após 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. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Heraldo Luis de Vasconcelos, Presidente substituto(a)**, em 19/07/2024, às 16:00, 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 **Lino Abdelnour Zuanon, Usuário Externo**, em 23/07/2024, às 11:15, 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 **Gabriela Procópio Camacho, Usuário Externo**, em 14/08/2024, às 17:51, 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 **5518473** e o código CRC **92263072**.

Referência: Processo nº 23117.043647/2024-08

SEI nº 5518473

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao professor Heraldo, por ter aceitado me orientar. Sua orientação e apoio foram fundamentais nesta jornada.

Aos membros da banca examinadora por aceitarem o convite.

Aos amigos do laboratório, Alexandre, Karen, Lino e Ruthe. Em especial, agradeço ao Alexandre pela amizade e toda a ajuda durante todo esse processo, além das ótimas fotos. Ao Lino e Ruthe por me receberem tão bem no laboratório, e por toda a ajuda, nos campos, no laboratório e até mesmo antes de me ingressar no mestrado.

Ao Ramon, por todo o apoio e companheirismo de todos esses anos. Obrigada por ter aceitado encarar esse desafio comigo.

Minha família, mãe, pai, irmã e minha avó por me apoiarem incondicionalmente durante toda a minha jornada acadêmica.

Aos amigos da pós-graduação, em especial a Jordana, por terem feito essa caminhada ter se tornado mais leve.

A CAPES, pela concessão da bolsa de estudo.

A todos, meu sincero obrigada!!

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. MATERIAL E MÉTODOS	12
2.1. <i>Áreas de estudo</i>	12
2.2. <i>Preferência de habitat</i>	13
2.3. <i>Período de forrageamento</i>	14
2.4. <i>Tolerância termal</i>	15
2.5. <i>Ecologia trófica</i>	16
2.6. <i>Análise dos dados</i>	17
3. RESULTADOS	18
4. DISCUSSÃO	26
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	32
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33

RESUMO

Neves, N.M. Ecologia comparada de formigas do gênero *Ectatomma* no Cerrado brasileiro. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Conservação e Biodiversidade. UFU. Uberlândia – MG. 38 p. 2024.

Compreender os fatores que permitem a coexistência de múltiplas espécies em comunidades biológicas é uma das questões centrais na ecologia, e vários mecanismos têm sido propostos para explicar a manutenção dessa diversidade. Um desses mecanismos é a partição de nicho, que prevê que, para evitar a competição interespecífica, as espécies precisam se diferenciar no uso dos recursos para coexistir de forma estável. Dessa forma, neste trabalho, foi analisado as três principais dimensões do nicho (temporal, espacial e trófico) de seis espécies de formigas do gênero *Ectatomma* (*E. permagnum*, *E. opaciventre*, *E. edentatum*, *E. planidens*, *E. tuberculatum* e *E. brunneum*) a fim de se compreender a importância da partição de recursos para a coexistência dessas espécies, uma vez que espécies próximas filogeneticamente (como as de um mesmo gênero) possuem espaços de nichos mais semelhantes, resultando em forte competição quando estes estão sobrepostos. Para verificar se havia diferenças na preferência de habitat, fez-se uma amostragem em três fitofisionomias do Cerrado (cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão) utilizando-se armadilhas de queda do tipo *pitfall*. Para determinar se havia diferença no período de forrageamento, armadilhas do tipo *pitfall* foram utilizadas de modo que ficassem ativas durante um período de 2 horas pela manhã (das 06:00 às 08:00), à tarde (das 12:00 às 14:00) e à noite (das 19:00 às 21:00). Além disso, para verificar se o período de forrageio se correlaciona com os limites térmicos críticos (CT_{max} e CT_{min}) das espécies, a tolerância termal foi determinada utilizando um equipamento de banho seco. Por fim, o nicho trófico foi estipulado através da assinatura isotópica ($\delta^{15}N$) por meio da análise de isótopos estáveis. Os resultados deste estudo indicam que há preferência de habitat para todas as espécies, exceto *E. edentatum* que ocorreu de forma similar em todas as fitofisionomias amostradas. Quanto ao período de forrageamento, nenhuma das espécies foi encontrada forrageando exclusivamente em um único período de amostragem, sendo a maioria ativa em vários períodos do dia. Porém, foi encontrado que espécies que apresentam menor tolerância ao calor evitam o forrageamento durante os horários mais quentes do dia enquanto espécies com limites térmicos mais altos foram mais ativas nos períodos no qual as temperaturas são mais elevadas. Além disso, encontramos alta sobreposição na posição trófica, exceto em *E. tuberculatum*. Embora a maioria das espécies de *Ectatomma* ocupe as mesmas posições tróficas, a sobreposição no nicho alimentar parece ser mitigada por determinadas complementariedades nas outras dimensões do nicho, o que pode auxiliar na promoção da coexistência dessas espécies no Cerrado. Portanto, este trabalho reforça a hipótese da partição de nicho como mecanismo de coexistência entre espécies de formigas e fornece informações valiosas acerca da história natural do gênero *Ectatomma*.

Palavras-chave: Partição de nicho, coexistência, competição, história natural.

ABSTRACT

Neves, N.M. Comparative ecology of ants from the genus *Ectatomma* in the Brazilian Cerrado. MSc. Thesis. UFU. Uberlândia - MG. 38 p. 2024.

Understanding the factors that allow the coexistence of multiple species in biological communities is a central question in ecology, and various mechanisms have been proposed to explain the maintenance of this diversity. One mechanism is niche partitioning, which predicts that, to avoid interspecific competition, species must differentiate in resource use to coexist. Therefore, in this study, we analyzed the three main niche dimensions (temporal, spatial, and trophic) of six *Ectatomma* ant species (*E. permagnum*, *E. opaciventre*, *E. edentatum*, *E. planidens*, *E. tuberculatum*, and *E. brunneum*) to understand the importance of resource partitioning for their coexistence, as phylogenetically related species (like those of the same genus) have more similar niche spaces, resulting in strong competition when these are overlapped. To investigate spatial variation, sampling was carried out in three vegetation types of the Cerrado (open savanna, dense savanna, and dry forest) using *pitfall* traps. To determine the temporal niche, *pitfall* traps were used in a way that they remained active for a 2-hour period: in the morning (06:00 - 08:00 am), in the afternoon (12:00 -14:00 pm), and in the evening (19:00- 21:00 pm). Additionally, to evaluate if the foraging period correlates with species' critical thermal limits (CT_{max} and CT_{min}), thermal tolerance was determined using a dry bath equipment. Finally, the trophic niche was determined through isotopic signature ($\delta^{15}N$) using stable isotope analysis. The results of this study indicate habitat preference for all species except *E. edentatum*, which occurred at similar frequency in all sampled physiognomies. Regarding foraging periods, none of the species were found foraging exclusively during a single sampling period, with most being active at various times of the day. However, species with lower heat tolerance avoided foraging during the hottest times of the day, while species with higher thermal limits were most active during periods with higher temperatures. Additionally, we found high overlap in trophic positions, except for *E. tuberculatum*. Thus, although most *Ectatomma* species occupy the same trophic position, the overlap in the food niche appears to be mitigated by certain complementarities in other niche dimensions, which may help promote the coexistence of these species in the Cerrado. Therefore, this study reinforces the hypothesis of niche partitioning as a mechanism for the coexistence of ant species and provides valuable information about the natural history of the genus *Ectatomma*.

Keywords: Niche partitioning, coexistence, competition, natural history.

1. INTRODUÇÃO

Uma das questões centrais em ecologia é compreender os mecanismos que permitem a coexistência de múltiplas espécies em comunidades biológicas (Agrawal et al., 2007). Para isso, é importante avaliar como as espécies estão distribuídas dentro das comunidades e quais mecanismos geram esses padrões (Chesson, 2000). Nesse sentido, ao considerarmos uma escala local, a composição de espécies de determinada comunidade emerge como resultado de uma interação de fatores, incluindo a seleção de habitat, processos relacionados à dispersão e colonização, bem como a interação entre as espécies. Dessa forma, todos esses fatores agem como filtros que definem quais espécies serão capazes de compor a comunidade local (Morin, 2011).

Dentro desse contexto, vários mecanismos têm sido propostos para explicar a manutenção da diversidade nas comunidades. Dentre eles, podemos citar os fatores estocásticos, que estão relacionados à dispersão, estabelecimento e extinção, frente aos quais todas as espécies são consideradas ecologicamente equivalentes (Hubbell, 2001). Em segundo lugar, os *trade-offs* entre características ecológicas, tais como as compensações existentes entre um comportamento dominante e a descoberta de um recurso, evitando assim que espécies dominantes monopolizem todos os recursos disponíveis (Houadria et al., 2014). Outro processo relevante é a partição de nicho, que emerge como um dos principais mecanismos promotores da coexistência estável das espécies em uma comunidade. Através desse mecanismo, as espécies podem utilizar diferentes recursos ou explorar o mesmo recurso de forma diferenciada, o que conseqüentemente reduz a competição entre elas (Blüthgen & Feldhaar, 2010; Chesson, 2000).

Se tratando de um conceito central em ecologia desde Grinnel (1917), a conceitualização de nicho pode se diferir entre autores, mas podemos defini-lo como sendo um hiper volume n dimensional que descreve o conjunto de condições e recursos que permitem a persistência de determinada espécie, mantendo suas populações estáveis (Hutchinson, 1957). A partição de nicho, por sua vez, é baseada na Teoria da similaridade limitante (Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967), a qual prediz que há um certo limite de espécies com características semelhantes que podem coexistir no mesmo local e tempo; assim, após esse limite, a competição por recursos passa a ser determinante na segregação das espécies (Gause, 1934; Hardin, 1960). É bem estabelecido na literatura que a competição interespecífica tem um forte papel na estruturação das comunidades (Hölldobler & Wilson, 1990; Connell, 1961, Hairston

et al., 1960), contudo, é importante ressaltar que determinar se a partição de nicho é uma consequência direta da competição entre as espécies é desafiador, pois a diferenciação de recursos pode ser resultante de eventos passados, os quais podem ou não ter envolvido competição entre as espécies (Parr & Gibb, 2010). Além disso, a partição de nicho pode resultar de variações comportamentais, morfológicas e até fisiológicas entre as espécies, que influenciam sua capacidade de lidar com diferentes condições ambientais, como a temperatura (Schoener, 1974). A temperatura, por sua vez, influencia diretamente o comportamento, a fisiologia e o fitness dos organismos (Angilletta, 2009). Assim, em alguns casos, as espécies podem se diferenciar em sua tolerância a diferentes temperaturas, permitindo que estejam ativas em diferentes períodos do dia e/ou em diferentes estações do ano (Arnan et al., 2022). Dessa forma, a partição de nicho é especialmente comum nas comunidades ecológicas e continua a ser amplamente reconhecida como um mecanismo central para a coexistência e diversidade de espécies (Chase & Leibold, 2003; Grevé et al., 2019; Houadria et al., 2014; Salas-López et al., 2022).

Usualmente, as principais dimensões que compõem o nicho são a trófica, relacionado ao tipo de alimento que a espécie consome, a dimensão temporal, relacionada ao horário em que realizam as atividades e a espacial relacionada ao tipo de ambiente onde vivem e exploram (Giller, 1984). No geral, a similaridade das espécies ao longo de uma dimensão pode implicar na dissimilaridade ao longo de outra. Assim, casos de complementariedade do nicho podem resultar em diferentes combinações entre os tipos de dimensões (Schoener, 1974). Por exemplo, algumas compensações podem existir entre o nicho trófico e temporal, no qual espécies que utilizam o mesmo alimento o consomem de modo diferencial ao forragear em horários distintos. Por exemplo, em comunidades de besouros escarabeídeos que possuem a mesma base alimentar (fezes e/ou carcaças de vertebrados), há segregação no período de forrageamento, diminuindo assim a sobreposição pelo recurso alimentar compartilhado (Ribeiro et al., 2022). Outra combinação possível e comum nas comunidades, são em espécies que se sobrepõe no uso do habitat e se diferenciam ao consumirem diferentes itens alimentares, como é o caso em certas comunidades de lagartos (Pianka & Huey, 1978), peixes (Zaret & Rand, 1971) e crustáceos (Maly & Maly, 1974). Assim, a importância de cada dimensão e como as espécies podem se segregar em seus nichos pode variar significativamente dependendo do táxon em questão.

