

UFRRJ
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

DISSERTAÇÃO

O papel do ambiente na estrutura de comunidades: análises de co-ocorrência e de tamanho corpóreo de formigas de restinga

Leandro Xavier Teixeira Chevalier

2011



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**O PAPEL DO AMBIENTE NA ESTRUTURA DE COMUNIDADES:
ANÁLISES DE CO-OCORRÊNCIA E DE TAMANHO CORPÓREO
DE FORMIGAS DE RESTINGA**

LEANDRO XAVIER TEIXEIRA CHEVALIER

Sob Orientação do Professor
Jarbas Marçal de Queiroz

Dissertação submetida como
requisito parcial para obtenção do
grau de **Mestre em Ciências**, no
Programa de Pós-Graduação em
Biologia Animal, Área de
concentração em Ecologia

Seropédica, RJ
Abril de 2011

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

LEANDRO XAVIER TEIXEIRA CHEVALIER

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Ecologia.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 15/04/2011

**Jarbas Marçal de Queiroz, Dr.
(Orientador)**

**Adriano Sanches Melo, Dr.
(Membro Titular)**

**Gustavo Muniz Dias, Dr.
(Membro Titular)**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus pelo seu amor incondicional e sem o qual eu não conseguiria fazer nada, Ele me deu força de vontade e persistência.

À minha família, meus pais, irmãos e avó materna, que me deram ânimo e incentivo para alcançar meus objetivos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Jarbas Marçal de Queiroz, que dispôs de seu tempo, pela sua paciência, pelas opiniões, sua confiança em minha capacidade e sua atenção, não só no mestrado, mas desde 2006, na graduação, desde quando tem me orientado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.

A André Barbosa Vargas que forneceu seus dados para que eu pudesse utilizá-los para realizar outras análises e desenvolver minha dissertação de Mestrado.

Ao Prof. Antônio José Mayhé-Nunes, por ter me cedido espaço em seu laboratório para que eu pudesse realizar as medições dos espécimes de formigas e por ter me ensinado a realizar as medições no microscópio estereoscópio, com o auxílio da câmara clara.

A todos meus amigos do laboratório de Ecologia e Conservação, DCA, IF, UFRRJ - Diego, Fábio, Renata, Luana, Cristiano e Juliana, que sempre me apoiaram - pelas suas companhias, pelos conselhos para a dissertação e pelos momentos de descontração.

A todos os professores ao longo do mestrado, que sempre foram de grande ajuda para o crescimento do meu conhecimento científico.

Aos meus amigos, da turma do mestrado, da época da graduação e todos os outros amigos que também sempre torceram por mim.

RESUMO

CHEVALIER, Leandro Xavier Teixeira. **O papel do ambiente na estrutura de comunidades: análises de co-ocorrência e de tamanho corpóreo de formigas de restinga**. 2011. 57p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2011.

A competição interespecífica e a estrutura do ambiente podem influenciar a estrutura das comunidades. A hipótese “size-grain” busca explicar a relação entre a heterogeneidade do ambiente e o tamanho corpóreo das espécies e ela defende que organismos terrestres de tamanhos menores percebem o ambiente de modo menos plano. Este estudo teve duas perguntas: o padrão de co-ocorrência da mirmecofauna difere entre as fitofisionomias e estações do ano (escala regional) ou entre as parcelas (escala local)? A complexidade do ambiente interfere no tamanho corpóreo da mirmecofauna, conforme prediz a hipótese “size-grain”? Os dados foram obtidos de duas expedições de coleta, em estação seca e em úmida, em três fisionomias vegetais – arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea - na Restinga da Marambaia, RJ. A fisionomia arbustiva apresentava uma serapilheira muito superficial e as outras duas uma maior profundidade de serapilheira. Para analisar os padrões de co-ocorrência das comunidades foram usadas matrizes de presença-absência, usando o índice C-Score, analisado com base no modelo nulo de soma fixa nas linhas e colunas. Para uma comunidade estruturada por competição o índice C-Score deve ser significativamente maior que o esperado ao acaso. Para a análise em escala regional foram usadas todas as espécies, das três parcelas de cada fitofisionomia, em cada estação. As análises em escala local foram feitas para cada parcela. Foram utilizadas 84 espécies coletadas para as análises. O índice C-score foi significativamente maior que o esperado ao acaso em escala regional e, em escala local, em cinco parcelas distribuídas nas duas estações e nas três fitofisionomias. Para responder a segunda pergunta foram utilizados os mesmos espécimes coletados e foram medidos, com auxílio de uma lupa com câmara clara, três indivíduos por espécie. As medidas tomadas foram a largura da cabeça e o comprimento do fêmur. Foi calculado o valor médio de cada medida para cada espécie. A largura média da cabeça (LC) foi correlacionada com a razão CF/LC (comprimento do fêmur/largura da cabeça) e foi utilizada para comparar o tamanho médio das três comunidades de formigas das fitofisionomias da Restinga da Marambaia. As fisionomias arbustivo-arbórea e arbórea representariam ambientes mais rugosos, enquanto a arbustiva seria um ambiente menos rugoso. LC explicou a variação observada da razão CF/LC para toda a mirmecofauna e para cada fitofisionomia, mas as espécies de formigas das três fitofisionomias não apresentaram diferenças no tamanho médio corpóreo (LC) ou na razão CF/LC. Outros fatores além da competição podem estar envolvidos na estrutura destas comunidades. A hipótese “size-grain” foi corroborada quanto a fundos morfológicos, demonstrando alometria positiva para as pernas das espécies de formigas. Porém, a rugosidade do ambiente não influenciou a estrutura da mirmecofauna, possivelmente devido ao uso diferencial de recursos ou habitat, promovendo a coexistência de diferentes espécies de diferentes tamanhos.

Palavras-chave: competição interespecífica, complexidade ambiental, comprimento do corpo.

ABSTRACT

CHEVALIER, Leandro Xavier Teixeira. **The role of environment in the community structure: co-occurrence and body size analysis of ants in restinga.** 2011. 59p
Dissertation (Master Science in Animal Biology). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2011.

The interspecific competition and the environmental structure may influence structure of communities. Size-grain hypothesis aim to explain the relation between environment heterogeneity and body size of species and it assumes that small terrestrial organisms perceive the environment in less plane manner. This study had two questions: the co-occurrence pattern of ant community differs among the vegetations and seasons (regional scale) or among plots (local scale)? Environmental complexity influences body size of ants, as predicted by size-grain hypothesis. I obtained data from two expeditions, one in the dry and other in the wet season, in three vegetation types – shrubby, shrubby-arboreal and arboreal – in Restinga of Marambaia, RJ. Shrubby vegetation presented a shallow litter and the others a greater litter depth. To analyze co-occurrence patterns of communities were used presence-absence matrices, using C-Score index, analyzed based on null model of fixed sum. For a competitively structured community, the C-score should be significantly larger than expected by chance. For regional scale were used two all species, from three plots of each vegetation, in each season. I performed local scale analysis for each plot. I used 84 collected species for analysis. C-Score index was significantly higher than expected by chance in regional scale and, in local scale, in five plots distributed in both seasons and in three vegetation. To answer the second question. I measured three individuals of each one of the sampled species, using a stereoscopy with clear chamber. The measurements taken were head width and femur length. I calculated the mean value for each measurement for each species. Mean head width (HW) was correlated with femur length/head width ratio and was used to compare mean size of three ant communities in vegetations of Restinga of Marambaia. The arboreal and shrubby-arboreal would represent more rugose environments, while shrubby would be a less rugose environment. Head width explained femur length/head width ratio observed range for all the mirmecofauna and for each vegetation, but ants species of three vegetations did not show significant differences in mean body size (HW) or in length/head width ratio. Other factors besides interspecific competition may be involved in structure of these communities. As concern morphological founds, size-grain hypothesis was corroborated, showing positive allometry for legs of ants species. But environmental rugosity did not influence the structure of mirmecofauna, possibly due to differential use of resources or habitat, promoting coexistence of different species of different sizes.

Key words: interspecific competition, environmental complexity, body length.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Espécies de formigas mais abundantes por armadilhas de *pitfall* de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, e suas respectivas abundâncias por fisionomias vegetais. 21
- Tabela 2.** Lista de espécies utilizadas neste estudo para realização de análises de co-ocorrência e de tamanho corpóreo das comunidades de formigas, nas três fisionomias vegetais da Restinga da Marambaia, Rio de Janeiro, RJ. 23
- Tabela 3.** Resultados das análises de co-ocorrência (ECOSIM) em escala local, para cada uma das parcelas de cada fitofisionomia em cada estação do ano. TEP – tamanho do efeito padronizado (valores maiores que 2 indicam segregação, valores negativos menores que -2 indicam agregação e valores entre -2 e 2 indicam co-ocorrência ao acaso), p (obs < esp) – probabilidade de índices observados menores que o esperado ao acaso. * Valores de $p < 0,05$. 27
- Tabela 4.** Resultados das análises de co-ocorrência em escala local, para cada uma das cinco parcelas que mostraram menor número de co-ocorrências. TEP – tamanho do efeito padronizado; REG – razão espécie/gênero* Valores de $p < 0,05$. 28

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Em A, mapa da Restinga da Marambaia modificado de Menezes & Araújo (2000). Em B, croqui da disposição das parcelas nas três fisionomias vegetais estudadas na Restinga da Marambaia, RJ, em agosto de 2004 e março de 2005. 15
- Figura 2.** Esquema das medidas utilizadas na análise de tamanho corpóreo das espécies de formigas. LC – largura da cabeça, CA – comprimento da cabeça, LP – largura do pronoto, CT – comprimento da tíbia traseira, CF – comprimento do fêmur traseiro, CP – comprimento total da perna traseira e CC – comprimento total do corpo. *As duas formigas não são da mesma espécie e são apenas ilustrativas. 19
- Figura 3.** Histograma de frequências das simulações de índices aleatorizados de C-Score em escala regional nas estações seca e úmida ($p < 0,005$). Setas indicam o índice observado de C-Score. 26
- Figura 4.** Correlação entre as medidas do comprimento do corpo e largura da cabeça ($p < 0,001$) de 10 espécies coletadas na Restinga da Marambaia, RJ. 28
- Figura 5.** Correlação entre as medidas do comprimento do fêmur e comprimento da perna ($p < 0,001$) de 10 espécies coletadas na Restinga da Marambaia, RJ. 29
- Figura 6.** Histograma de classes de medida da largura da cabeça e razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC), em mm, de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ. 30
- Figura 7.** Histograma de classes de medida da largura da cabeça das espécies de formigas nas fisionomias vegetais da Restinga da Marambaia, RJ. 31
- Figura 8.** Histograma de classes da razão comprimento do fêmur/largura da cabeça das espécies de formigas nas fisionomias vegetais da Restinga da Marambaia, RJ. 32
- Figura 9.** Correlação entre a largura da cabeça e a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça ($p = 0,003$) para a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ. 33
- Figura 10.** Correlação entre largura da cabeça e a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça nas fisionomias: arbustiva ($p = 0,005$), arbustivo-arbórea ($p = 0,007$) e arbórea ($p = 0,002$), para a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ. 34

- Figura 11.** Largura da cabeça (LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,811$) da Restinga da Marambaia, RJ. 36
- Figura 12.** Razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,900$) da Restinga da Marambaia, RJ. 36
- Figura 13.** Largura da cabeça (LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,696$), utilizando dados das espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ. 37
- Figura 14.** Razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,747$), utilizando dados das espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ. 37
- Figura 15.** Largura da cabeça (LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,776$), utilizando as 15 espécies mais abundantes das respectivas fisionomias na Restinga da Marambaia, RJ. 38
- Figura 16.** Razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fitofisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,318$), utilizando as 15 espécies mais abundantes das respectivas fisionomias na Restinga da Marambaia, RJ. 38

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1 Competição em comunidades de formigas	4
2.2 Padrões e análises de co-ocorrência e modelos nulos	6
2.3 Tamanho corpóreo das comunidades de formigas e a rugosidade do ambiente	9
2.4 Objetivos e predições	12
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1 Ambiente de estudo	14
3.2 Procedimentos de coleta	16
3.3 Análises de dados	16
3.3.1 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de co-ocorrência	16
3.3.2 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de tamanho corpóreo	18
4. RESULTADOS	22
4.1 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de co-ocorrência	22
4.2 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de tamanho corpóreo	28
5. DISCUSSÃO	39
5.1 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de co-ocorrência	39
5.2 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de tamanho corpóreo	45
6. CONCLUSÕES	49
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50

1 INTRODUÇÃO

Uma comunidade ecológica é um conjunto de populações de diferentes espécies que vivem em uma mesma região ou área e interagem entre si. Uma importante relação que pode influenciar na estrutura das comunidades é a competição interespecífica, a qual pode ser definida como uma interação em que indivíduos de espécies diferentes disputam um recurso limitado, por interferência ou exploração, reduzindo a disponibilidade deste recurso, levando a uma redução da sobrevivência, reprodução e/ou crescimento das populações dos competidores envolvidos. A competição desempenha, portanto, um papel central na estruturação das comunidades. Os indivíduos envolvidos nem sempre interagem uns com os outros diretamente, mas respondem à diminuição de um recurso pela presença e atividade de outros indivíduos (Begon *et al.*, 1986; 1990; Ricklefs, 1993).

A competição interespecífica pode levar a diferentes resultados, que dependem da eficiência com a qual as espécies exploram seus recursos comuns. Esta interação pode levar à eliminação de uma espécie pela outra - exclusão competitiva - ou à coexistência em um habitat, seja por diferenças nas distribuições espaciais ou temporais nos habitats. Diferentes espécies de animais podem ter exigências alimentares semelhantes e coexistirem. A coexistência de espécies muitas vezes é relacionada com a diferenciação de nicho. Isso é observado quando espécies vivem em um mesmo habitat e, no entanto, consomem recursos de diferentes tamanhos (Begon *et al.*, 1986; Gomes *et al.*, 2003; Townsend *et al.*, 2006). Tal diferenciação pode ocorrer baseada em condições ambientais, por exemplo, quando uma espécie pode explorar melhor um recurso em condições mais úmidas, enquanto outra pode fazê-lo em condições mais secas (Begon *et al.*, 1986; Turra & Denadai, 2004). Outro modo em que os nichos são diferenciados é através da “utilização diferencial do habitat ou do recurso”. Em muitos casos, os recursos utilizados por espécies semelhantes ecologicamente podem ser separados temporal ou espacialmente. As espécies podem se alimentar dos mesmos recursos de modos diferentes, através da variação no uso do habitat, cada uma utiliza o recurso em um sítio diferente, a fim de evitar a sobreposição de nicho (Braga, 2006; Farji-Brener *et al.*, 2004; Fatorelli & Rocha, 2008; Gomes *et al.*, 2003; Klop & Goethem, 2008; Sarty *et al.*, 2006). A disponibilidade de recursos pode também ser separada temporalmente, ou

seja, os recursos podem estar disponíveis em diferentes estações do ano ou em diferentes períodos de um dia. Diferentes animais podem se alimentar de um mesmo recurso, mas uma espécie pode ter hábito noturno, enquanto a outra, hábito diurno (Crouzeilles *et al.*, 2010; Graipel *et al.*, 2003; Ribeiro & Marinho-Filho, 2005; Tavares *et al.*, 2008).

Em certos casos, a morfologia, comportamento ou fisiologia são alterados, o que é conhecido como “deslocamento de caracteres”. Este fenômeno, seja no tamanho do corpo ou no tamanho do aparelho bucal, ocorre em alguns caracóis, insetos, lagartos, pássaros e mamíferos, provavelmente separando seus nichos alimentares (Pianka, 1994).

Um grande conjunto de trabalhos evidenciou que as comunidades de formigas são estruturadas por competição, incluindo hierarquia de dominância (Savolainen & Vepsäläinen, 1988; Morrison, 1996; Puntilla *et al.*; 1996; Cerdá *et al.*, 1998; Carpintero & Reyes-López, 2008), territorialidade (Levings & Traniello, 1981; Porter & Savigniano, 1990), deslocamento competitivo por espécies invasoras (Holway, 1998; 1999; Holway *et al.*, 2002; Lach, 2005), agressividade (Cole, 1983; Tanner & Adler, 2009), defesa química (Andersen *et al.*, 1991).

A estrutura do ambiente também pode influenciar a estrutura das comunidades de modo a evitar a competição, pois espécies de tamanho corpóreo diferentes podem se adaptar a diferentes complexidades ambientais. Espécies com tamanho semelhantes são propensas à competição mais intensa e deste modo, os organismos de tamanhos corpóreos diferentes podem diferenciar seus nichos, forrageando em ambientes de complexidades diferentes, promovendo a coexistência entre as espécies (Sarty *et al.*, 2006). Uma hipótese que busca explicar a relação entre a heterogeneidade do ambiente e o tamanho corpóreo das espécies é denominada hipótese “size-grain”, proposta por Kaspari & Weiser (1999). Esta hipótese defende que organismos terrestres de tamanhos menores percebem o ambiente de modo menos plano e mais rugoso. Deste modo, organismos de diferentes tamanhos compreendem um mesmo ambiente de maneiras diferentes. Quando aplicada às formigas maiores, ela afirma que a relação entre o tamanho da perna e tamanho corporal é maior em ambientes planos, ou seja, a perna aumenta desproporcionalmente em relação ao tamanho do corpo. Os mamíferos por sua vez mostram isometria para comprimento da perna. Isso sugere que as formigas pequenas selecionam ambientes rugosos enquanto as formigas grandes selecionam

ambientes planos, um hábito também usado por muitos mamíferos terrestres (Kaspari & Weiser, 1999; Espadaler & Gómez, 2001).

A hipótese “size-grain” prediz que: a) em uma assembléia de táxons, a mesma paisagem pode ser usada diferentemente por espécies de diferentes tamanhos, facilitando a coexistência entre as espécies; b) espécies combinadas por tamanho, mas que forrageiam tanto em ambientes planares quanto em intersticiais deveriam ter pernas mais compridas e mais curtas respectivamente; c) em um determinado ambiente, pequenos organismos devem se mover por caminhos tortuosos. Dados combinados de gafanhotos, besouros e formigas, afirmam que insetos menores parecem reconhecer um ambiente mais rugoso (Kaspari & Weiser, 1999; 2007).

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Competição em comunidades de formigas

Uma série de experimentos de campo e de laboratório mostrou que a competição pode ser um processo biológico importante na estruturação das populações e comunidades de formigas (Levings & Traniello, 1981; Hölldobler & Wilson, 1990; Morrison, 1996; Puntilla *et al.*, 1996; Cerdá *et al.*, 1998). Em alguns locais existem posições de hierarquia competitiva entre comunidades de formigas, onde uma espécie é dominante competitivamente sobre outras espécies da comunidade (Morrison, 1996; Puntilla *et al.*, 1996; Carpintero & Reyes-López, 2008). Formigas territoriais (dominantes) como *Solenopsis* (Porter & Savigniano, 1990) se comportam agressivamente contra indivíduos de colônias alheias, defendendo um território que contenha recursos explorados. As formigas submissas têm um comportamento menos agressivo, sendo oportunistas e podem coexistir com formigas mais fortes. Mas o número de forrageadores e a densidade de seus ninhos diminuem, ou então são deslocadas por espécies territoriais (Savolainen & Vepsäläinen, 1988; Morrison, 1996; Carpintero & Reyes-López, 2008).

Puntilla *et al.* (1996) constataram que a estrutura das comunidades de formigas em um ecossistema de taiga é determinada por três espécies de formigas - *Formica aquilonia* Yarrow, 1955; *F. lugubris* Zett. (1967) e *F. sanguinea* Latreille, 1798 - que afetam a distribuição espacial das formigas submissas. A competição por locais de nidificação entre essas espécies afeta indiretamente a distribuição e abundância de algumas espécies de formigas submissas, que têm capacidades diferentes em coexistir com as espécies mais eficientes em competição. Para que as espécies coexistam devem existir diferenças nas dimensões do nicho, como horário de forrageamento, áreas de nidificação e tipo de alimento (Hölldobler & Wilson, 1990). Desta forma, formigas submissas podem coexistir com as dominantes, pois acabam apresentando estratégias de forrageamento diferentes, visto que as formigas dominantes mantêm territórios exclusivos através da agressividade (Savolainen & Vepsäläinen, 1988; Morrison, 1996; Cerdá *et al.*, 1998; Carpintero & Reyes-López, 2008).

A competição entre formigas pode se apresentar através de comportamento agressivo, que garante que as espécies agressivas mantenham um território com os

recursos explorados (Cole, 1983; Savolainen & Vepsäläinen, 1988; Morrison, 1996; Carpintero & Reyes-López, 2008). Em comunidades de formigas de ilhas de mangue a reação de espécies nativas a outras espécies era agressiva e em outros casos os indivíduos de espécies diferentes se evitavam. As espécies *Xenomyrmex floridanus* Emery, 1895 e *Crematogaster ashmeadi* Mayr, 1886 apresentavam comportamento agressivo mútuo, nunca sendo encontradas juntas na mesma ilha de mangue. Um caso de invasão simultânea, *C. ashmeadi* colonizou com sucesso a ilha, excluindo competitivamente *X. floridanus* (Cole, 1983).