Pensando nisso, as formigas podem ser modelos ideais em estudos envolvendo a partição de recursos, uma vez que a competição é tida como um fator crucial na estruturação dessas comunidades (Hölldobler & Wilson, 1990). Evidências que apoiam essa suposição incluem comportamento agonístico e de dominância frente aos recursos, tal como a existência

de hierarquias de dominância entre as espécies (Andersen, 1992; Parr, 2008). Além disso, as formigas formam um grupo extremamente abundante, o qual apresenta uma grande variedade de hábitos alimentares e habitats que podem ocupar. Nessas comunidades em particular a partição de nicho como mecanismo de coexistência tem sido relativamente bem estudada. Diferentes espécies de formigas podem se diferenciar quanto ao habitat que ocupam (Tanaka et al., 2010), ao período em que estão ativas (Albrecht & Gotelli, 2001) e/ou quanto aos recursos alimentares que consomem (Houadria et al., 2014). Porém, relativamente poucos estudos avaliaram como espécies filogeneticamente próximas, notadamente aquelas de um mesmo gênero podem coocorrer, já que se espera que espécies congêneres ocupem nichos muito similares (Andersen et al., 2013; Arnan et al., 2022).

Levando isso em consideração, o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae), que é composto por 15 espécies viventes e uma fóssil, endêmicas da região Neotropical (Bolton, 2024), podem ser um excelente modelo de estudo para avaliar essas questões. Essas formigas, predominantemente predadoras generalistas, são relativamente grandes, conspícuas e encontradas em uma variedade de ambientes, incluindo florestas e savanas (Brown, 1958). Em comparação com outros gêneros em Ectatomminae, *Ectatomma* exibe uma notável diversidade no Cerrado, onde até oito espécies (*Ectatomma permagnum*, *E. opaciventre*, *E. edentatum*, *E. planidens*, *E. tuberculatum*, *E. brunneum*, *E. lugens* e *E. muticum*) coexistem, o que representa 53,3% da diversidade total do gênero neste bioma. Além de serem formigas abundantes e de relativamente fácil amostragem, a combinação da alta abundância e o conhecimento bem estabelecido sobre sua taxonomia (Arias-Penna, 2008) e filogenia (Camacho et al., 2022) torna *Ectatomma* um excelente grupo para estudos envolvendo teorias ecológicas, como a partição de nicho. Fato que contrasta com outros grupos que carecem de dados taxonômicos e filogenéticos robustos. Além disso, diversos aspectos da história natural das espécies desse gênero permanecem pouco explorados, o que destaca a importância deste estudo como base essencial para a realização de pesquisas futuras.

Dessa forma, neste trabalho, foi avaliado até que ponto a seleção de habitats, o horário de forrageamento e a dieta (posição trófica) ajudam explicar a coocorrência de seis espécies de *Ectatomma* (*Ectatomma permagnum*, *E. opaciventre*, *E. edentatum*, *E. planidens*, *E. tuberculatum*, *E. brunneum*) (Figura 1) em áreas do Cerrado. Na região deste estudo, sete espécies coocorrem: *E. permagnum*, *E. opaciventre*, *E. edentatum*, *E. planidens*, *E. tuberculatum*, *E. brunneum* e *E. lugens*. A oitava espécie, *E. muticum* não foi incluída no estudo pois ocorre apenas em áreas de transição Cerrado-Caatinga (Neves et al., 2013; Queiroz et al.,

2022), enquanto *E. lugens* foi considerada rara na região de estudo, sendo tipicamente associada a ambientes florestais, o que impossibilitou a obtenção de informações suficientes para sua inclusão nas análises.

De forma mais específica, este trabalho se propôs a responder as seguintes questões: 1) As espécies do gênero *Ectatomma* se diferenciam no uso do habitat? Há diferenças na riqueza de espécies do gênero entre os habitats? Para elucidar essa pergunta foi amostrado três diferentes fitofisionomias do Cerrado (cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão), as quais representam um gradiente de aumento na cobertura arbórea e redução na cobertura de gramíneas 2) As espécies se diferenciam em seu período de forrageamento? Para isso foi avaliado a frequência de ocorrência de cada espécie em diferentes períodos do dia e como esses padrões de atividade se relacionam com os limites térmicos críticos (CT_{max} e CT_{min} , amplitude) das espécies? Partindo da suposição que os limites térmicos críticos máximos e mínimos (CT_{max} e CT_{min}) representam, respectivamente, as temperaturas máximas e mínimas em que os animais perdem a coordenação muscular ou morrem (Lutterschmidt & Hutchison, 1997). 3) Existem diferenças na dieta (inferida através da posição trófica) entre as espécies em um mesmo habitat? Para isso, foi utilizado análises de isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}N$) para acessar possíveis diferenças na posição trófica entre as espécies. Como, de maneira geral, espécies filogeneticamente próximas tendem a possuir elevada similaridade morfológica e fisiológica, esperava encontrar elevada semelhança na dieta e nos limites térmicos entre as espécies de *Ectatomma*. Porém, espera-se que, devido a complementariedade de nicho, espécies que se sobrepõem em uma determinada dimensão, como a dieta, podem se segregar em outra dimensão, como no uso do habitat. Dessa forma, espécies que utilizam os mesmos recursos alimentares podem se segregar na forma como estão distribuídas no habitat para minimizar a competição direta, resultando em uma segregação espacial que permita a coexistência estável dessas espécies no Cerrado.

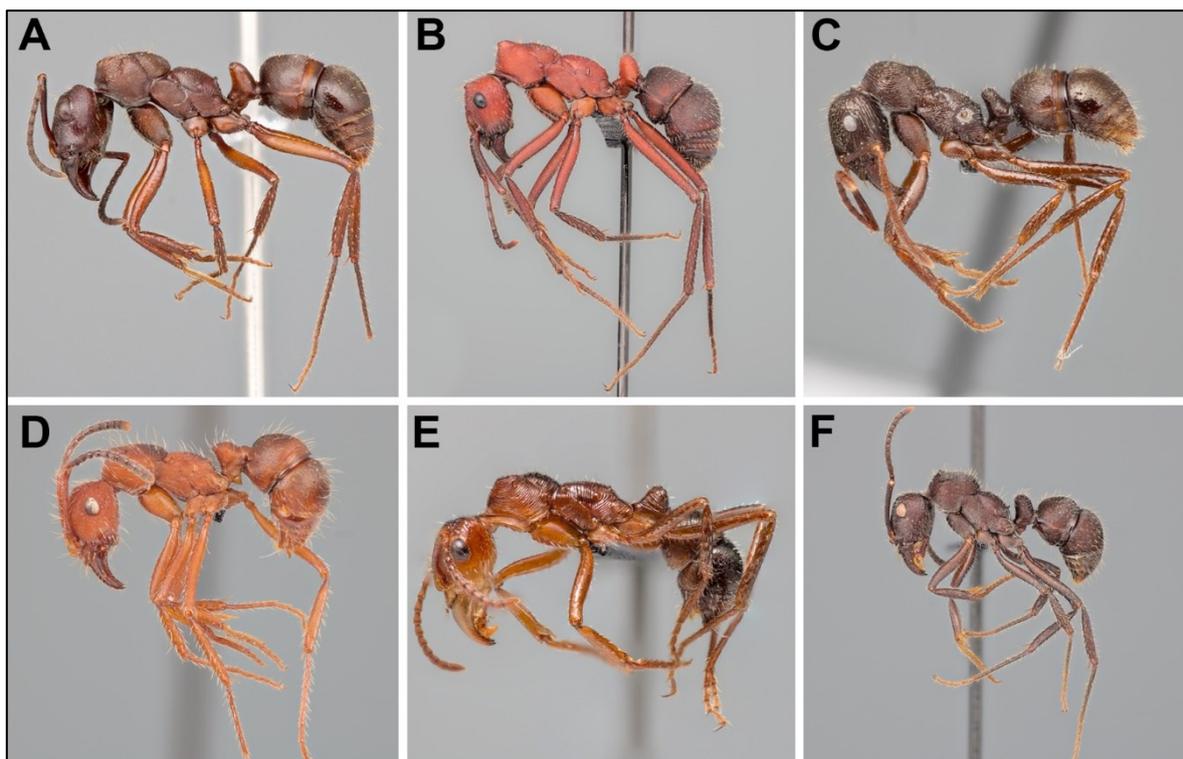


Figura 1. Imagens das seis espécies do gênero *Ectatomma* estudadas. **A)** *E. permagnum*; **B)** *E. opaciventre*; **C)** *E. edentatum*; **D)** *E. planidens*; **E)** *E. tuberculatum* e **F)** *E. brunneum*. (Fotos de: Alexandre Ariel)

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado em três unidades de conservação do Cerrado: a Estação Ecológica de Santa Bárbara - EEcSB (22°48'59"S, 49°14'12"O) localizada no município de Águas de Santa Bárbara, região sudoeste do Estado de São Paulo, a Reserva Ecológica do Panga - REP (19°10'S, 48°23' O), situada 30 km ao sul da cidade de Uberlândia, na região do Triângulo Mineiro em Minas Gerais e o Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - PESCAN (17°48'S, 48°41'O), localizado no sudoeste do estado de Goiás, entre os municípios de Caldas Novas e Rio Quente.

A EEcSB cobre uma área de 2.712 hectares e apresenta vegetação predominante do bioma Cerrado, composta por diversas fitofisionomias, desde formações savânicas até florestais. Da mesma forma, a REP, com 403,85 hectares, abrange fitofisionomias savânicas, como o cerrado ralo e cerrado *stricto sensu*, além de formações florestais como o cerradão. Já o PESCAN, com uma área de 12.159 hectares, abriga diversas fitofisionomias, com predominância de cerrado *stricto sensu*, além de campos rupestres.

O clima na região da EEcSB é classificado como Cwa, caracterizado por ser quente e úmido com um inverno seco (Peel et al. 2007). A temperatura média varia de 18°C no mês mais frio a 22°C no mês mais quente, enquanto a precipitação média anual oscila entre 1.000 e 1.300 mm. Na REP e no PESCAN, o clima é classificado como Aw, com duas estações distintas: um inverno seco, de maio a agosto, e um verão chuvoso, de novembro a março. A temperatura média na REP é de 22,8°C, com precipitação de 1.482 mm (Cardoso et al., 2009), enquanto no PESCAN é de 23°C, com precipitação de 1.500 mm.

2.2. Preferência de habitat

Para avaliar se havia diferenças quanto a preferência de habitat entre as espécies, diferentes tipos de vegetação foram amostrados: cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão (Figura 2). Esta parte do estudo foi conduzido na Estação Ecológica de Santa Bárbara, em dezembro de 2014 e novembro de 2020; e na Reserva Ecológica do Panga. O cerrado ralo se caracteriza como uma savana aberta, com uma extensa vegetação herbáceo-arbustiva e um estrato lenhoso esparsos, que cobre menos de 20% da sua composição. O cerrado *stricto sensu* caracteriza-se pela vegetação arbóreo-arbustiva, com a cobertura arbórea cobrindo cerca de 20% a 50% e estrato lenhoso com altura média de três a seis metros. Por fim, o cerradão apresenta dossel predominantemente contínuo e cobertura arbórea que pode oscilar de 50 a 90%. A altura média do estrato arbóreo varia de 8 a 15 metros, proporcionando condições de luminosidade que favorecem à formação de estratos arbustivo e herbáceo diferenciados (Ribeiro & Walter, 2008).

Na EEcSB foram estabelecidas seis transectos no cerrado ralo, nove no cerrado *stricto sensu* e doze no cerradão. Estes transectos foram inventariados em dezembro de 2014 e novamente em novembro de 2020 e para o propósito das análises de preferência de habitat consideramos os dados obtidos em cada inventário como observações independentes dado o intervalo de seis anos entre os inventários. Considerando que o tempo médio de vida de uma colônia pode chegar até oito anos em condições de laboratório (Keller, 1998). Já na REP, foram estabelecidas seis transectos em cada fitofisionomia, incluindo cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão. Em cada transecto, em ambos os locais, cinco grids de aproximadamente 2,5 x 2,5 m foram marcados com uma distância mínima de 20 metros entre cada grid. Quatro armadilhas de queda do tipo *pitfall* foram instaladas em cada grid (em seus vértices), totalizando 20 armadilhas por transecto. As armadilhas de queda consistiam em copos plásticos com capacidade de 250 ml enterrados no solo e parcialmente preenchidos de uma solução composta por água e algumas gotas de detergente líquido. As armadilhas ficaram ativas por 48 horas e o conteúdo das quatro armadilhas de cada grid foi combinado, sendo o esforço amostral final de 150 grids de quatro

pitfalls cada na Estação Ecológica de Santa Bárbara e 90 na Reserva Ecológica do Panga. Em laboratório, as operárias de cada espécie foram identificadas utilizando chaves taxonômicas especializadas (Kugler & Brown, 1982; Arias-Penna, 2008) e depositadas na Coleção do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais da Universidade Federal de Uberlândia (UFU).

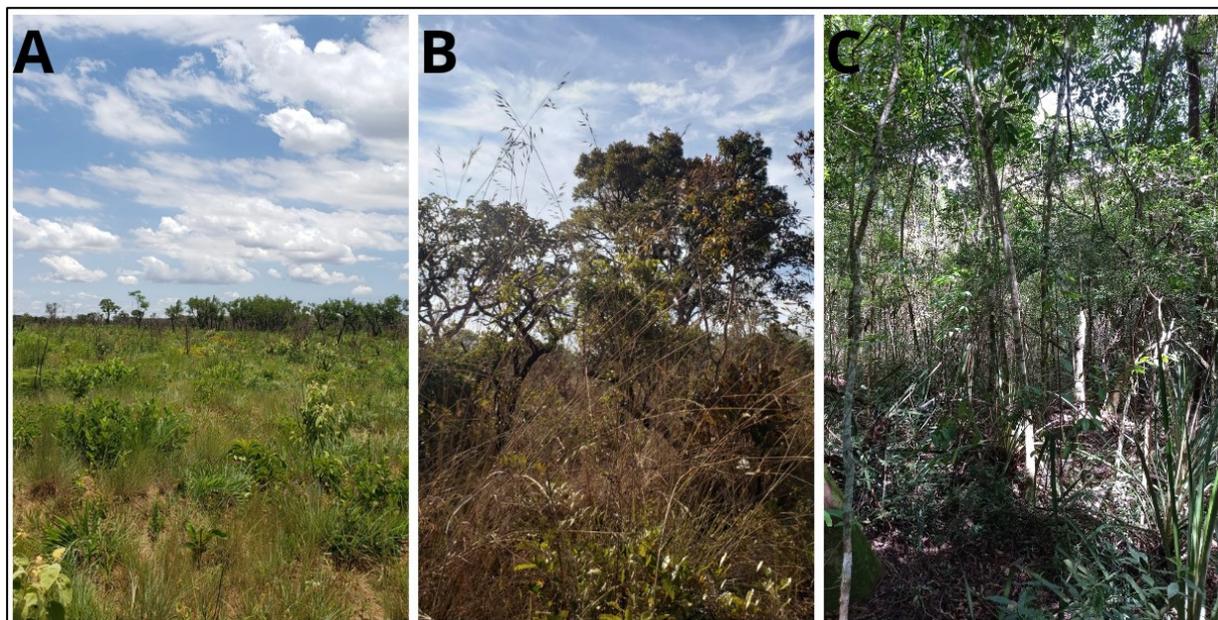


Figura 2. Fitofisionomias amostradas no estudo. **A)** Cerrado ralo; **B)** Cerrado *stricto sensu* e **C)** Cerradão.

2.3. Período de forrageamento

Para avaliar se havia variações nos padrões de atividade das espécies, foram estabelecidos 81 pontos amostrais em duas áreas de cerrado ralo na EECSB (60 pontos em uma área e 21 na outra) divididos em 9 transectos, totalizando 243 armadilhas. Na REP, foram estabelecidos 40 pontos amostrais em uma área de cerrado *stricto sensu*, divididos em dois transectos com vinte pontos cada, contando com 120 armadilhas. No PESCAN, a amostragem ocorreu em novembro de 2023, no qual foram estabelecidos 80 pontos amostrais, também em uma área de cerrado *stricto sensu*, com dois transectos de 30 pontos e um com 20, dispendo no total de 240 armadilhas. Cada ponto de amostragem consistiu em três armadilhas de queda do tipo *pitfall*, compostas por copos plásticos com capacidade de 400 ml, dispostas a uma distância de aproximadamente 10 metros entre si. Essas armadilhas foram enterradas no solo, parcialmente preenchidas com água e detergente líquido e em seguida lacradas com tampas plásticas (Figura 3). Dessa maneira, em cada ponto, uma armadilha foi ativada por vez durante um período específico de 2 horas: pela manhã (das 06:00 às 08:00), à tarde (das 12:00 às 14:00) e à noite

(das 19:00 às 21:00). Enquanto uma armadilha estava em atividade, as outras permaneciam fechadas para impedir a entrada de formigas ou outros insetos, garantindo que as formigas amostradas estivessem forrageando durante o período de interesse.



Figura 3. Método de amostragem para o período de forrageamento das espécies utilizando armadilhas de queda do tipo *pitfall*, no qual uma armadilha foi ativada por vez durante um período específico de 2 horas: manhã (das 06:00 às 08:00), tarde (das 12:00 às 14:00) e à noite (das 19:00 às 21:00).

2.4. Tolerância termal

A amostragem de operárias para a realização dos testes de tolerância termal foi conduzida na Reserva Ecológica do Panga (REP), em áreas de cerrado *stricto sensu*, durante os meses de dezembro e janeiro de 2024; e na Estação ecológica de Águas de Santa Bárbara (EEcSB), também em áreas de cerrado *stricto sensu* durante o mês de novembro de 2020. Para a localização das colônias, as formigas foram atraídas utilizando iscas de sardinha e seguidas de volta ao ninho, no qual estes foram demarcados antes do início dos testes para garantir que as formigas pertenciam a mesma colônia. Em cada teste foram utilizadas cinco operárias de cada espécie para medir a tolerância ao calor (CT_{max}) e cinco operárias para a tolerância ao frio (CT_{min}), totalizando 10 operárias por colônia, exceto para *E. permagnum*, uma espécie mais rara, para o qual foi utilizado três colônias e seis indivíduos cada (3 para o teste de calor e 3 para o de frio). No total foram testadas 28 colônias e 298 indivíduos. Todos os testes foram realizados em até no máximo 1 hora após a coleta das formigas em campo, para evitar aclimatação a temperatura do local. Além disso, os testes foram realizados no período diurno, entre as 9:00 e às 17:00 horas.

Para os testes, cada operária foi colocada em um tubo do tipo Eppendorf com capacidade de 1,5 ml, os quais foram vedados com algodão para evitar que as formigas ficassem acima do bloco de aquecimento. Para as medidas do CT_{max} foi utilizado o protocolo estabelecido por Kaspari et al. (2015), no qual as formigas foram expostas a cada faixa de temperatura durante 10 minutos e a temperatura aumentada a cada 2°C, iniciando os testes com 36°C. Após os 10 minutos, as formigas eram inspecionadas a procura de movimento e em caso negativo (representando morte ou perda da coordenação muscular), essa temperatura era registrada como seu CT_{max} . O CT_{min} foi determinado da mesma forma, após diminuir a temperatura a cada 2°C, porém os testes se iniciaram a 16°C. A amplitude termal foi obtida a partir da diferença $CT_{max} - CT_{min}$. As medições de CT_{max} foram realizadas utilizando o equipamento de Banho Seco Kasvi modelo K80-S01/02, enquanto para o CT_{min} foi utilizado um equipamento de Banho Seco Loccus modelo DB-HC.

2.5. Ecologia trófica

Para determinar possíveis diferenças na dieta entre as espécies de *Ectatomma*, suas assinaturas isotópicas foram estipuladas por meio da análise de isótopos estáveis de nitrogênio. A coleta de formigas para análise foi conduzida na EECSB e no PESCAN, em áreas de cerrado *stricto sensu* e cerrado ralo, utilizando o mesmo método descrito anteriormente na seção 2.2. Em laboratório, foram selecionadas de 4 a 6 operárias de cada espécie, que tiveram seus gásteres removidos para minimizar qualquer interferência de itens alimentares recentemente consumidos na análise. Em seguida, as amostras foram secas em estufa a 60°C por 48 horas. Como referência, a assinatura isotópica da vegetação das áreas também foi determinada. Para isso, foi coletado aleatoriamente cerca de 20 folhas em cada transecto, que posteriormente foram secas em estufa a 45°C por 48 horas. Essas folhas foram então trituradas para formar uma amostra composta de cada transecto. As formigas e as amostras da vegetação foram então moídas até se tornarem um pó fino e colocadas em pequenas cápsulas de estanho e pesadas com precisão, variando de 1,5 a 2 miligramas. Essas cápsulas foram moldadas em esferas, dispostas em placas de ELISA e enviadas para análise no laboratório de isótopos estáveis (*Stable Isotope Facility* - SIF) da Universidade da Califórnia, em Davis, EUA. Os resultados obtidos foram expressos em notação delta por mil ($\delta/1000$), utilizando um padrão internacionalmente reconhecido como referência. A equação para as assinaturas isotópicas é definida como $\delta^{15}N$ (‰) = $(R_{amostra} - R_{padrão}) / R_{padrão} \times 1.000$, onde R representa a razão molar do isótopo das amostras e do padrão utilizado, no qual, para o nitrogênio, é o ar atmosférico ($R_{padrão} = 0,0036765$).

2.6. Análise dos dados

Para comparar a riqueza de espécies entre as fisionomias foi construído um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição de Poisson. A variável resposta foi o número de espécies registradas em cada parcela e como variável preditora as diferentes fisionomias (cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão). Para avaliar o efeito do tipo de vegetação sobre a frequência de ocorrência de cada uma das espécies de *Ectatomma*, foi construído um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição de Poisson. A variável resposta foi a frequência de ocorrência (número de ocorrência por transecto, variando de 0 a 5) e a variável preditora as fitofisionomias (cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão).

Para verificar variações na frequência de ocorrência de cada uma das espécies entre os diferentes períodos do dia (manhã, tarde, noite) foram construídos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição binomial, exceto para *E. opaciventre*, para o qual foi utilizado um GLM quasibinomial devido a superdispersão dos dados. Nós criamos a variável resposta combinando os dados sobre o total de armadilhas *pitfall* instaladas por transecto com a quantidade de armadilhas em que as espécies foram capturadas utilizando a função *cbind*. A variável preditora foi o período de atividade (manhã, tarde ou noite) enquanto os transectos foram considerados uma variável aleatória. Para a apresentação dos gráficos, foi utilizada a proporção de armadilhas em que as espécies foram capturadas em relação ao total de armadilhas instaladas.

Para melhor ilustrar o grau de sobreposição das espécies em função do tipo de habitat e dos períodos de forrageio, foi utilizada uma análise de componentes principais (PCA). Para isso, foram elaboradas duas matrizes de dados contendo, em uma, a abundância relativa de cada espécie em cada fitofisionomia do respectivo local amostrado (REP e EEcSB) e na outra, a abundância relativa de cada espécie nos diferentes horários amostrados em diferentes transectos. A abundância relativa foi determinada dividindo-se o número total de registros (pontos de ocorrência) de cada espécie em uma dada fitofisionomia pelo total de registros da mesma espécie considerando-se a três fitofisionomias somadas. Este processo foi realizado para todas as espécies nos dois eventos amostrais na EEcSB e no Panga. Ao final, obtivemos três medidas para cada espécie, refletindo suas proporções de ocorrência nas diferentes fisionomias estudadas. O mesmo processo foi realizado para obter a abundância relativa nos diferentes horários, exceto pelo fato que para os horários os transectos representam nossas unidades amostrais. A PCA foi realizada a partir do pacote *FactoMineR* e os bi-plots foram plotados a partir da função *fviz_pca_biplot* do pacote *factoextra*.