Em competição por fontes de alimento e locais de nidificação, formigas desempenham um rico repertório de técnicas de interferência, das quais a territorialidade é a forma mais comumente observada. Muitas espécies de formigas monopolizam o alimento pelo recrutamento de forrageadores em massa, que usam repelentes químicos poderosos; seus competidores geralmente contra-atacam empregando investidas químicas próprias. Outras espécies ainda invadem a área imediata do ninho dos competidores e os ameaçam com armas químicas para impedi-los de forragear (Hölldobler & Wilson, 1990). Algumas espécies de formigas podem não ser agressivas em relação a outras espécies competidoras, mas podem ter sucesso em coexistir com espécies dominantes ou mais agressivas devido à competição por interferência. Espécies de *Monomorium* produzem veneno com alcalóides que repelem outras formigas, tornando-as capazes de coexistir com espécies agressivas de *Iridomyrmex*, que são dominantes e abundantes em comunidades de formigas na Austrália (Andersen *et al.*, 1991).

Lach (2005) comparou o comportamento de três espécies de formigas nectarívoras invasoras que competem com as formigas nativas por inflorescências através da competição por interferência ou exploração. *Anoplolepis gracilipes* (Smith, 1857) e *Linepithema humile* (Mayr, 1868) geralmente exploravam mais flores em uma inflorescência do que *Pheidole megacephala* (Fabricius, 1793). Isso acontecia porque *A. gracilipes* conseguia competir com outras formigas nectarívoras através de competição por interferência e exploração, *L. humile* era eficiente na competição por interferência, enquanto *P. megacephala* era relativamente fraca em ambos os tipos de competição.

Formigas invasoras costumam deslocar competitivamente formigas nativas, pois têm uma maior habilidade competitiva, tendo sua abundância aumentada e reduzindo a abundância das espécies nativas, que dificilmente coexistem com as invasoras. Elas

podem se utilizar mais eficientemente das fontes de alimento e recrutar outras formigas mais rapidamente do que as nativas. *Solenopsis invicta* Buren, 1972 e *Linepithema humile* foram capazes de diminuir em 90% e 58%, respectivamente, as espécies de formigas nativas dos locais invadidos, deslocando-as competitivamente, seja por competição por exploração ou por interferência agressiva (Porter & Savigniano, 1990; Holway 1998; 1999; Holway *et al.*, 2002). *L. humile* e a formiga nativa *Tapinoma sessile* (Say) têm tamanhos semelhantes e competem entre si. Ambas as espécies empregam uso de defesas químicas e físicas, porém formigas da espécie *L. humile* recrutam rapidamente outros indivíduos e dominam numericamente fontes de alimento e de nidificação (Buczkowski & Bennett, 2008).

Dentro do gênero de formigas *Veromessor* (Mayr), que se alimentam de sementes, diferentes espécies se especializam em diferentes tamanhos de sementes dependendo do seu próprio tamanho, sendo assim um exemplo de “deslocamento de caracteres”. No caso de *V. pergandei*, a variabilidade do comprimento da mandíbula era maior onde havia menos competidores. O tamanho da formiga varia de local para local de um modo que tende a fazer *V. pergandei* diferente do tamanho de outras espécies com que coexistem (Begon *et al.*, 1986).

Entretanto, em alguns casos, condições ambientais tais como variabilidade da umidade e da temperatura, sombreamento da cobertura das árvores e sucessão florestal, podem ajudar a diminuir o efeito da competição e aumentar a coexistência entre algumas espécies de formigas (Puntilla *et al.*, 1996; Cerdá *et al.*, 1998; Ribas & Schoereder, 2002; Coelho *et al.*, 2007). Sarty *et al.* (2006) observaram que a complexidade do habitat pode ser um mecanismo para a coexistência de espécies de formigas em uma comunidade. Eles observaram que *Anoplolepis gracilipes* dominava recursos em ambientes mais planares, enquanto que espécies de formigas menores dominavam recursos em ambientes mais complexos.

2.2 Padrões e análises de co-ocorrência e modelos nulos

A maioria dos estudos de comunidades de formigas compara as espécies duas a duas, avaliando as respostas das espécies quando uma está ausente e quando estão juntas, a fim de avaliar se existe competição. “Porém, restringir a análise a poucas espécies pode ser problemático, pois é difícil determinar de fato quais espécies são competidoras” (Pic, 2001). Além disto, este tipo de estudo é muito difícil de ser

desempenhado. Devido à dificuldade de se realizar estudos sobre competição, ultimamente muitos trabalhos que visam estudar competição têm utilizado análises de co-ocorrência (número de vezes em que uma espécie ocorre junto de outra) com modelos nulos. Um modelo nulo é uma forma de aleatorização de dados de ocorrência de espécies em que se elimina o padrão biológico de interesse, mas mantém outras propriedades do conjunto de dados. Os padrões obtidos da comunidade aleatorizada são comparados com os da comunidade real (com os dados originais) (Paes & Blinder, 1995; Gotelli, 2006; Gotelli & Entsminger, 2009).

Os modelos nulos passaram a ganhar evidência no cenário da ecologia após a crítica que Connor & Simberloff (1979) fizeram ao trabalho de Diamond (1975), que propunha a competição interespecífica como o principal fator na estruturação da comunidade de pássaros em ilhas. Connor & Simberloff (1979) demonstraram, através do uso de modelos nulos, que as conclusões de Diamond poderiam ter vindo de dados gerados ao acaso.

A ideia de regras de assembléia de comunidades resultou no uso de modelos nulos para testar padrões não aleatórios em comunidades naturais. Estes modelos têm sido aplicados em diversos trabalhos que estudam padrões de co-ocorrência de espécies nas comunidades, a fim de avaliar quais processos, tais como a competição interespecífica ou diferenças morfológicas, são responsáveis pela estrutura das comunidades analisadas (Gotelli & Ellison, 2002; Ribas & Schoereder, 2002; Feeley, 2003; Peres-Neto, 2004; Sanders *et al.*, 2007; Ward & Beggs, 2007; Decäens *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2009). Esta ideia afirma que espécies com morfologia e função mais semelhantes competem mais rigorosamente e, portanto devem apresentar segregação no espaço. Estes padrões de co-ocorrência podem ser ao acaso, por agregação ou por segregação. Nos padrões de co-ocorrência por segregação assume-se que as espécies possam ter coevoluído em resposta à competição interespecífica. Este padrão ocorre quando o número de co-ocorrências é menor que o esperado ao acaso. A interpretação destes padrões muitas vezes é atribuída a interações entre espécies, principalmente a competição interespecífica, como o fator principal que explica a estrutura das comunidades. Porém, outros fatores, como especialização quanto ao habitat e os diferentes ambientes onde as comunidades ocorrem devem ser levados em conta.

Nos padrões de co-ocorrência por agregação admite-se que o clima ou o ambiente pode agir como um filtro que limita a composição de espécies potencialmente

competidoras. Assim a agregação intra-específica dos competidores em recursos distribuídos em manchas pode facilitar a coexistência entre espécies que se evitam devido a uma segregação espacial ou reduzida sobreposição de tamanho corpóreo. Este tipo de padrão é atribuído quando o número de co-ocorrências é maior que o esperado ao acaso. Finalmente, uma comunidade estruturada ao acaso ocorre quando o número de co-ocorrências das espécies não difere estatisticamente da distribuição de frequência das matrizes aleatorizadas (Gotelli & Ellison, 2002; Sanders *et al.*, 2007; Gotelli & Entsminger, 2009).

Nos estudos realizados, os padrões de co-ocorrência costumam ser analisados sob escalas regionais, quando dados de co-ocorrência são analisados com base em todos os habitats, ou em escalas locais, quando os dados são analisados com base nas diferentes iscas ou armadilhas em cada local (Pic, 2001; Gotelli & Ellison, 2002; Sanders *et al.*, 2007). Decäens *et al.* (2008) estudaram o padrão de comunidades de minhocas na França e observaram, através de análises de co-ocorrência, que a competição interespecífica pode ser um importante fator na estrutura das comunidades, agindo simultaneamente com os fatores do habitat. Gotelli & Ellison (2002) analisaram a co-ocorrência de espécies de formigas em pântanos e florestas da Nova Inglaterra e observaram que em escala regional a co-ocorrência de espécies foi menor que a esperada pelo acaso apenas em florestas, enquanto que, na escala local, a co-ocorrência não foi diferente do acaso em ambos os habitats.

No entanto, alguns estudos salientaram a importância de outros fatores, além de interações interespecíficas, na estrutura das comunidades. Peres-Neto (2004) afirma que relações espécie-habitat moldam os padrões de co-ocorrência de espécies de peixes de riachos no Brasil. Porém, a competição interespecífica não desempenha um papel significativo nestas comunidades. Ribas & Schoereder (2002) realizaram análises de co-ocorrência com modelos nulos em dados de 14 artigos sobre mosaicos de formigas, a fim de testar se as comunidades citadas eram estruturadas por processos biológicos, como a competição interespecífica. Apenas metade dos trabalhos a co-ocorrência de espécies foi menor que o esperado ao acaso. Os autores comentaram que existem outras explicações além da competição interespecífica que pode explicar a estrutura da comunidade, tais como preferências por condições ou recursos distribuídos em manchas. A menor co-ocorrência de espécies em uma comunidade não deve ser sempre interpretada como competição. A especialização quanto ao uso do habitat, processos

históricos e filogenéticos ou características morfológicas devem ser levados em conta. Algumas espécies podem estar adaptadas às condições bióticas e abióticas do ambiente onde vivem, tais como temperatura, umidade e quantidade de recursos (Gotelli & Ellison, 2002; Gotelli & McCabe, 2002; Ribas & Schoereder, 2002; Sanders *et al.*, 2007; Gotelli & Entsminger, 2009). Os processos históricos e filogenéticos podem ser definidos como “integração de eventos sobre um longo período de tempo que resulta na acumulação de caracteres herdados de espécies os quais afetam a co-ocorrência e a diversidade” (Pearson & Juliano, 1993 APUD Pic, 2001). Então, algumas espécies do mesmo gênero podem não ocorrer devido à especiação alopátrica e outros eventos que evidenciam uma história biogeográfica e evolutiva (Fatorelli & Rocha, 2008; Gotelli & McCabe, 2002; Gotelli & Entsminger, 2009). Além disso, espécies de tamanho corpóreo diferentes podem explorar recursos diferentes, o que pode influir na co-ocorrência das espécies em uma comunidade (Begon *et al.*, 1990; Sarty *et al.*, 2006).

Ward & Beggs (2007) estudaram a coexistência de espécies de formigas invasoras e nativas nas Ilhas Yasawa, do arquipélago de Fiji, e constataram que o tipo de habitat influenciou os padrões de co-ocorrência das espécies de formigas. Em ambientes mais sujeitos à perturbação humana os padrões de co-ocorrência foram agregados ou ao acaso, enquanto em comunidades florestais locais os padrões foram de segregação. Mas, além deste fator, as espécies de formigas invasoras, principalmente *Pheidole megacephala* e *Anoplolepis gracilipes* podem ter influenciado a mirmecofauna pelo monopólio de recursos através da competição.