Para verificar se as espécies se diferiram em seus limites térmicos críticos (CT_{\min} , CT_{\max} e amplitude termal) foram construídos modelos lineares (LM) a partir da função *lm*. As variáveis respostas utilizadas nos modelos foram as médias de CT_{\min} , CT_{\max} e amplitude termal de cada colônia, enquanto a variável preditora foram as espécies. E por fim, para comparar as assinaturas isotópicas ($\delta^{15}N$) entre as espécies de *Ectatomma* foi utilizada uma análise de covariância a partir da função *lm* no pacote R. A variável resposta foi a assinatura isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}N$) medida nas formigas, a variável preditora foram as espécies e a covariável foi a assinatura isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}N$) medida na vegetação. A significância de todos os modelos foi testada utilizando a função *Anova*, a partir do pacote *car* versão 3.1-2 e as análises a posteriori foram realizadas utilizando o teste de comparação múltipla de Tukey, no pacote *multcomp* versão 1.4-25. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R versão 4.2.3 (R Core Team, 2024).

3. RESULTADOS

Preferência de habitat

Houve diferença significativa na riqueza de espécies do gênero *Ectatomma* entre as diferentes fitofisionomias amostradas ($\chi^2= 13,82$, $gl= 2$, $p<0,001$), com um maior número de espécies registradas nas áreas de formações savânicas (cerrado ralo e cerrado *stricto sensu*) em comparação com o cerradão (Figura 4). Todas as seis espécies foram registradas nas áreas de cerrado ralo e cerrado *stricto sensu*, enquanto no cerradão houve somente a ocorrência de três espécies (*Ectatomma permagnum*, *E. edentatum* e *E. tuberculatum*). Porém, a presença simultânea das seis espécies numa mesma parcela amostral foi rara, tendo isto sendo observado em apenas 3 dos 48 transectos amostrados. De forma similar a ocorrência de mais de duas espécies no mesmo ponto amostral foi incomum, tendo sido observada em apenas 42 dos 240 grids amostrais.

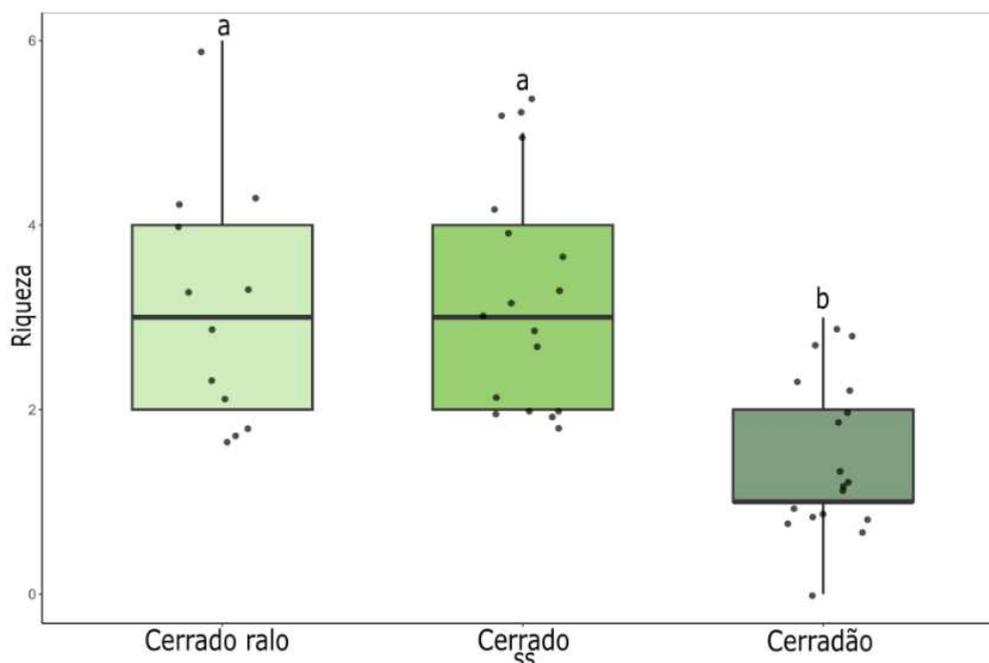


Figura 4. Número de espécies do gênero *Ectatomma* em diferentes fitofisionomias do Cerrado (cerrado ralo, cerrado *stricto sensu* e cerradão). Letras diferentes denotam valores significativamente diferentes (ANOVA seguida do teste Tukey HSD, $p < 0,05$).

Houve também diferença significativa na frequência de ocorrência das espécies nos diferentes tipos de vegetação (GLM: interação fitofisionomia e espécie: $\chi^2 = 128,60$, $gl = 10$, $p < 0,001$). Analisando-se a frequência de ocorrência de cada espécie em separado foi observado que *E. opaciventre*, *E. planidens* e *E. brunneum* foram encontradas apenas nas fitofisionomias savânicas, sendo que a frequência de ocorrência de cada uma destas espécies não diferiu significativamente entre o cerrado ralo e cerrado *stricto sensu* (Figuras 5B, 5D e 5F, respectivamente). Em contraste, *E. permagnum* e *E. tuberculatum*, embora presentes no cerradão (fitofisionomia florestal), ocorreram com maior frequência em pelo menos uma das duas fitofisionomias savânicas (Figura 5A e 5E). Por outro lado, *E. edentatum* apresentou uma frequência de ocorrência similar em todas as três fitofisionomias (Figura 5C).

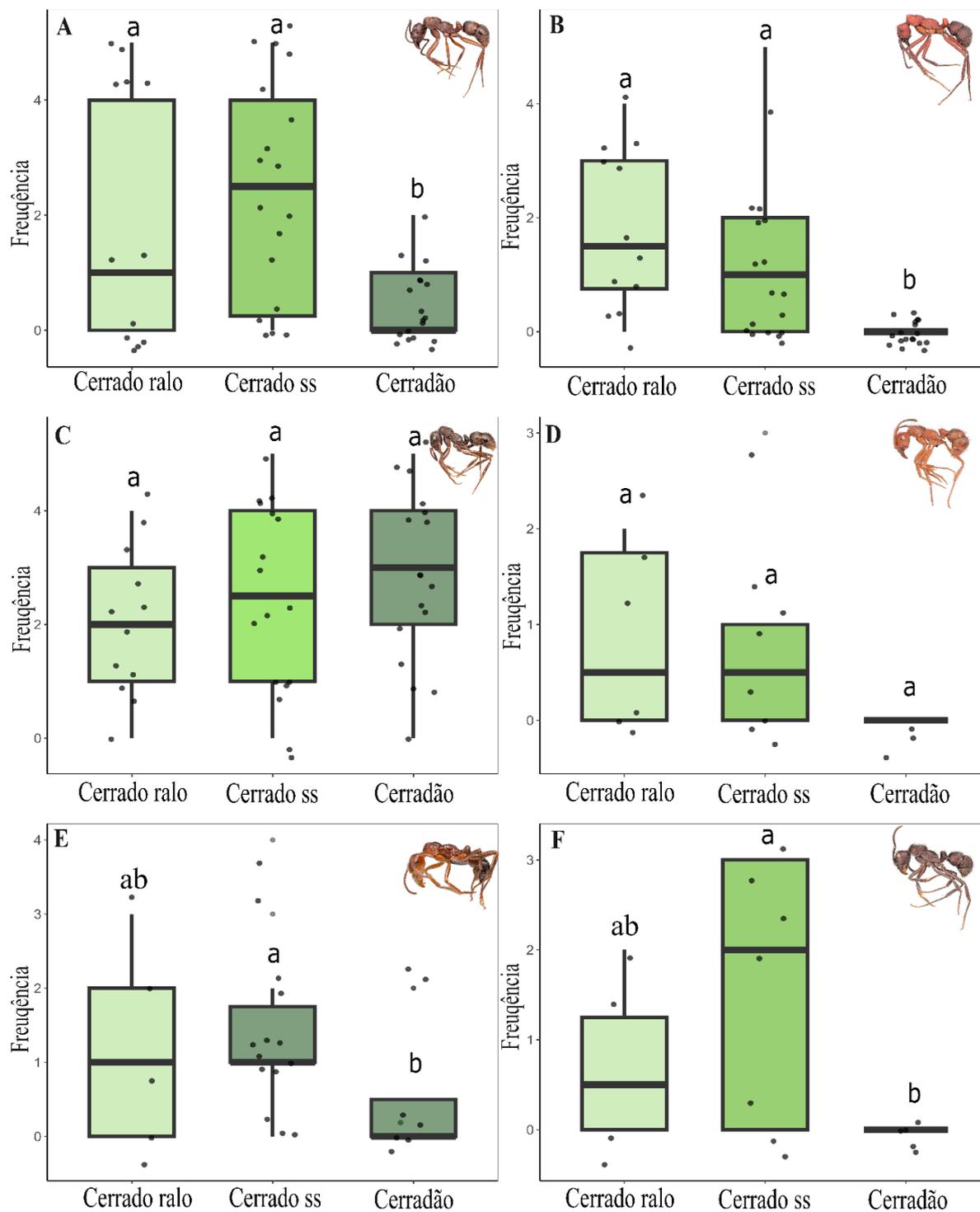


Figura 5. Variação na frequência de ocorrência de espécies do gênero *Ectatomma* em diferentes fitofisionomias. **A)** *Ectatomma permagnum*; **B)** *E. opaciventre*; **C)** *E. edentatum*; **D)** *E. planidens*; **E)** *E. tuberculatum*; **F)** *E. brunneum*. Letras diferentes denotam valores significativamente diferentes.

Em relação a PCA (Figura 6), os dois primeiros eixos explicam 100% da variância nos dados, com o primeiro eixo explicando a maior parte (60%) e representado as espécies que ocorreram em maior frequência em uma das duas formações savânicas, enquanto o segundo eixo (40%) está associado as diferenças na ocorrência das espécies no cerradoão.

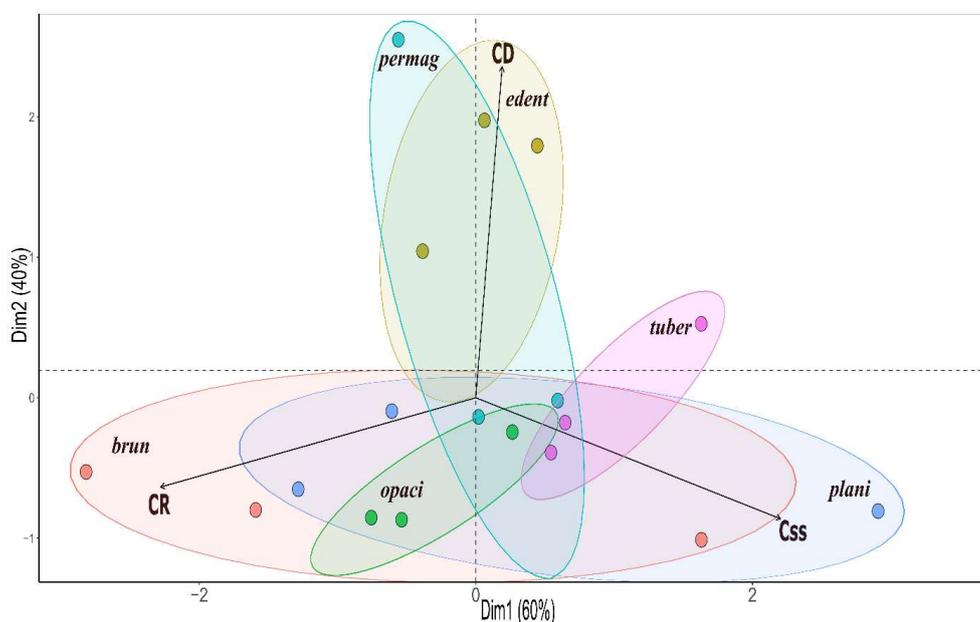


Figura 6. Análise de componentes principais (PCA) das espécies de *Ectatomma* em função da frequência de ocorrência de cada uma delas nas três fitofisionomias amostradas (**CD**- Cerradão; **CR**- cerrado ralo e **Css**- cerrado *stricto sensu*)

Período de forrageamento

Para apenas duas das seis espécies de *Ectatomma* foram observadas diferenças significativas na atividade de forrageio entre os diferentes períodos do dia. *E. permagnum* (Figura 7A) foi mais ativa pela manhã do que a tarde ou a noite e mais ativa a noite do que a tarde. *E. opaciventre* (Figura 7B) se diferenciou das demais espécies, ao se manter mais ativa durante a manhã e à tarde. Já *E. edentatum* (Figura 7C) não exibiu diferença significativa entre os horários, forrageando em todos os períodos do dia, embora tenha mostrado uma tendência de ter maior atividade no período noturno. De forma similar, tanto *E. planidens* (Figura 7D) quanto *E. tuberculatum* (Figura 7F) não demonstraram uma diferenciação clara em seus períodos de forrageamento, sendo ativas de forma similar em todos os períodos analisados, ainda que *E. tuberculatum* tenha sido registrada forrageando de forma menos intensa durante a noite. Já *E. brunneum* (Figura 7E), apesar de não apresentar uma diferenciação clara em seu período de forrageamento, demonstrou uma tendência de forragear mais ativamente durante a manhã e à noite, um padrão semelhante ao observado para *E. permagnum*.