Alguns fatores causam dificuldades estatísticas na análise destes dados. A diferença na ocorrência pode ser atribuída a diferenças ambientais que ocorrem em diferentes locais, além disso, as espécies têm características diferentes, tais como padrões de crescimento. Por isso, é importante conhecer estas diferenças antes de realizar testes estatísticos baseados em dados de co-ocorrência de espécies para detectar competição. Mas a interpretação da observação da co-ocorrência de espécies e inferências sobre competições são motivos de muito debate entre os ecólogos (Hastings, 1987).

2.3 Tamanho corpóreo das comunidades de formigas e a rugosidade do ambiente

O ambiente também pode ter um importante papel na estrutura das comunidades de modo a evitar a competição entre as espécies, facilitando a coexistência nas

comunidades. Como espécies com tamanho semelhantes são propensas à competição mais intensa, os organismos de tamanho corpóreo diferentes podem utilizar ambientes de diferentes rugosidades, promovendo a diferenciação de nicho (Sarty *et al.*, 2006; Ward & Beggs, 2007). A hipótese “size-grain” busca explicar como o tamanho corpóreo das espécies de muitos organismos pode estar relacionado com a heterogeneidade do ambiente onde elas estão inseridas (Kaspari & Weiser, 1999). Segundo essa hipótese, para espécies pequenas o ambiente é percebido de modo menos plano e mais rugoso. Organismos maiores, com pernas mais longas, são mais eficientes para se movimentar velozmente sobre um ambiente plano, mas têm acesso limitado aos interstícios do ambiente. Organismos menores têm o benefício de usar os interstícios do habitat, aproveitando a disponibilidade de alimento e abrigos por eles oferecidos, sobrepondo a habilidade e o custo de andar por cima dos interstícios, quando se tem pernas mais compridas (Kaspari & Weiser, 1999; 2007).

O efeito da heterogeneidade ambiental sobre o desempenho de um organismo depende da forma como ele percebe o ambiente (Farji-Brener *et al.*, 2004). Pode-se dizer que organismos pequenos andam pela paisagem, organismos de tamanho médio andam ao redor e organismos maiores andam por cima (Kaspari & Weiser, 1999; 2007; Espadaler & Gómez, 2001).

Kaspari & Weiser (1999) mostraram que formigas maiores tendem a ter pernas mais finas e mais longas, com alometria positiva para o comprimento da perna. A história natural de muitas espécies de formigas está amplamente consistente com a hipótese “size-grain”. Muitos gêneros de formigas pequenas usadas para a análise da hipótese são notados por seu hábito com táticas de forrageamento de emboscada. Em contraste, as espécies maiores eram arbóreas ou de ambientes desérticos. Um grande tamanho nega acesso a um mundo intersticial das formigas menores, mas fornece um tamanho de nicho alimentar mais amplo e o potencial de mover-se rapidamente de um lugar ao outro com custo relativamente baixo (Kaspari & Weiser, 1999; Espadaler & Gómez, 2001). Muitos trabalhos deram suporte à hipótese de alometria positiva para o comprimento da perna das formigas (Parr *et al.*, 2003; Farji-Brener *et al.*, 2004). Apesar de alguns debates, a hipótese tem potencial para modelos de morfologia e comportamento sobre uma ampla variação de tamanho corporal.

Parr *et al.* (2003) realizaram um trabalho de campo em dois tipos de savana. Em cada uma destas savanas foram coletados espécimes de formigas em parcelas com densa

vegetação e serapilheira e em parcelas que são anualmente queimadas, sendo estas mais abertas, com superfície mais planar. Contrária às predições da hipótese “size-grain”, formigas menores foram mais abundantes em parcelas queimadas anualmente, cujos solos são menos rugosos. Farji-Brener (2004) acredita que a evidência de campo do trabalho de Parr *et al.* (2003) não contradiz a hipótese “size-grain”, pois diferentes distribuições de tamanho do corpo das espécies de formigas entre parcelas não são necessariamente previstas pela hipótese, apesar das formigas pequenas terem sido mais abundantes em parcelas planas (anualmente queimadas) do que naquelas não queimadas. Chown & Parr (2004) argumentaram que se a rugosidade desempenhou o maior papel em influenciar a alometria do comprimento da perna das formigas e as distribuições do tamanho das formigas em diversos habitats, então era esperado que as formigas maiores fossem mais frequentemente encontradas em habitats queimados, mais abertos e menos rugosos, do que em ambientes mais rugosos e mais fechados.

Ambos os autores apontam que é necessário reconhecer que mais de um processo poderia produzir alometria no comprimento da perna de formigas. Além da rugosidade, os custos e benefícios da distância de carregamento de carga levada pelas forrageadoras, as condições de habitat encontradas, e o tipo de recurso preferido pelos táxons em questão poderiam afetar o comprimento da perna das formigas (Farji-Brener, 2004; Chown & Parr, 2004). Hurlbert *et al.* (2008) utilizaram dados de artigos publicados, com um total de 24 espécies de formigas, para caracterizar os efeitos do tamanho do corpo na velocidade da corrida de forrageadores. Eles observaram que a velocidade da corrida aumentava junto com o tamanho do corpo para uma variedade de espécies de formigas com diferentes dietas e estratégias de forrageamento.

Farji-Brener *et al.* (2004) testaram se o tamanho corpóreo está associado a uma maior habilidade de alcançar alimento em ambientes com diferentes heterogeneidades usando espécies de formigas. Para isso realizaram dois experimentos. Em um deles analisaram três níveis de rugosidade ambiental (baixo, médio e alto nível de rugosidade), aplicados aleatoriamente em cada uma das três parcelas (em cujos centros era colocada uma isca). No outro, analisaram quais formigas eram mais eficientes em descobrir iscas em diferentes níveis de exposição (sobre folhas ou entre folhas mortas). O comprimento do corpo é uma variável que representa adequadamente a morfologia geral de formigas e pode estar diretamente relacionada com sua habilidade de explorar diferentes habitats. Em seu estudo, 42% das formigas que chegaram primeiro às iscas

em terrenos mais rugosos tinham tamanho corpóreo menor do que aqueles que chegaram primeiro em iscas em terrenos planos. E 44% das formigas que encontraram as iscas não expostas (entre folhas mortas) eram menores do que aqueles que encontraram primeiramente as iscas expostas. Deste modo, a rugosidade do ambiente poderia ter operado como uma força seletiva para moldar as características morfológicas de espécies de formigas de serapilheira.

Sarty *et al.* (2006) testaram duas predições da hipótese “size-grain” em comunidades de formigas epigeicas invadidas pela espécie *Anoplolepis gracilipes* nas ilhas Samoa. Foram utilizados cinco tratamentos com diferentes graus de rugosidade, cada qual com uma isca. Eles estabeleceram um novo índice de tamanho corporal, comprimento da cabeça x largura da cabeça. Este índice aumentou conforme a rugosidade do terreno diminuía. *Anoplolepis gracilipes* teve o maior índice de tamanho corporal e foi a primeira espécie a descobrir e dominar o alimento em ambientes planares, enquanto as formigas com menor relação foram as primeiras a descobrir e dominar as iscas em tratamentos rugosos.

2.4 Objetivos e predições

O padrão de co-ocorrência da mirmecofauna da Restinga da Marambaia difere entre as fitofisionomias e estações do ano (escala regional) ou entre as parcelas (escala local)?

1 - Em escala regional, o padrão de co-ocorrência será ao acaso se o ambiente restringir algumas espécies devido a suas especializações quanto ao habitat, ao passo que, em escala local, o padrão será segregado, se as espécies estiverem em competição interespecífica.

2 - Na estação seca, o padrão de co-ocorrência será segregado, pois a disponibilidade de recursos é menor, incitando uma competição mais intensa, enquanto que, na estação úmida, o padrão da mirmecofauna será ao acaso se a disponibilidade de recursos for maior.

3 - Na fitofisionomia mais homogênea os padrões de co-ocorrência serão por segregação, pois a disponibilidade de recursos é menor, promovendo uma competição mais intensa, enquanto que nas fitofisionomias mais complexas, os padrões serão ao acaso devido a uma maior disponibilidade de recursos.

A complexidade do ambiente interfere no tamanho corpóreo da mirmecofauna da Restinga da Marambaia, como prediz a hipótese “size-grain”?

4 - Conforme a hipótese “size-grain”, quanto menor o tamanho de uma espécie de formiga, menor será a razão entre o comprimento de sua perna e o tamanho do seu corpo, mostrando alometria para o tamanho das pernas.

5 – Se a complexidade do ambiente influi no tamanho corpóreo da mirmecofauna, em ambientes com maior rugosidade ambiental as comunidades de formigas possuirão tamanho corpóreo menor do que aquelas de ambiente mais plano (fisionomia arbustiva) e a razão entre o comprimento da perna e o tamanho corpóreo será diferente entre ambientes de diferentes rugosidades.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Ambiente de estudo

Os dados foram obtidos em amostragens realizadas em duas expedições de coleta, uma no inverno (agosto de 2004) e outra no verão (março de 2005), em três fitofisionomias na Restinga da Marambaia. O local situa-se no litoral sul do estado do Rio de Janeiro (23°03' S 44°03' W), ocupando parte dos municípios do Rio de Janeiro, Itaguaí e Mangaratiba, com aproximadamente 49,4 km² ao longo de cerca de 40 km de costa. Os pontos de coleta estão no interior do Campo de Provas da Marambaia, do Exército Brasileiro, situado no município do Rio de Janeiro (Figura 1) (Vargas *et al.*, 2007). O ambiente de estudo apresentava três fitofisionomias distintas:

Fisionomia arbustiva: A vegetação apresenta-se bem homogênea, apresentando serapilheira muito superficial ou inexistente, composta principalmente de folhas. É a primeira comunidade que se forma após a praia com o predomínio da palmeira *Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Kuntze (Arecaceae), sendo denominada por Menezes & Araújo (2005) como formação herbácea fechada de cordão arenoso. Nela, foram identificadas 64 espécies de plantas vasculares.

Fisionomia arbustivo-arbórea: A vegetação se mostra bastante heterogênea e fechada, denominada por Menezes & Araújo (2005) como formação arbustiva fechada de cordão arenoso. Forma uma fitofisionomia limitada a uma faixa entre as dunas mais internas e a formação herbácea fechada de cordão arenoso. Possui riqueza intermediária de plantas (162 espécies).

Fisionomia arbórea: A vegetação também se mostra heterogênea, mas bem mais alta que a anterior, sendo denominada por Menezes & Araújo (2005) como floresta de cordão arenoso. Possui alta densidade de bromélias no extrato inferior e uma maior riqueza de plantas (296 espécies).

As fisionomias arbustivo-arbórea e arbórea apresentavam uma maior profundidade de serapilheira e taxa de cobertura do solo por serapilheira e os parâmetros ecológicos analisados para a mirmecofauna eram similares (abundância, densidade e diversidade de espécies) (ver Vargas *et al.*, 2007).

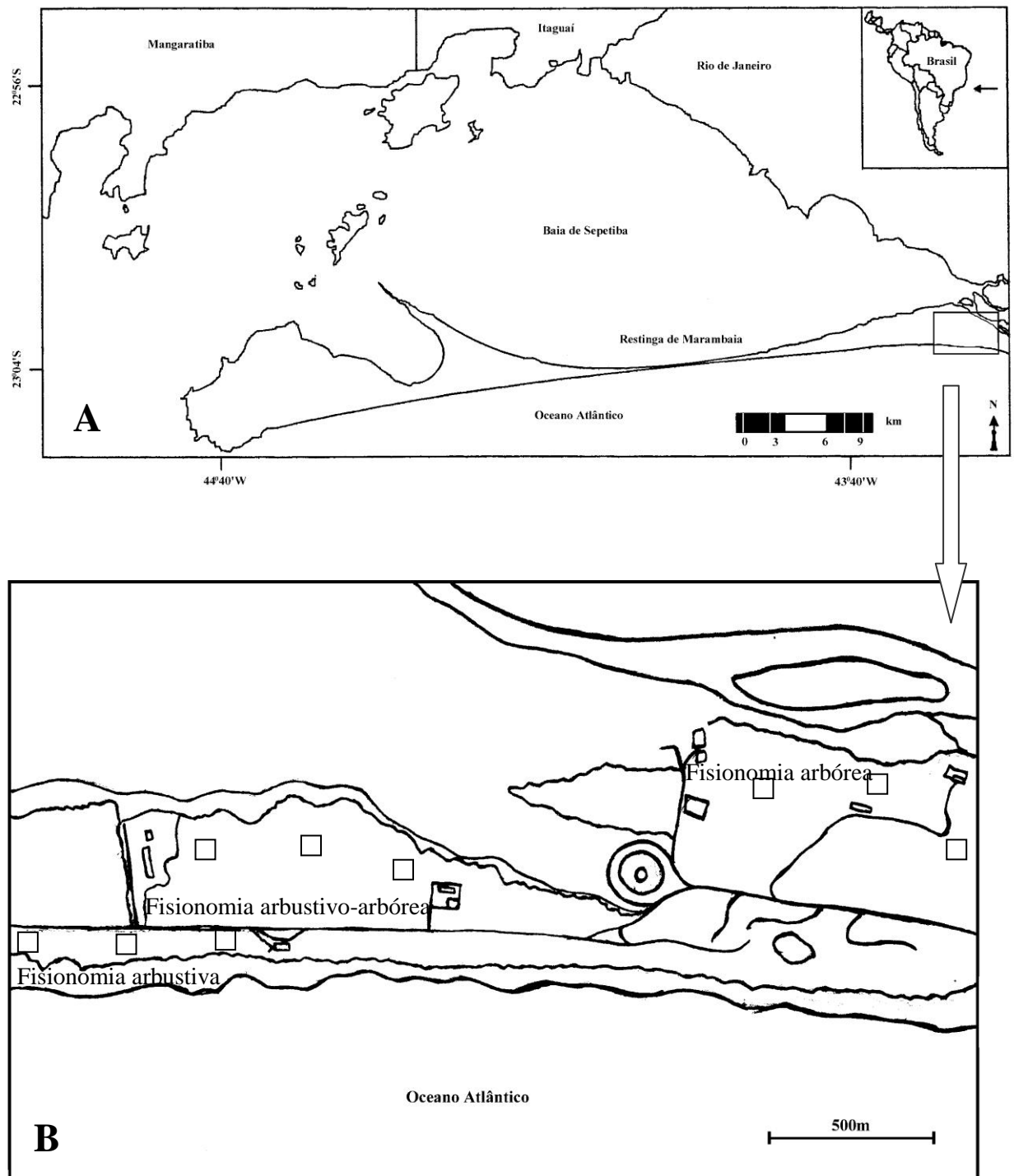


Figura 1. Em A, mapa da Restinga da Marambaia modificado de Menezes & Araújo (2000). Em B, croqui da disposição das parcelas nas três fisionomias vegetais estudadas na Restinga da Marambaia, RJ, em agosto de 2004 e março de 2005.

3.2 Procedimentos de coleta

Em cada uma das fitofisionomias foram marcadas três parcelas com 1.200 m² (40 X 30 m), distantes uma das outras por 100 m a 200 m. As parcelas da fisionomia arbustiva distaram cerca de 500 m da fisionomia arbustivo-arbórea e as parcelas de ambas para as da fisionomia arbórea por cerca de 1.000 m. Em cada parcela foram instaladas 20 armadilhas de solo do tipo *pitfall*, distantes 10 m uma da outra, que permaneceram por 48h no campo. As armadilhas eram feitas de garrafas PET de dois litros, cortadas ao meio e contendo 100 ml de formalina a 3% como líquido fixador. No laboratório, as amostras foram transferidas para vidros com álcool 70%, como líquido conservante, conforme Vargas *et al.* (2007).

Exemplares de cada espécie de formiga foram montados em via seca e depositados na Coleção Entomológica “Costa Lima” (CECL) do Instituto de Biologia da UFRRJ. As subfamílias foram identificadas de acordo com a proposta de Bolton (2003) e os gêneros com base na chave de Bolton (1994). As identificações ao nível de espécie foram realizadas, quando possível, com o auxílio de chaves contidas em revisões taxonômicas e por meio de comparações com exemplares identificados da CECL e da coleção do Museu de Zoologia da USP (MZUSP).

3.3 Análises de dados

3.3.1 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de co-ocorrência

Foram construídas 20 matrizes de presença-ausência (0-1) para realização das análises de co-ocorrência utilizando modelos nulos. Destas 20 matrizes, duas foram construídas para fazer uma análise em escala regional do ambiente de estudo - uma para cada estação do ano, estação seca (Agosto de 2004) e estação úmida (Março de 2005) - utilizando todas as espécies encontradas no trabalho, nas três parcelas de cada fitofisionomia, a fim de testar a primeira predição. Cada linha da matriz representava uma espécie diferente e cada coluna uma parcela de cada fitofisionomia (nove colunas em cada matriz – 3 parcelas em cada fitofisionomia).

Para a análise em escalas locais, foram construídas matrizes para cada parcela, utilizando as espécies encontradas em cada *pitfall*, em cada estação do ano. Assim, foram utilizadas três parcelas por fitofisionomia, nove para cada estação do ano, totalizando 18 matrizes (parcelas x fitofisionomia x estação). Cada linha da matriz

representou uma espécie diferente, cada coluna um *pitfall* de cada parcela, nas estações seca e úmida (20 colunas em cada matriz) (Sanders *et al.*, 2007).

Foi utilizado o programa ECOSIM (Gotelli & Entsminger, 2009) para analisar o modelo de co-ocorrência nas matrizes de presença-ausência (1-0). A matriz original de co-ocorrência das espécies foi aleatorizada e foi feita uma distribuição de frequência dos índices de co-ocorrência para cada matriz aleatorizada (simulação), que é comparado com o índice observado para a matriz original.

Foi usado o índice de Stone & Roberts (1990) analisado com base no modelo nulo de soma fixa com 5.000 simulações. Neste tipo de modelo nulo, o somatório das linhas e das colunas é mantido fixo. Assim, o número de cada espécie em cada local é o mesmo que o da matriz de dados originais. Testes de análise de co-ocorrência são muito sensíveis à variação na frequência das espécies (valores das linhas da matriz), por isso o total das linhas deve ser mantido (Gotelli, 2000).

O índice de Stone & Roberts, índice C-Score, mede a tendência das espécies de não ocorrerem juntas e são organizados pares de espécies e quantificados todos os casos em que uma espécie ocorre na ausência da outra. Quanto maior o índice menor a média de pares de co-ocorrência de espécies e, portanto, a associação das diferentes espécies com os diferentes locais não é aleatório. Para uma comunidade estruturada principalmente por competição, o índice observado para a matriz original deve ser significativamente maior do que o índice esperado ao acaso, isto é, aqueles gerados para cada simulação, rejeitando-se a hipótese nula. A hipótese nula afirma que a co-ocorrência entre as espécies é gerada ao acaso, assim, a presença de uma espécie não interfere na de outra. Este índice é menos propenso a erros do tipo I (rejeitar a hipótese nula quando ela é verdadeira) e tipo II (aceitar a hipótese nula quando ela é falsa) (Gotelli, 2000). Sua fórmula é: $CU = (r_i - S)(r_j - S)$, onde r_i e r_j é o número de locais em que as espécies i e j ocorreram e S é o número de locais em que ambas ocorreram (co-ocorrências).

No resultado da análise de co-ocorrência gerada no ECOSIM, utilizando o índice C-Score, são mostrados os seguintes dados: o índice C-Score da matriz original (índice observado), o C-Score das 5.000 simulações (índice médio de todas as simulações ou matrizes aleatorizadas), as probabilidades do índice C-Score observado ser significativamente maior ou menor que o esperado ao acaso, a variância dos índices

simulados, o tamanho do efeito padronizado (TEP) e a frequência de índices C-score das simulações.

A partir dos dados da frequência de índices C-score das simulações são construídos os histogramas que representam se a comunidade original é ou não significativamente diferente daquelas aleatorizadas. O tamanho do efeito padronizado (TEP), que mede o número de desvios padrões que cada um dos índices observados está acima ou abaixo do índice médio das simulações, pode ser usado para evidenciar se os padrões de co-ocorrência das comunidades de formigas indicam estruturação das espécies por agregação ($TEP < -2,0$), ao acaso ($-2,0 < TEP < 2,0$) ou por segregação ($TEP > 2,0$). TEP é calculado pela fórmula: $(I_{obs} - I_{sim})/S_{sim}$, onde I_{obs} é o índice C-Score observado, I_{sim} é o índice C-Score médio das 5.000 simulações e S_{sim} é o desvio padrão dos 5.000 I_{sim} aleatorizados. Para comunidades estruturadas por competição os padrões de co-ocorrência devem ser segregados e se for agregada indica que o índice C-Score é significativamente menor que o esperado e o ambiente age como um filtro para restringir a distribuição das espécies.

Outros fatores devem ser considerados para interpretar os resultados da análise de co-ocorrência, tais como especialização quanto ao habitat ou processos filogenéticos e históricos (Gotelli & Entsminger, 2009). Por isso, as parcelas que tiveram menor número de co-ocorrências (valor de C-Score significativamente maior que o esperado ao acaso) foram reorganizadas, reunindo as presenças de espécies do mesmo gênero como uma única unidade e, posteriormente, foram novamente analisadas no ECOSIM. Este procedimento foi realizado para descartar o efeito de processos filogenéticos sobre as comunidades. Quanto maior o número de espécies do mesmo gênero, essas espécies poderiam estar competindo mais intensamente, devido aos seus nichos similares, pois existe um limite de quantas espécies do mesmo gênero poderiam coexistir localmente (Gotelli & Ellison, 2002).