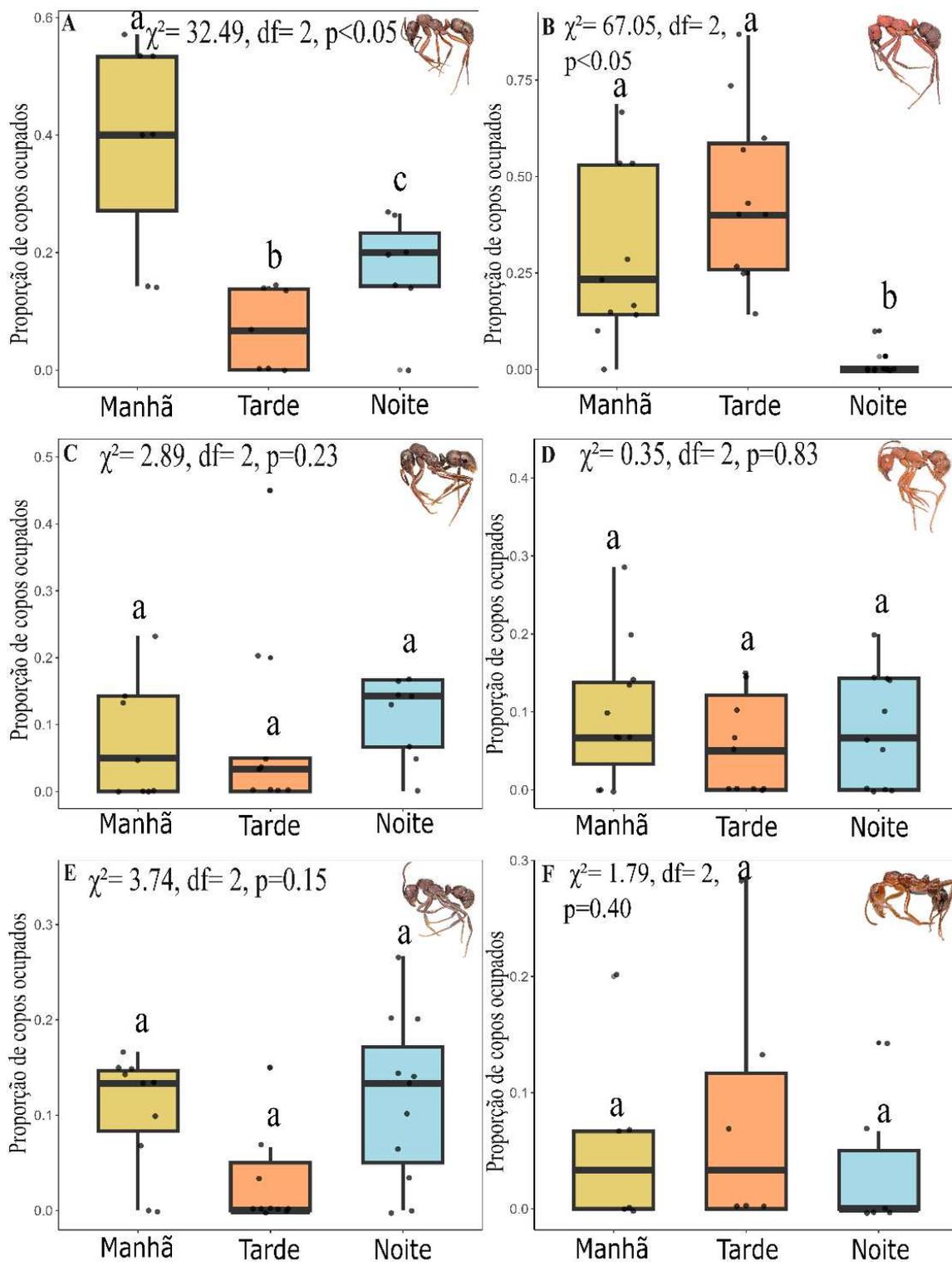


Figura 7. Variação na proporção de copos ocupados em relação ao período de forrageio. **A)** *Ectatomma permagnum*; **B)** *E. opaciventre*; **C)** *E. edentatum*; **D)** *E. planidens*; **E)** *E. brunneum*; **F)** *E. tuberculatum*. Letras diferentes denotam valores significativamente diferentes (ANOVA seguida de Tukey HSD, $p < 0,05$).

Em relação a PCA (Figura 8), os dois primeiros eixos explicam 100% da variância nos dados, com o primeiro eixo explicando a maior parte (57,9%). Estes dois eixos tendem a discriminar as espécies de forrageamento predominantemente vespertino (*E. opaciventre* e *E. tuberculatum*) das espécies com forrageamento matutino e/ou noturno.

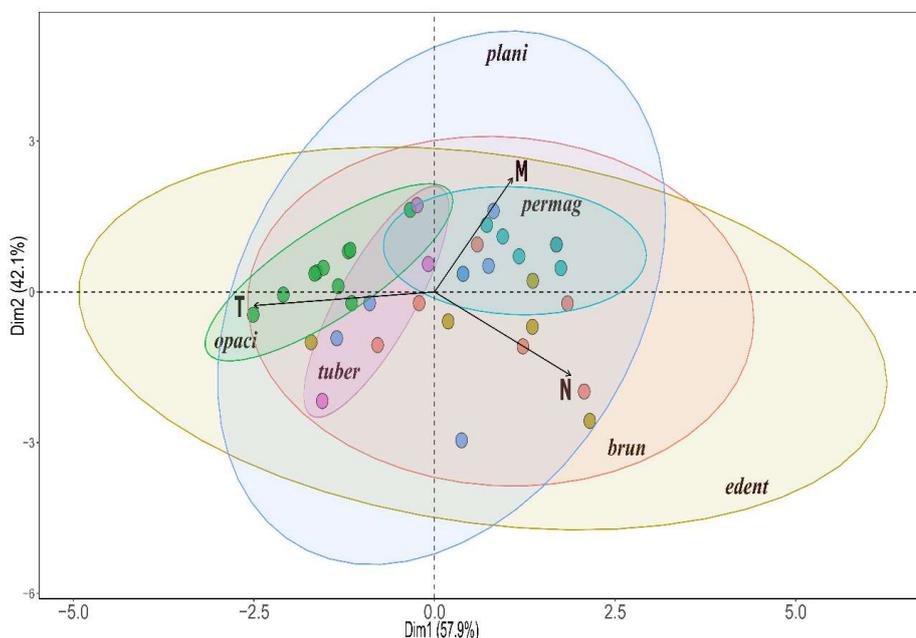


Figura 8. Análise de componentes principais (PCA) das espécies de *Ectatomma* em função da frequência de ocorrência nos três períodos amostrados (M- manhã, T- tarde e N- noite).

Tolerância termal

Houve diferença significativa nas medidas de CT_{max} entre as seis espécies de *Ectatomma* ($F_{5,28}=8,82$, $p<0,001$). Os valores de CT_{max} variaram de 40°C a 46°C, com *Ectatomma opaciventre* apresentando o maior valor (média=44°C), indicando uma maior tolerância ao calor comparada com as outras espécies (Figura 9B). Em contraste, a espécie com o menor valor de CT_{max} foi *E. edentatum*, com uma média de 42°C. As espécies *E. brunneum*, *E. planidens* e *E. tuberculatum* apresentaram valores de CT_{max} semelhantes e não se diferenciaram significativamente entre si no teste a posteriori. Em relação ao CT_{min} , também foi encontrada uma diferença significativa entre as espécies ($F_{5,25}=5,08$, $p=0,002$), com os valores variando de 6°C a 14°C (Figura 9A). *E. opaciventre* apresentou o menor valor de CT_{min} com uma média de 7,7 °C enquanto *E. brunneum* obteve o maior valor (média: 9,6°C). A amplitude de variação nos valores de CT_{max} e CT_{min} (amplitude termal) foi significativamente diferente entre as espécies ($F_{5,25}=14,18$, $p<0,001$) (Figura 10) e variou de 30°C a 38°C. A espécie que apresentou a maior amplitude foi *E. opaciventre* com uma média de 36,5°C, indicando uma ampla faixa de

temperatura na qual pode persistir. Em contraste, a espécie com a menor amplitude foi *E. permagnum*, apresentando em média 31,5°C.

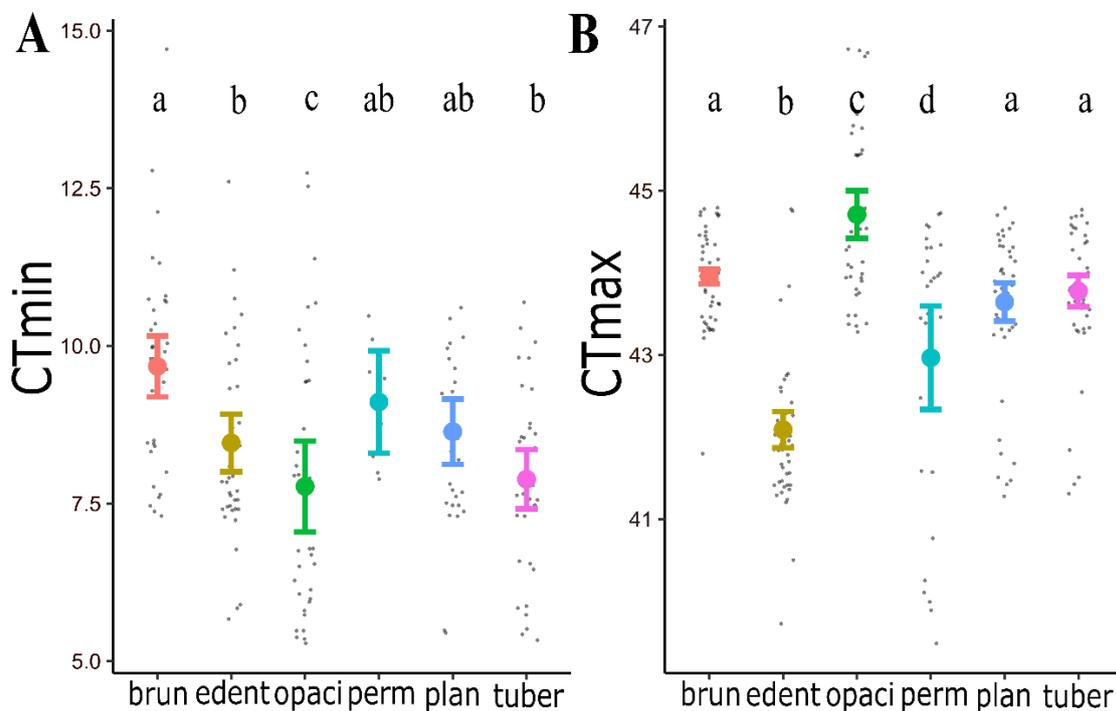


Figura 9. Variação nos valores dos limites térmicos críticos entre as espécies de *Ectatomma*. (A) CT_{min}; (B) CT_{max}.