3.3.2 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de tamanho corpóreo

Primeiramente foram medidos seis indivíduos (apenas operárias) de 10 das 92 espécies de formigas coletadas na Restinga da Marambaia (RJ) por Vargas *et al.* (2007), a fim de analisar quais medidas são mais representativas para o tamanho corpóreo das formigas. A medição foi realizada com auxílio de um microscópio estereoscópico com

câmara clara, utilizando o maior aumento (60 vezes), sempre que possível. O resultado das medidas foi convertido para milímetros.

Foram tomadas as seguintes medidas: 1) Largura da cabeça (LC) – em vista frontal, a máxima largura, sem contar os olhos, da cabeça; 2) Comprimento da cabeça (CA) – o máximo comprimento desde o ápice da cabeça até a porção anterior do clípeo; 3) Largura do pronoto (LP) – em visão dorsal, a máxima largura do pronoto, ignorando tubérculos; 4) Comprimento da tíbia traseira (CT) - distância em linha reta desde a inserção da tíbia no fêmur e sua fixação no tarso; 5) Comprimento do fêmur traseiro (CF) – distância em linha reta desde a inserção do fêmur na coxa e sua fixação na tíbia; 6) Comprimento da perna (CP) – o comprimento total da perna traseira; 7) Comprimento do corpo (CC) - Comprimento total do corpo (exceto antenas) (Kaspari & Weiser, 1999; Farji-Brener *et al.*, 2004) (Figura 1).

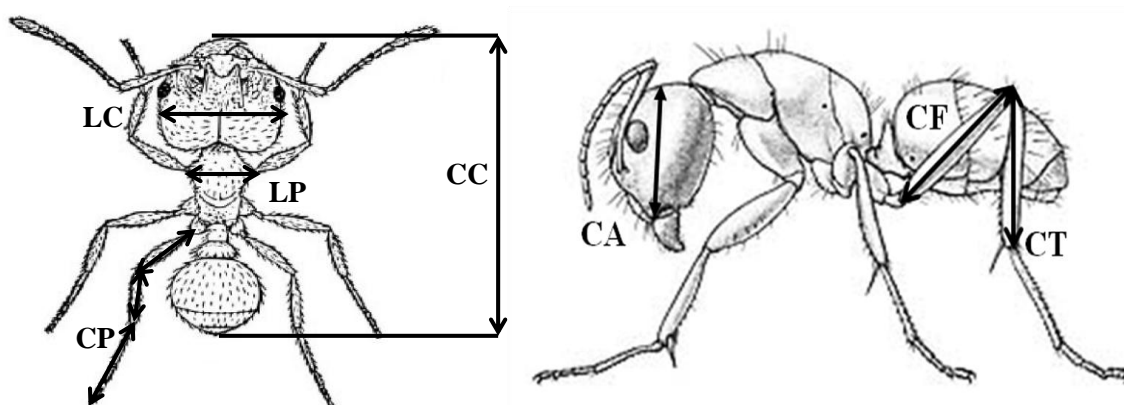


Figura 2. Esquema das medidas utilizadas na análise de tamanho corpóreo das espécies de formigas. LC – largura da cabeça, CA – comprimento da cabeça, LP – largura do pronoto, CT – comprimento da tíbia traseira, CF – comprimento do fêmur traseiro, CP – comprimento total da perna traseira e CC – comprimento total do corpo. *As duas formigas não são da mesma espécie e são apenas ilustrativas.

Com os valores obtidos dos seis indivíduos medidos foi calculado o valor médio para cada variável. As variáveis indicativas do tamanho do corpo (LC, CA, LP) foram correlacionadas com o comprimento do corpo (CC) e as variáveis indicativas do tamanho das pernas (CT, CF) foram correlacionadas com o comprimento da perna (CP). Para isso foram feitas correlações, a fim de analisar qual variável indicativa do tamanho

do corpo tinha maior relação com o comprimento do corpo e qual variável indicativa do tamanho das pernas era melhor preditora do comprimento da perna. Este procedimento foi realizado porque não é possível medir diretamente o tamanho do corpo e comprimento da perna para todos os indivíduos, devido à fragilidade do material depositado na CECL. A largura da cabeça é considerada uma medida padrão e precisa do tamanho corpóreo global (Hölldobler & Wilson, 1990; Kaspari, 1993) e o comprimento do fêmur é uma medida representativa do comprimento total da perna. A largura da cabeça pode explicar melhor a capacidade de uma formiga conseguir passar por brechas e interstícios do que o comprimento da cabeça (Sarty *et al.*, 2006; Hurlbert *et al.*, 2008).

A partir destes resultados apenas largura da cabeça e comprimento do fêmur foram tomadas como medidas para três indivíduos de cada espécie, sempre que possível, pois algumas espécies possuíam menos de três indivíduos. Estas medidas constituem bons estimadores do tamanho do corpo das formigas. A partir dos valores obtidos dos três indivíduos medidos foi calculado o valor médio de cada variável para cada espécie. No total, foram utilizadas 84 espécies das 92 espécies coletadas por Vargas *et al.*, 2007.

Para testar a quarta predição, que afirma que quanto menor o tamanho de uma espécie de formiga, menor será a razão entre o comprimento de sua perna e o tamanho do seu corpo, o tamanho do corpo foi correlacionado com a razão comprimento da perna/tamanho do corpo, ou seja, o valor obtido quando se divide a variável indicativa do tamanho da perna, comprimento do fêmur (CF), pela variável indicativa do tamanho do corpo (LC) – razão CF/LC. Para isso, foi feita uma correlação entre razão CF/LC e LC para toda a mirmecofauna e para cada fitofisionomia.

Para testar a quinta predição - que afirma que em ambientes com maior rugosidade ambiental as comunidades de formigas possuirão tamanho corpóreo menor do que aquelas de ambiente mais plano e a razão comprimento da perna/tamanho corpóreo será diferente entre ambientes de diferentes rugosidades - a largura média da cabeça (LC) e a razão CF/LC dos espécimes encontrados nas três fitofisionomias da Restinga da Marambaia foram comparadas. As fisionomias arbustivo-arbórea e arbórea apresentaram maior profundidade e cobertura de serapilheira e, portanto, seriam ambientes mais rugosos, enquanto a fisionomia arbustiva seria um ambiente plano ou menos rugoso (ver Vargas *et al.*, 2007). Os dados não apresentaram distribuição normal

pelo teste One Sample Kolmogorov-Smirnov (Liliefors p (2-tail) $< 0,001$), por isso, para testar o segundo objetivo, foi usado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, a 5% de probabilidade, comparando as três fitofisionomias.

Em outra análise, foram selecionadas apenas as 17 espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna utilizada no trabalho (aproximadamente as 20% mais abundantes). As espécies mais abundantes foram aquelas que ocorreram em um maior número de armadilhas de *pitfall* nas fitofisionomias. Das 17 espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna, 12 delas ocorreram na fisionomia arbustiva e 16 ocorreram nas fisionomias arbustivo-arbórea e arbórea (Tabela 1). Em uma terceira análise, as 15 espécies mais abundantes de cada fitofisionomia foram selecionadas para comparar as três fitofisionomias. Estas análises foram usadas para testar a quinta predição, desconsiderando espécies que ocorrem com abundâncias mais baixas. Todas as análises foram feitas utilizando o programa SYSTAT versão 8.0.

Tabela 1. Espécies de formigas mais abundantes por armadilhas de pitfall de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, e suas respectivas abundâncias por fisionomias vegetais.

Espécie	Arbustivo- arbórea			Geral
	Arbustiva	Arbustivo- arbórea	Arbórea	
1. <i>Brachymyrmex sp1</i>	6	69	46	121
2. <i>Brachymyrmex sp2</i>	45	7	12	64
3. <i>Camponotus cingulatus</i>	30	5	-	35
4. <i>Gnamptogenys sp1</i>	-	24	49	73
5. <i>Hylomyrma balzani</i>	2	30	32	64
6. <i>Megalomyrmex goeldii</i>	-	15	22	37
7. <i>Odontomachus chelifer</i>	-	46	83	129
8. <i>Paratrechina sp</i>	-	30	11	41
9. <i>Pheidole sp1</i>	14	108	98	220
10. <i>Pheidole sp2</i>	27	68	60	155
11. <i>Pheidole sp3</i>	40	7	47	94
12. <i>Pheidole sp4</i>	5	25	22	52
13. <i>Pheidole sp5</i>	31	-	1	32
14. <i>Pheidole sp6</i>	2	36	8	46
15. <i>Pheidole sp8</i>	2	26	10	38
16. <i>Trachymyrmex atlanticus</i>	-	23	17	40
17. <i>Wasmania auropunctata</i>	47	28	48	123

4 RESULTADOS

Foram analisadas 84 espécies, das 92 coletadas por Vargas et al. (2007), distribuídas em 39 gêneros e oito subfamílias. A mirmecofauna foi mais rica em espécies nas fisionomias arbustivo-arbórea (63 espécies; riqueza média por parcela = 33,5; desvio padrão = 4,5) e arbórea (68 espécies; riqueza média por parcela = 33,7; desvio padrão = 5,1) do que na fisionomia arbustiva (36 espécies; riqueza média por parcela = 18,33; desvio padrão = 3,8) (Tabela 2).

4.1 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de co-ocorrência

O índice C-Score foi significativamente maior que o esperado ao acaso para as análises em escala regional, em ambas as estações (ambas $p < 0,001$; Estação seca, TEP = 5,824; Estação úmida, TEP = 6,437; Figura 3). Em escala local, o índice de Stone & Roberts (C-score) foi significativamente maior que o esperado ao acaso em cinco das 18 parcelas analisadas - duas parcelas na fisionomia arbustiva, uma na arbustivo-arbórea e duas na arbórea. Destas cinco, três ocorreram na estação úmida e duas na estação seca. Em nenhuma das parcelas analisadas as comunidades de formigas mostraram padrões de co-ocorrência por agregação, quando o índice C-Score é significativamente menor que o esperado. Apesar de duas parcelas com fisionomia arbustiva terem obtido um C-Score maior que o esperado ao acaso, suas comunidades apresentaram padrões de co-ocorrência ao acaso (Tabela 3).

Tabela 2. Lista de espécies utilizadas neste estudo para realização de análises de co-ocorrência e de tamanho corpóreo das comunidades de formigas, nas três fisionomias vegetais da Restinga da Marambaia, Rio de Janeiro, RJ.

Táxons	Fisionomias		
	Arbustiva	Arbustivo-arbórea	Arbórea
Amblyoponinae			
<i>Amblyopone armigera</i> Mayr, 1887			X
Cerapachyinae			
<i>Cerapachys sp.</i>			X
<i>Cerapachys splendens</i> Borgmeier, 1957		X	X
<i>Cylindromyrmex brasiliensis</i> Emery, 1901			X
Dolichoderinae			
<i>Dolichoderus sp.</i>	X	X	X
<i>Dorymyrmex brunneus</i> Wheeler, W.M. 1919	X		
<i>Dorymyrmex pyramicus</i> Forel, 1908	X		
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius, 1793)		X	X
Ectatomminae			
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	X	X	X
<i>Ectatomma permagnum</i> Forel, 1908	X		X
<i>Gnamptogenys sp1</i>		X	X
<i>Gnamptogenys sp3</i>		X	X
<i>Gnamptogenys sp3</i>		X	X
Formicinae			
<i>Brachymyrmex sp1</i>	X	X	X
<i>Brachymyrmex sp2</i>	X	X	X
<i>Camponotus atriceps</i> Smith, F. 1868	X	X	X
<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr, 1862	X	X	
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	X	X	X
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870		X	X
<i>Paratrechina sp.</i>		X	X
Myrmicinae			
<i>Apterostigma sp1</i>		X	X
<i>Apterostigma sp2</i>		X	X
<i>Atta robusta</i> Borgmeier, 1939	X	X	X
<i>Basiceros disciger</i> (Mayr, 1887)			X
<i>Carebara urichi</i> (Wheeler, W.M., 1922)		X	X
<i>Cephalotes pavonii</i> (Latreille, 1809)		X	
<i>Crematogaster distans</i> Mayr, 1870		X	X
<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	X	X	X

Continua

Tabela 2. Continuação

Espécies	Fisionomias		
	Arbustiva	Arbustivo-arbórea	Arbórea
<i>Crematogaster prox. Brevispinosa</i>		X	X
<i>Cyphomyrmex gr. strigatus</i>	X	X	X
<i>Cyphomyrmex minutus</i> Mayr, 1862			X
<i>Cyphomyrmex olitor</i> Forel, 1893	X	X	X
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894	X	X	X
<i>Eurhopalotrix sp.</i>			X
<i>Hylomyrma balzani</i> (Emery, 1894)	X	X	X
<i>Hylomyrma gr. longiscapa</i>		X	
<i>Hylomyrma reitteri</i> (Mayr, 1887)		X	X
<i>Leptothorax sp.</i>			X
<i>Megalomyrmex drifti</i> Kempf, 1961			X
<i>Megalomyrmex goeldii</i> Forel, 1912		X	X
<i>Megalomyrmex silvestrii</i> Wheeler, W.M. 1909			X
<i>Mirmelachista sp.</i>		X	
<i>Monomorium sp.</i>	X	X	
<i>Mycetophylax morschi</i> (Emery, 1888)	X		
<i>Octostruma rugifera</i> (Mayr, 1887)		X	X
<i>Oxyepoecus sp.</i>		X	X
<i>Pheidole sp1</i>	X	X	X
<i>Pheidole sp2</i>	X	X	X
<i>Pheidole sp3</i>	X	X	X
<i>Pheidole sp4</i>	X	X	X
<i>Pheidole sp5</i>	X		X
<i>Pheidole sp6</i>	X	X	X
<i>Pheidole sp7</i>		X	X
<i>Pheidole sp8</i>	X	X	X
<i>Pyramica sp1</i>			X
<i>Pyramica sp2</i>			X
<i>Rogeria sp.</i>	X		
<i>Rogeria subarmata</i> (Kempf, 1961)		X	
<i>Strumigenys sp1</i>	X		X
<i>Strumigenys sp2</i>	X	X	X
<i>Trachymyrmex gr. cornetzi</i>		X	X
<i>Trachymyrmex iheringi</i> (Emery, 1888)	X		
<i>Trachymyrmex atlanticus</i> Mayhé-Nunes & Brandão, 2007		X	X
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	X	X	X

Continua

Tabela 2. Continuação

Espécies	Fisionomias		
	Arbustiva	Arbustivo-arbórea	Arbórea
Ponerinae			
<i>Anochetus mayri</i> Emery, 1884	X	X	X
<i>Hypoponera sp1</i>	X	X	X
<i>Hypoponera sp2</i>		X	X
<i>Hypoponera sp3</i>		X	X
<i>Hypoponera sp4</i>		X	X
<i>Hypoponera sp5</i>		X	X
<i>Hypoponera sp6</i>		X	X
<i>Leptogenys sp1</i>		X	X
<i>Leptogenys sp2</i>		X	X
<i>Odontomachus chelifer</i> (Latreille, 1812)		X	X
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	X		
<i>Odontomachus hastatus</i> (Fabricius, 1804)		X	
<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905		X	X
<i>Pachycondyla arhuaca</i> (Forel, 1901)		X	X
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	X	X	X
<i>Pachycondyla lunaris</i> (Emery, 1896)		X	
<i>Pachycondyla sp.</i>		X	X
<i>Pachycondyla stigma</i> (Fabricius, 1804)	X		
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius, 1804)	X	X	
Pseudomyrmicinae			
<i>Pseudomyrmex gr. gracilis</i>		X	X

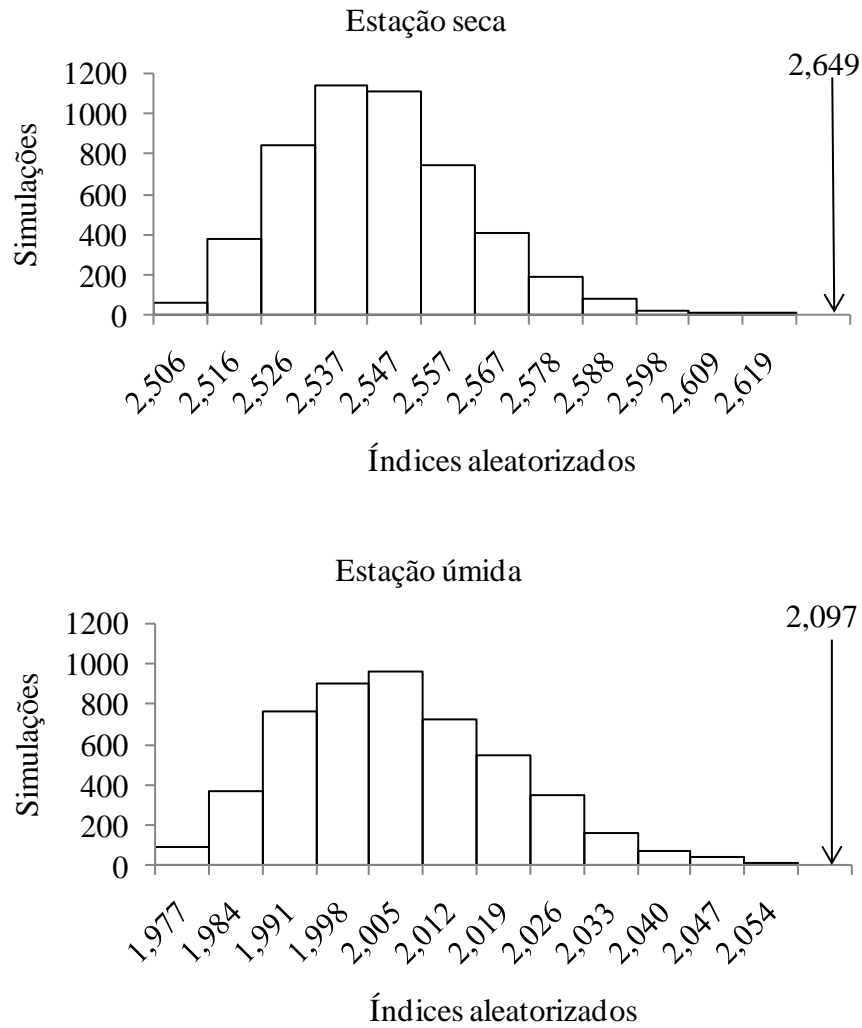


Figura 3. Histograma de frequências das simulações de índices aleatorizados de C-Score em escala regional nas estações seca e úmida ($p < 0,005$). Setas indicam o índice observado de C-Score.

Tabela 3. Resultados das análises de co-ocorrência (ECOSIM) em escala local, para cada uma das parcelas de cada fitofisionomia, em cada estação do ano. TEP – tamanho do efeito padronizado (valores maiores que 2 indicam segregação, valores negativos menores que -2 indicam agregação e valores entre -2 e 2 indicam co-ocorrência ao acaso), p (obs < esp) – probabilidade de índices observados menores que o esperado ao acaso. * Valores de $p < 0,05$.

Estações	Fisionomias	Parcelas	C-Score	Média dos simulados	p (obs < esp)	TEP
Seca	Arbustiva	1	3,416	3,311	0,043*	1,803
		2	5,440	5,477	0,630	-0,324
		3	3,901	3,940	0,595	-0,289
	Arbustiva- arbórea	1	5,860	5,873	0,556	-0,195
		2	4,336	4,336	0,475	-0,005
		3	4,906	4,886	0,406	0,176
	Arbórea	1	5,591	5,688	0,818	-0,910
		2	5,025	5,056	0,627	-0,392
		3	4,398	4,191	0,009*	2,562
Úmida	Arbustiva	1	7,680	7,474	0,048*	1,795
		2	6,356	6,250	0,192	0,858
		3	6,914	6,812	0,272	0,570
	Arbustiva- arbórea	1	6,206	6,140	0,154	1,085
		2	5,528	5,348	0,019*	2,427
		3	5,119	5,179	0,803	-0,869
	Arbórea	1	6,037	5,822	0,002*	2,977
		2	6,769	6,804	0,694	-0,525
		3	5,745	5,660	0,168	0,990

Quando as cinco parcelas que apresentaram menor número de co-ocorrências foram analisadas usando os dados reunidos das presenças de espécies do mesmo gênero como uma única unidade, apenas as duas parcelas da fisionomia arbórea continuaram a manter baixos números de co-ocorrência (Tabela 4). Isto indica que processos filogenéticos não estariam agindo nas parcelas da fisionomia arbórea, mas poderiam estar agindo em conjunto com a competição interespecífica nas outras fitofisionomias. Pois nas parcelas das fisionomias arbustivo-arbórea e arbustiva existe um número maior de espécies do mesmo gênero, que poderiam ter sido fruto de um processo de especiação recente e, por isso, competiriam mais intensamente.

Tabela 4. Resultados das análises de co-ocorrência em escala local, para cada uma das cinco parcelas que mostraram menor número de co-ocorrências. TEP – tamanho do feito padronizado; REG – razão espécie/gênero* Valores de $p < 0,05$.