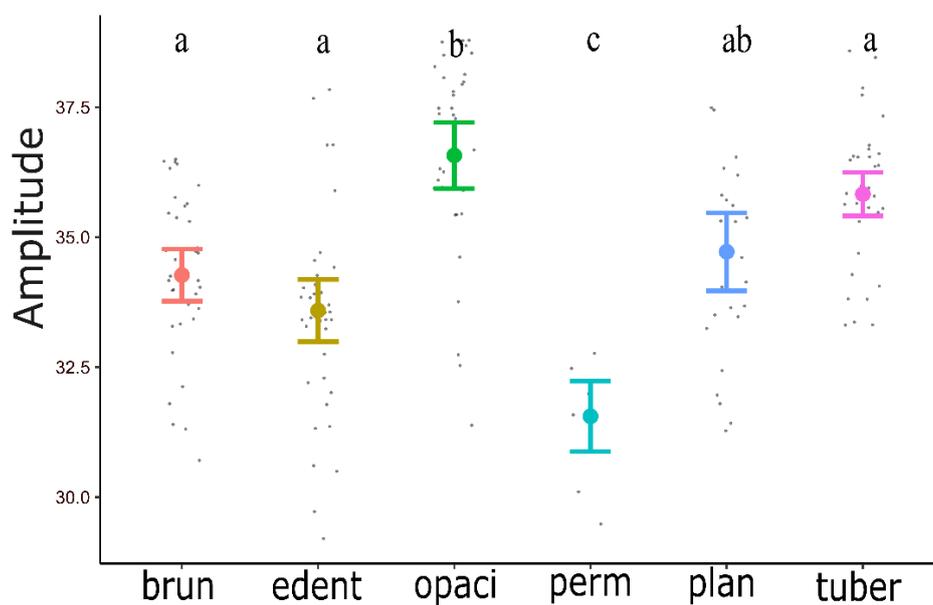


Figura 10. Variação na amplitude termal entre as espécies de *Ectatomma*. Letras diferentes denotam valores significativamente diferentes. Os símbolos coloridos representam a média e o intervalo de confiança de 95%, enquanto os pontos cinzas representam as medidas para cada operária.

Ecologia trófica

Houve diferença significativa nas assinaturas isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$) entre as espécies de *Ectatomma* ($F_{5,47} = 7,82$, $p < 0,001$), com valores variando de 2,29‰ a 8,49‰ (Figura 11) e com média geral de todas as espécies de 5,86‰. A espécie que apresentou o maior valor de $\delta^{15}\text{N}$ foi *Ectatomma planidens* (média:6,92‰) e o menor valor foi encontrado em *E. tuberculatum* (média:4,22‰). As comparações a posteriori par a par revelaram que *E. tuberculatum* se diferiu significativamente de todas as outras espécies, exceto *E. brunneum* (Tukey HSD, $p < 0,05$). As comparações entre as demais espécies não mostraram diferenças significativas, indicando que elas possuem assinaturas isotópicas similares.

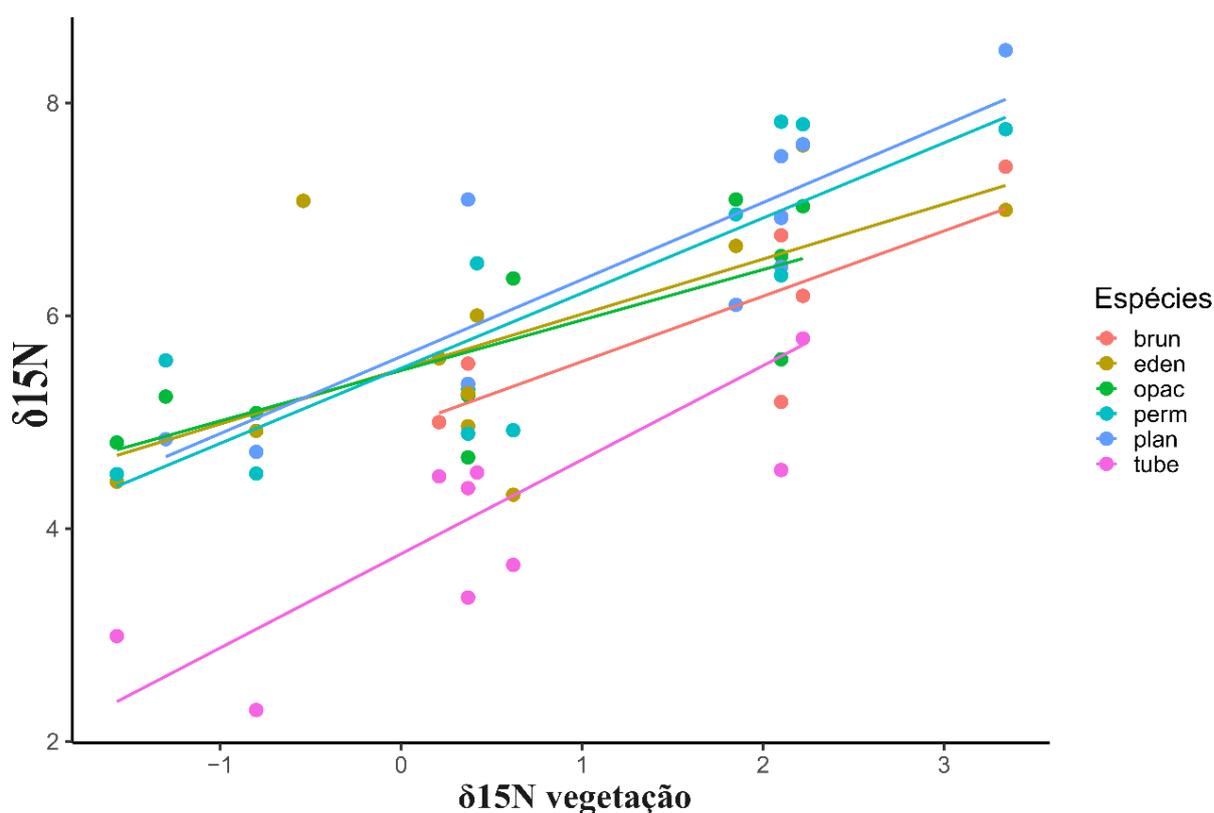


Figura 11. Assinatura isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) das seis espécies de *Ectatomma* em relação a assinatura isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) da vegetação onde as espécies foram coletadas. Cada linha e seus respectivos pontos da mesma cor representam uma espécie. Abreviações: brun, *Ectatomma brunneum*; eden, *Ectatomma edentatum*; opac, *Ectatomma opaciventre*; perm, *Ectatomma permagnum*; plan, *Ectatomma planidens*; e tube, *Ectatomma tuberculatum*.

4. DISCUSSÃO

Neste trabalho foram analisadas algumas características das três principais dimensões do nicho (espacial, temporal e trófico) de seis espécies de formigas do gênero *Ectatomma*. O intuito foi compreender se a partição de nicho pode ser um mecanismo de coexistência dessas espécies no Cerrado brasileiro, tendo em vista a alta diversidade de espécies do gênero presente no bioma. Foi encontrado que as espécies de *Ectatomma*, de forma geral, possuem preferência por áreas de formações savânicas em comparação com áreas de formações florestais. Quanto ao nicho temporal, ficou evidenciado uma certa sobreposição nos períodos de forrageamento, porém, cada espécie demonstrou uma preferência por determinados períodos, o que pode estar relacionado a fisiologia e resistência a temperatura. Por fim, também ficou evidenciado uma alta sobreposição no nicho trófico para a maior parte das espécies, exceto *E. tuberculatum* que ao contrário das demais espécies forrageia predominantemente na vegetação.

Em relação a seleção de habitats, os resultados deste estudo sugerem que no Cerrado as espécies de *Ectatomma* são mais frequentes em ambientes savânicos que nos florestais. O Cerrado é reconhecido por apresentar um mosaico de tipos de vegetação, variando desde campos abertos com arbustos dispersos a fisionomias florestais com dossel contínuo, representando assim um gradiente de cobertura arbórea (Ribeiro & Walter, 2008). As fisionomias savânicas, como o cerrado ralo e cerrado *stricto sensu*, possuem menor cobertura do dossel e menor cobertura de serrapilheira, resultando em maior incidência de luz solar, o que promove a exposição da fauna a temperaturas mais elevadas. Dessa forma, as diferenças nas condições abióticas podem ter atuado como um filtro ambiental (Costa et al. 2013), determinando quais espécies são capazes de persistir em cada tipo de habitat.

Neste estudo, as espécies que ocorreram somente nas formações savânicas (*E. opaciventre*, *E. brunneum* e *E. planidens*) tiveram os maiores valores de CT_{max} registrados. Em contraste, *E. edentatum*, espécie que ocorreu com maior frequência no cerradão foi a que apresentou o menor valor de CT_{max} (média= 42°C). Assim, essas preferências de habitat podem estar diretamente relacionadas a restrições fisiológicas, especialmente à temperatura, uma vez que essa condição influencia o comportamento, fisiologia e o *fitness* dos organismos, sendo um fator determinante na distribuição das espécies na paisagem (Bujan et al., 2020; Angilletta, 2009). Sendo assim, estes resultados apoiam a hipótese da adaptação termal que postula que os organismos devem apresentar limites térmicos que são adaptados localmente às temperaturas experimentadas em seus ambientes, já que a termorregulação envolve um alto custo metabólico (Kaspari et al.

2015). Em relação a amplitude de variação dos limites térmicos críticos das espécies ($CT_{\max} - CT_{\min}$), foi observado em *E. edentatum* (33,5°C) e *E. permagnum* (31,5°C) os menos valores registrados. Isso pode estar relacionado ao fato de essas duas espécies serem frequentes no cerrado, onde as temperaturas oscilam menos do que nos ambientes mais abertos, típicos das formações savânicas, como o cerrado stricto sensu e cerrado ralo, sugerindo que uma menor variação nas temperaturas ambientais está associada a uma menor variação nas tolerâncias térmicas dos organismos (Janzen, 1967).

Os padrões encontrados nos períodos de forrageamento parecem ser mediados por diferenças na resistência a temperatura das espécies, mais precisamente aos limites térmicos críticos máximos (CT_{\max}). Espécies que apresentaram valores de CT_{\max} mais baixos, foram encontradas forrageando durante os horários no qual as temperaturas são mais amenas, como foi o caso para *E. permagnum* e *E. edentatum*. Essas duas espécies apresentaram os menores valores de CT_{\max} (Média: 42.9°C e 42°C, respectivamente) e foram encontradas forrageando majoritariamente durante a manhã e à noite, o que pode ser uma maneira comportamental de lidar com as altas temperaturas encontradas nas áreas de formações savânicas, onde elas também ocorrem. Em contrapartida, *E. opaciventre*, que apresentou o maior valor de CT_{\max} (média=44°C) foi observada forrageando exclusivamente durante o dia, com maior atividade no período da tarde, horário no qual as temperaturas são mais elevadas.

As diferenças encontradas nos padrões de forrageamento entre as espécies de *Ectatomma* não parecem ser influenciadas pelo CT_{\min} , ao contrário do que foi observado para o CT_{\max} . Inicialmente, esperava-se que espécies que forrageiam preferencialmente à noite, como *E. edentatum*, *E. permagnum* e *E. brunneum*, apresentassem maior resistência ao frio, com valores de CT_{\min} mais baixos. Partindo dessa suposição, esperava-se que *E. opaciventre*, com menor CT_{\min} , poderia forragear preferencialmente durante a noite. Isso sugere que outros fatores podem influenciar as diferenças do CT_{\min} entre as espécies de *Ectatomma* no Cerrado, como interações competitivas (Parr & Gibb, 2010). Alguns autores propõem que as espécies forrageiam em diferentes temperaturas de acordo com sua posição em um ranking de dominância, onde espécies dominantes são mais limitadas pela temperatura, enquanto espécies subordinadas exibem maior tolerância a condições extremas (Cerdá et al., 1998). Nesse contexto, temperaturas extremas funcionariam como ambientes marginais, nos quais apenas espécies subordinadas ou subdominantes, como *E. opaciventre*, buscam alimento (Cerdá et al., 1997).

E. opaciventre apresentou a maior amplitude termal (maior resistência tanto ao calor quanto ao frio), o que indica que seu horário de forrageamento pode não ser mediado exclusivamente pela temperatura, como com as outras espécies, mas pode estar relacionado à competição com suas congêneres, resultando em um *trade-off* entre dominância e tolerância termal. Embora essa questão não tenha sido testada neste estudo, é possível que *E. opaciventre* seja a espécie menos dominante, dado que suas colônias são menores, com aproximadamente 60 a 120 operárias, e o forrageamento é realizado de forma solitária (Antonialli-Junior e Giannotti, 1997). Em contraste, espécies com colônias mais numerosas e que utilizam recrutamento em massa tendem a monopolizar os recursos com maior eficiência, o que as torna mais dominantes (Andersen, 1992; Parr, 2008). Diante disso, é provável que a competição com outras espécies de *Ectatomma* force *E. opaciventre* a forragear em momentos mais críticos, sendo esse comportamento essencial para explorar recursos nas horas mais quentes do dia, o que reduz a competição com espécies menos tolerantes ao calor (Huey et al., 2009). Além disso, outra possibilidade que alguns autores (Wehner, 1987; Heinrich, 1993; Cerdá et al., 1998) exploram é que a razão pela qual algumas espécies de formigas escolhem ser mais ativas em condições extremas de calor podem estar relacionadas a dieta, mais precisamente seus hábitos predadores e necrófagos, uma vez que, elas podem se alimentar de artrópodes mortos pelo calor ou pela dessecação. Essa estratégia de maximizar a disponibilidade de presas forrageando em altas temperaturas também foi observada em outros insetos, como os besouros-tigre (Dreisig, 1985).

As espécies de *Ectatomma* apresentaram uma ampla plasticidade nos períodos de forrageio, o que sugere que elas podem ajustar seus horários de acordo com a temperatura do habitat onde estão presentes ou até pela presença de recursos alimentares. Essa variação é evidente pois todas as espécies, exceto *E. opaciventre*, foram encontradas forrageando em todos os períodos amostrados, embora com diferentes intensidades. Essa flexibilidade no período de forrageamento pode ser também uma resposta aos riscos de ataques por parasitoides. Embora este estudo não tenha abordado essa questão especificamente, há evidências de que as espécies de *Ectatomma* hospedam uma ampla diversidade de parasitas (Lachaud & Pérez-Lachaud, 2015; Lachaud et al., 1998, 2012). Assim como observado em formigas cortadeiras, que ajustam seus períodos de atividade devido à presença de forídeos (Orr, 1992), essas formigas podem ajustar seu comportamento de forrageamento em resposta à presença desses parasitas, o que pode ser altamente vantajoso na sobrevivência das colônias.

Em relação a ecologia trófica, este estudo evidenciou diferenças nas assinaturas isotópicas entre *E. tuberculatum* e todas as demais espécies de *Ectatomma* com exceção de *E. brunneum*.

Ectatomma tuberculatum, ao contrário da maioria das *Ectatomma*, forrageia em grande parte na vegetação (Figura 12A). Além de construir seus ninhos na base de árvores e pequenos arbustos, essas formigas constroem um túnel formado de material orgânico que sai da base do ninho no solo até a planta, facilitando seu forrageio na vegetação (Figura 12B). Desse modo, em habitats tropicais, a estratificação vertical na disponibilidade de nutrientes resulta em diferenças marcantes na quantidade de carbono (C) e nitrogênio (N) entre o dossel e o solo (Blüthgen & Feldhaar, 2010). Assim, em geral, as formigas arbóreas possuem uma dieta baseada principalmente em carboidratos, como os encontrados no néctar de nectários extraflorais e no *honeydew* provenientes de hemípteros sugadores de seiva. Em contraste, no solo, a dieta é predominantemente baseada em proteínas, refletindo a alta abundância de artrópodes. O fato de *E. tuberculatum* forragear tanto no solo quanto na vegetação, permite que ela tenha acesso a fontes de carboidratos que não estão disponíveis para outras espécies que forrageiam no solo. Além disso, esse hábito pode ter conferido uma vantagem em relação às outras espécies de *Ectatomma*, uma vez que *E. tuberculatum* demonstrou uma notável tolerância ao calor, com uma média de 43,5°C e uma amplitude variando de 35°C a 37,2°C. Como observado em uma comunidade de formigas arbóreas do Cerrado, o acesso a recursos alimentares ricos em carboidratos, como açúcares, pode influenciar positivamente sua resistência ao calor (Zuanon et al., 2023). Isso permite que a espécie forrageie em períodos mais quentes do dia e explore diferentes fontes de alimento, aumentando suas chances de coexistência.

O fato da assinatura isotópica de *E. brunneum* não ter diferido da de *E. tuberculatum* é potencialmente explicado por *E. brunneum* incluir itens vegetais em sua dieta e forragear, em certo grau, na vegetação (Figura 12C). De acordo com Giannotti & Machado (1992) *E. brunneum* consome, além de insetos e outros invertebrados, itens de origem vegetal como sementes, polpa de frutos e raízes. De forma similar, em *E. tuberculatum*, a alimentação líquida representa, de acordo com Valenzuela-González et al. (1995), cerca de 35,5% das viagens de forrageamento bem-sucedidas, enquanto os outros 64% consistem principalmente em insetos, vivos ou mortos (Figura 13C). Essa dominância de presas na dieta de *E. tuberculatum* ajuda a explicar por que ela tem um $\delta^{15}\text{N}$ maior que outras formigas tipicamente arborícolas como é o caso de *Cephalotes* e a maioria das *Camponotus* (Vieira et al., 2021).



Figura 12. A) *E. tuberculatum* forrageando na vegetação; B) Estrutura externa de um ninho de *E. tuberculatum* evidenciando o túnel composto por material orgânico na base de um pequeno arbusto e C) *E. brunneum* forrageando na vegetação.

Se tratando das outras espécies em *Ectatomma*, não foi encontrado diferenças nas assinaturas isotópicas entre *E. opaciventre*, *E. permagnum*, *E. edentatum* e *E. planidens*, sugerindo que estas espécies compartilham fontes alimentares semelhantes, e assim têm grande sobreposição no nicho trófico. Embora cada espécie de *Ectatomma* demonstre preferências individuais por determinados tipos de presa, uma característica comum e compartilhada entre as espécies são seus hábitos alimentares oportunistas (Figuras 13C), no qual podem atuar tanto como predadoras quanto como necrófagas, a depender da disponibilidade do recurso no ambiente, ocupando assim o topo da cadeia alimentar. Além disso, embora o nível trófico das espécies seja semelhante, a variação nos padrões de atividade entre as espécies de *Ectatomma* pode resultar na exploração de diferentes grupos de presas, o que pode reduzir a competição direta pelo mesmo recurso entre as espécies, uma vez que a partição de nicho temporal também é um fenômeno bem documentado em diversos grupos de artrópodes que podem ser utilizados como recurso alimentar (Lockwood et al., 1996; Ribeiro et al., 2022). Essa dinâmica, no entanto, não pode ser totalmente captada por meio de análises de isótopos estáveis. No entanto, alguns estudos revelaram preferências alimentares específicas entre as espécies. Paiva & Brandão (1989), por exemplo, mostraram que a dieta de *E. permagnum* é composta principalmente por outras formigas, especialmente do gênero *Pheidole* e *Camponotus*. Já *E. opaciventre* apresenta uma dieta mais diversificada, incluindo não apenas formigas, como as do gênero *Atta* (Figura 13A), mas também cupins, conforme descrito por Pie (2004).

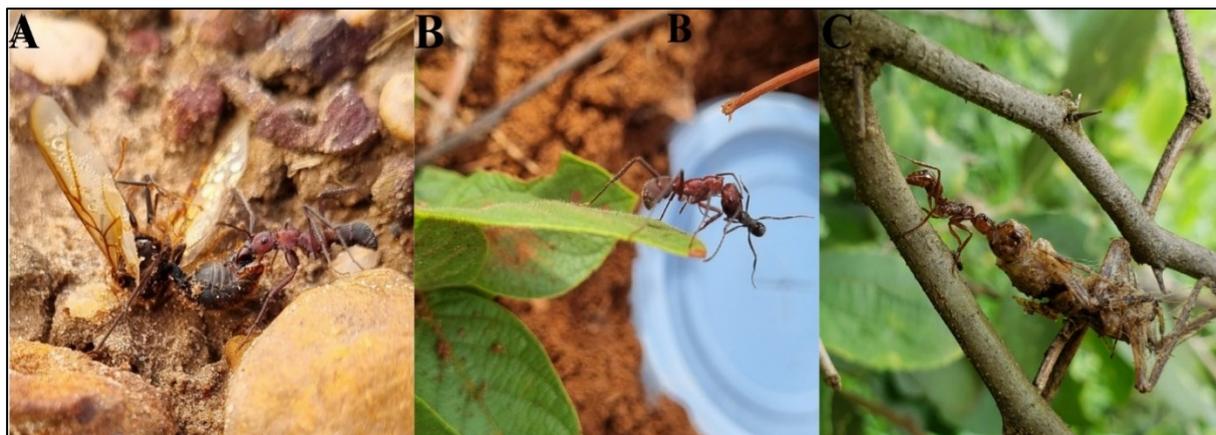


Figura 13. A) *Ectatomma opaciventre* utilizando a carcaça de uma formiga alada do gênero *Atta*; B) *E. opaciventre* utilizando uma operária de *E. edentatum* como presa e C) *E. tuberculatum* manipulando a carcaça de um inseto na vegetação.

Neste estudo, observou-se, no geral, uma considerável sobreposição no nicho espacial, temporal e trófico entre as seis espécies de *Ectatomma*. Porém foi observado algumas complementariedades nas dimensões do nicho que podem auxiliar a promover a coexistência dessas espécies no Cerrado. *E. tuberculatum* pode reduzir a competição com suas congêneres ao forragear em outro estrato. Em contraste, embora *E. brunneum*, *E. planidens* e *E. opaciventre* compartilhem preferências de habitat semelhantes ao evitar o cerradão, exibem padrões distintos de forrageamento. *E. brunneum* tende a evitar as horas mais quentes do dia, enquanto *E. opaciventre* prefere forragear nesses períodos. Por sua vez, *E. planidens* não apresenta um padrão claro, possivelmente regulando seu comportamento em resposta a condições ambientais extremas ou à presença de outras espécies, como *E. opaciventre*. Por outro lado, *E. permagnum* e *E. edentatum* compartilham uma estratégia de forrageamento similar e são encontradas em todos os tipos de ambientes do cerrado. Uma possibilidade é que estas duas espécies consumam recursos alimentares distintos (p.ex. diferentes tipos de presa), o que não foi completamente explorado neste estudo. Essas complementariedades, embora possam ser sutis, provavelmente contribuem para a coexistência dessas espécies no cerrado, permitindo a partição de recursos e minimizando a competição direta.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo investigou algumas características das três principais dimensões do nicho (espacial, temporal e trófico) de seis espécies de formigas do gênero *Ectatomma* no Cerrado brasileiro, visando entender os mecanismos de coexistência entre elas. Observou-se que, embora as espécies de *Ectatomma* apresentem uma sobreposição significativa em seus nichos espacial, temporal e trófico, também existem algumas complementariedades que podem ser cruciais para a coexistência das espécies. A maioria das espécies demonstrou uma preferência por formações savânicas (cerrado ralo e cerrado *stricto sensu*) em detrimento do cerradão, indicando uma adaptação dessas espécies a ambientes mais abertos e, portanto, mais quentes.

Apesar disso, observou-se variações no período de forrageamento, com espécies comparativamente mais tolerantes ao calor sendo mais ativas nos períodos mais quentes do dia, enquanto as menos tolerantes preferiram horários mais amenos. Além disso, os resultados sugerem que as diferenças nos padrões de forrageamento entre as espécies de *Ectatomma* são mais influenciadas pelo CT_{max} do que pelo CT_{min} , indicando que a tolerância ao calor, juntamente com a competição entre as espécies, parece ser crucial na determinação dos horários de forrageamento, principalmente para os padrões encontrados em *E. opaciventre*, que possivelmente forrageia em horários mais quentes para evitar a competição com espécies dominantes e explorar recursos que outras espécies evitam devido ao calor. No nicho trófico, a maioria das espécies compartilhou recursos alimentares semelhantes, exceto *E. tuberculatum*, que se destacou por explorar presas em estratos verticais diferentes, refletindo uma dieta diferenciada em relação às outras espécies estudadas.

Assim, embora este estudo não tenha encontrado evidências robustas que suportem a partição de nicho, as espécies podem estar dividindo os recursos em uma escala menor do que a investigada. Além disso, a presença simultânea das seis espécies nas áreas de estudo foi considerada rara. Essa distribuição irregular pode ser resultado não apenas da partição do nicho espacial em escalas menores não investigadas, mas também de fatores estocásticos e variáveis não mensuradas, como variações na disponibilidade de recursos específicos e interações com outras espécies não consideradas neste estudo. Apesar disso, este trabalho destaca a importância de considerar múltiplas dimensões do nicho em estudos que abordam padrões de coexistência. Adicionalmente, oferece informações valiosas sobre a história natural do gênero *Ectatomma* no Cerrado brasileiro.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agrawal, A. A., Ackerly, D. D., Adler, F., Arnold, A. E., Cáceres, C., Doak, D. F., Post, B., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Powel, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G., Werner, E. 2007. Filling key gaps in population and community ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, 5, 145-152. Doi: [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[145:FKGIPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[145:FKGIPA]2.0.CO;2).

Albrecht, M. & Gotelli, N.J. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. **Oecologia**, 126(1), 134-141. Doi: [10.1007/s004420000494](https://doi.org/10.1007/s004420000494).

Andersen A.N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. **The American Naturalist**, 140(3):401-20. Doi: <https://doi.org/10.1086/285419>.

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, 557-567. Doi: <https://doi.org/10.1111/aec.12000>.

Angilletta, M. J. 2009. **Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis**. Oxford, UK: Oxford University Press. Doi: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>.

Arias-Penna, T. M. 2008. Subfamilia Ectatomminae. In: Jiménez, E.; Fernández, F.; Arias, T.M.; Lozano-Zambrano, F. H. (eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 609 p.

Arnan, X.; Lázaro-González, A.; Beltran, N.; Rodrigo, A.; Pol, R. 2022. Thermal physiology, foraging pattern, and worker body size interact to influence coexistence in sympatric polymorphic harvester ants (*Messor* spp.). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 76 (80):1-12. Doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03186-6>.

Blüthgen N. & Feldhaar H. 2010. Food and shelter: How resources influence ant ecology. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L. **Ant Ecology**, Oxford University Press, New York. Doi: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001>.

Bolton, B. 2024. **An online catalog of the ants of the world**. Disponível em: <http://antcat.org>. Acesso em: 21 fevereiro 2024.

Bujan, J., Roeder, K. A., de Beurs, K.; Weiser, M. D.; Kaspari, M. 2020. Thermal diversity of North American ant communities: Cold tolerance but not heat tolerance tracks ecosystem temperature. **Global Ecology and Biogeography**, 29(9): 1486-1494. Doi: <https://doi.org/10.1111/geb.13121>.

- Brown, W. L., JR. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 118, 173-362.
- Camacho, G. P.; Franco, W.; Branstetter, M. G.; Pie, M. R.; Longino, J. T.; Schultz, T. R.; Feitosa, R. M. 2022. UCE phylogenomics resolves major relationships among ectaheteromorph ants (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae, Heteroponerinae): a new classification for the subfamilies and the description of a new genus. **Insect Systematics and Diversity**, 6 (1): 5:1-20. Doi: <https://doi.org/10.1093/isd/ixab026>.
- Cardoso, E., Moreno, M. I. C., Bruna, E. & Vasconcelos, H. L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. **Caminhos de Geografia**, v. 10, p. 254- 268. Doi: <https://doi.org/10.14393/RCG103215980>.
- Cerdá, X.; Retana, J & Cros. S. 1997. Thermal Disruption of Transitive Hierarchies in Mediterranean Ant Communities. **Journal of Animal Ecology**, 66(3): 363-374. Doi: <https://doi.org/10.2307/5982>.
- 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. Doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00160.x>.
- 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>.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. 2003. **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 221p.
- Connell, J.H. 1961. The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. **Ecology**, 42(4): 710-723. Doi: <https://doi.org/10.2307/1933500>.
- Costa, F. C.; Pessoa, K. K. T.; Liberal, C. N.; Filgueiras, B. K. C.; Salomão, R. P.; Iannuzzi, L. 2013. The importance of open habitat in a predominantly closed forest area to the dung beetle (Coleoptera, Scarabaeinae) assemblage. **Revista Brasileira de Entomologia**, 57(3): 329–334. Doi: doi.org/10.1590/S0085-56262013000300012.
- Dreisig, H. 1985. A time budget model of thermoregulation in shuttling ectotherms. **Journal of Arid Environments**, 8(3): 191-205. Doi: [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)31281-3](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31281-3).
- Gause, G.F. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. **Science**, 79, 16-17. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.79.2036.16-a>.

Giannotti, E.; Machado, V.L.L. 1992. Notes on the foraging of two species of ponerine ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera: Formicidae). **Bioikos**, 6(1,2): 7-17.

Giller, P.S. 1984. **Community structure and the niche**. London, Chapman and Hall, 1984. 176 p.

Grevé, M. E.; Houadria, M.; Andersen, A. N.; Menzel, F. 2019. Niche differentiation in rainforest ant communities across three continents. **Ecology and Evolution**, 9, 8601-8615. Doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.5394>.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationship of the California trasher. **The Auk**, 34(4): 427-433. Doi: <https://doi.org/10.2307/4072271>.

Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. **Science**, 131, 1292–7. Doi: [10.1126/science.131.3409.1292](https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292).

Hairston, N.G., Smith, F.E.; Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. **The American Naturalist** 94 (879): 421- 425. Doi: <https://doi.org/10.1086/282146>.

Heinrich, B. 1993. **The Hot-blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation**. Springer Verlag, Berlin. 601 p. Doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-10340-1>.

Hölldobler, B.; Wilson, E. O. 1990. **The ants**. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, xii. 732 p.

Houadria, M., Salas-Lopes, A., Orivel, J., Blüthgen, N. & Menzel, F. 2014. Dietary and Temporal Niche Differentiation in Tropical Ants— Can They Explain Local Ant Coexistence? **Biotropica**, 47, p. 208-217. Doi: <https://doi.org/10.1111/btp.12184>.

Hubbell, S. P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 448p.

Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 22, 415–29. Doi: <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>.

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>.

Janzen, D.H. 1967. Why Mountain passes are higher in the tropics. **The American Naturalist**, 101 (919): 233–249. Doi: <https://www.jstor.org/stable/2458977>.

- 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, 1092-1102. Doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>.
- Keller, L. 1998. Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. **Insectes Sociaux**, 45(3):235-246. Doi: 10.1007/s000400050084.
- Koeppel, A. F, Wu, M. 2014. Species matter: the role of competition in the assembly of congeneric bacteria. **The ISME Journal**, 8, 531–540. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.180>.
- Kugler, C.; Brown, W. L., Jr. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the description of two new species. *Search. Agriculture* (Ithaca, New York) 24:1-8.
- Lachaud, J.P.; Pérez-Lachaud, G. 2015. Ectaheteromorph ants also host highly diverse parasitic communities: a review of parasitoids of the Neotropical genus *Ectatomma*. **Insectes Sociaux**, 62, 121-132. Doi: 10.1007/s00040-015-0390-x.
- Lachaud J.P.; Pérez-Lachaud G.; Heraty J.M. 1998. Parasites associated with the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae): First host record for the genus *Dilocantha* (Hymenoptera: Eucharitidae). **The Florida Entomologist**, 81 (4): 570–574. Doi: <https://doi.org/10.2307/3495962>.
- Lachaud, J.P.; Cerdan, P.; Pérez-Lachaud. 2012. Poneromorph Ants Associated with Parasitoid Wasps of the Genus *Kapala* Cameron (Hymenoptera: Eucharitidae) in French Guiana. **Psyche: A Journal of Entomology**, 6. Doi: <https://doi.org/10.1155/2012/393486>.
- Lockwood, J.A.; Struttman, J.M.; Miller, C.J. 1996. Temporal Patterns in Feeding of Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Importance of Nocturnal Feeding. *Environmental Entomology*, 25(3): 570-581. Doi: <https://doi.org/10.1093/ee/25.3.570>.
- Lutterschmidt, W.I.; Hutchison, V.H. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. **Canadian Journal of Zoology**, 75(10): 1561- 1574. Doi: <https://doi.org/10.1139/z97-783>.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The American Naturalist**, 101 (921), 377-385. Doi: <http://dx.doi.org/10.1086/282505>.
- Maly, E.J.; Maly, M.P. 1974. Dietary differences between two co-occurring calanoid copepod species. **Oecologia**.17, 325–333. Doi: 10.1007/BF00345750.
- Morin, P. J. 2009. **Community ecology**. 2ed, John Wiley & Sons. 418p.
- Neves, F.S.; Queiroz-Dantas, K.S.; Rocha, W.D.; Delabie, J.H.C. 2013. Ants of Three Adjacent Habitats of a Transition Region Between the Cerrado and Caatinga Biomes: The Effects of Heterogeneity and Variation in Canopy Cover. **Neotropical Entomology**, 42,258-268. Doi: <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0123-7>.

Orr, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 30 (6): 395- 402. Doi:10.1007/BF00176174.

Parr, C.L. 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. **Journal of Animal Ecology**, 77(6): 1191–1198. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01450.x>.

Paiva, R.V.S.; Brandão, C.R.F. 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera, Formicidae), **Revista Brasileira de Biologia**, 49(3): 783–792.

Parr, C.L.; Gibb, H. 2010. Competition and the role of Dominant Ants. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L. **Ant Ecology**, Oxford University Press, New York. Doi: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001>.

Pie, M.R. 2004. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, 38 (6): 717-729. Doi: 10.1080/0022293021000041699.

Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the KöppenGeiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 4, p. 439-473. Doi: <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>.

Pianka, E.R.; Huey, R.B. 1978. Comparative Ecology, resource utilization and niche segregation among Gekkonid Lizards in the Southern Kalahari. **Ecology**, 59(4), 691-701. Doi: <https://doi.org/10.2307/1443698>.

Queiroz, A.C.M., Prado, L., Casarino, R.A., Santiago, G.S., Oliveira, C.V., Rabelo, M.A., & Ribas, C.R. 2022. Ants (Hymenoptera, Formicidae) of APA Pandeiros: A Perspective from a Decade of Research in an Environmental Protection Area in the Cerrado-Caatinga Transition. **Sociobiology**, 69(3). Doi: 10.13102/sociobiology.v69i3.7878.

Ribeiro, P.H.O.; Togni, P.H.B.; Frizzas, M. R. 2022. Spatial and temporal segregation in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Cerrado of Central Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 31, p. 2723-2740. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02453-2>.

Ribeiro, J.F.; Walter, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P.; Ribeiro, J.F. **Cerrado: Ecologia e flora**. Embrapa, Brasília -DF. 1279 p.

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>.

Salas-López, A.; Violle, C.; Muñoz, F.; Menzel, F.; Orivel, J. 2022. Effects of Habitat and Competition on Niche Partitioning and Community Structure in Neotropical Ants. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 10, 1-11. Doi: <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.863080>.

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

Tanaka, H. O.; Yamane, T.; Itioka, T. 2010. Within-tree distribution of nest sites and foraging areas of ants on canopy trees in a tropical rainforest in Borneo. **Population Ecology**. v. 52, p. 147-157. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0172-2>.

Valenzuela-González, J.; López-Méndez, A.; Lachaud, J. P. 1995. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. **Southwestern Entomologist**, v. 20, n. 4, p. 507-515.

Vieira, J.; Camarota, F.; Vasconcelos, H.L. 2021. Trophic ecology of the arboreal and ground ant communities in forests and savannas of central Brazil. **Ecological Entomology**, 46 (4), 1-10. Doi: <https://doi.org/10.1111/een.13030>.

Wehner, R. 1987. Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahar desert) and *Ocymyrmex* (Namibia desert). In: Pasteels, J.M; Deneubourg, J.L. **From Individual to Collective Behavior in Social Insects**. Birkhäuser Verlag, Basel.

Zaret, T. M.; Rand, A. S. 1971. Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle. **Ecology**, 52(2), 336-342. <https://doi.org/10.2307/1934593>.

Zuanon, L.A.; Leão, R.E.O.S.; Quero, A.; Neves, K.C.; Vasconcelos, H.L. 2023. Nutrient Supplementation to Arboreal Ants: Effects on Trophic Position, Thermal Tolerance, Community Structure, and the Interaction with the Host-Tree. **Diversity**, 15(6), 786. Doi: <https://doi.org/10.3390/d15060786>.