Fitofisionomias	Estações	Parcelas	C-Score	Média dos simulados	p (obs < esp)	TEP	REG
Arbustiva	Seca	1	4,800	4,997	0,787	-0,772	1,92
	Úmida	1	8,681	8,597	0,303	0,426	1,57
Arbustiva- arbórea	Úmida	2	6,843	6,664	0,123	1,222	1,81
Árborea	Seca	3	5,320	5,049	0,038*	1,962	1,50
	Úmida	1	6,333	6,080	0,026*	2,150	1,58

4. 2 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de tamanho corpóreo

A largura da cabeça teve maior relação com comprimento do corpo ($R^2 = 0,9053$, $p < 0,001$; Figura 4) e o comprimento do fêmur teve maior relação com o comprimento da perna ($R^2 = 0,9951$, $p < 0,001$; Figura 5).

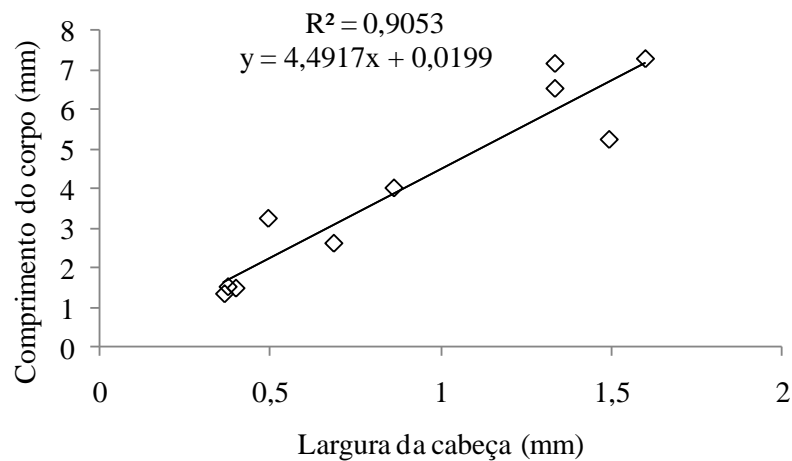


Figura 4. Correlação entre as medidas do comprimento do corpo e largura da cabeça ($p < 0,001$) de 10 espécies coletadas na Restinga da Marambaia, RJ.

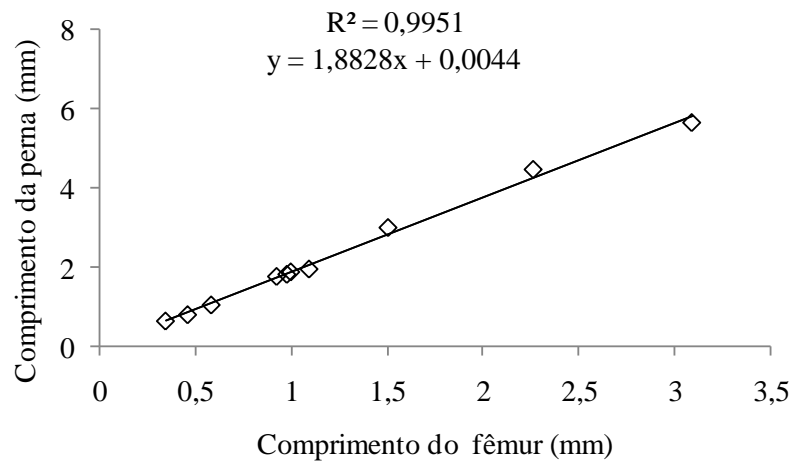


Figura 5. Correlação entre as medidas do comprimento do fêmur e comprimento da perna ($p < 0,001$) de 10 espécies coletadas na Restinga da Marambaia, RJ.

A largura média da cabeça das espécies de formigas em todas as fitofisionomias na Restinga da Marambaia foi 0,873 mm (desvio padrão = 0,59). Nas três fitofisionomias, as larguras médias da cabeça foram 0,929 mm (desvio padrão = 0,699); 0,926 mm (desvio padrão = 0,614) e 0,828 mm (desvio padrão = 0,531), respectivamente. Das 84 espécies utilizadas neste trabalho, 35 espécies de formigas (42%) tinham largura média da cabeça entre 0,29 e 0,57 mm (Figura 6). Nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea, 39%, 38% e 46% das espécies de formigas, respectivamente, apresentaram largura da cabeça entre 0,29 e 0,57 mm (Figura 7). A maioria das espécies (24%) apresentou razão comprimento da perna/tamanho do corpo (razão CF/LC) entre 0,95 e 1,09 (Figura 6). As espécies apresentaram razões variadas nas três fitofisionomias (Figura 8).

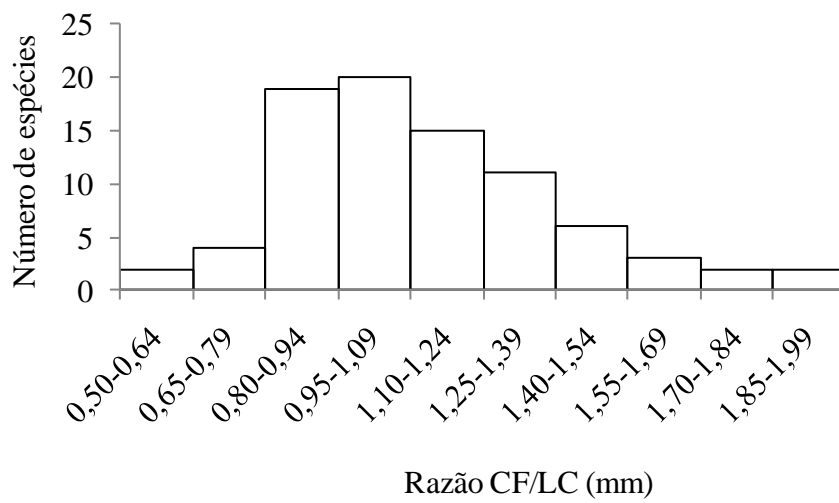
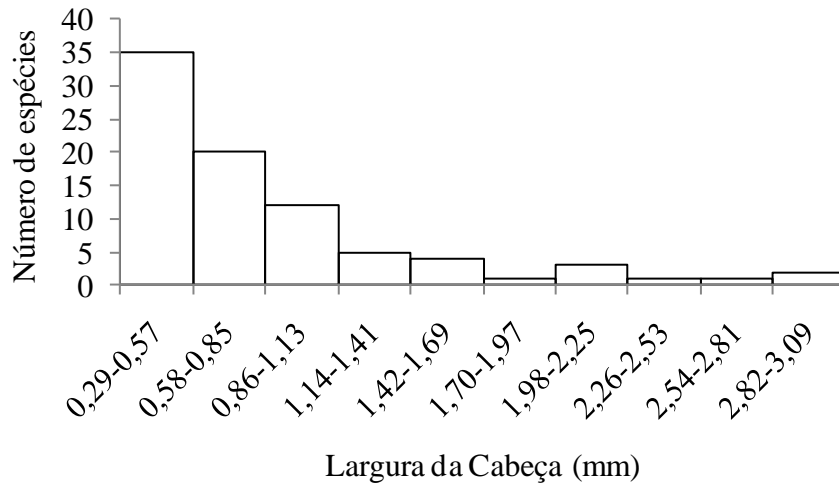


Figura 6. Histograma de classes de medida da largura da cabeça e razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC), em mm, de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ.

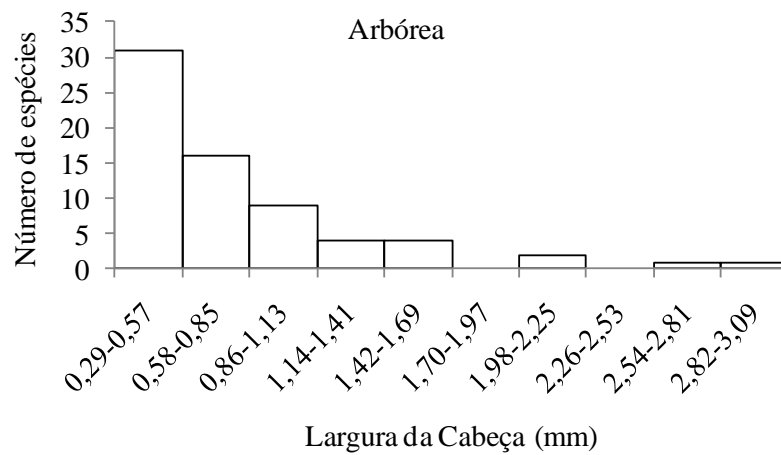
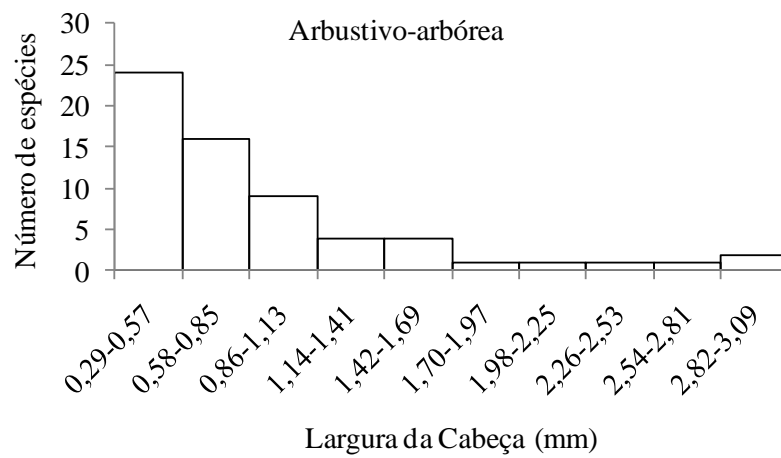
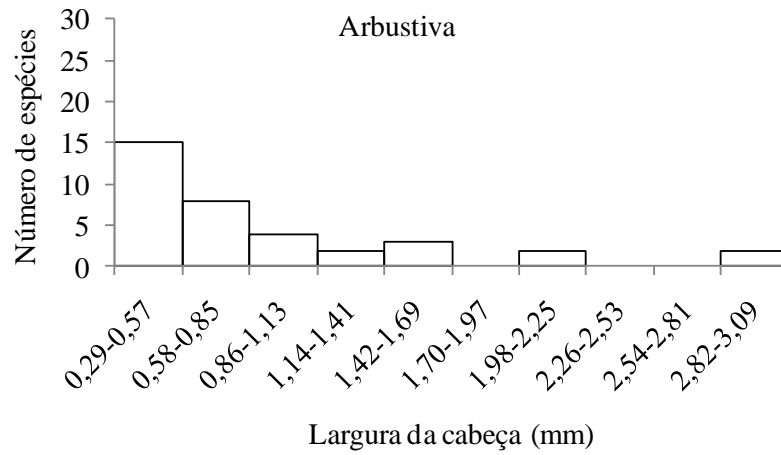


Figura 7. Histograma de classes de medida da largura da cabeça das espécies de formigas nas fisionomias vegetais da Restinga da Marambaia, RJ.

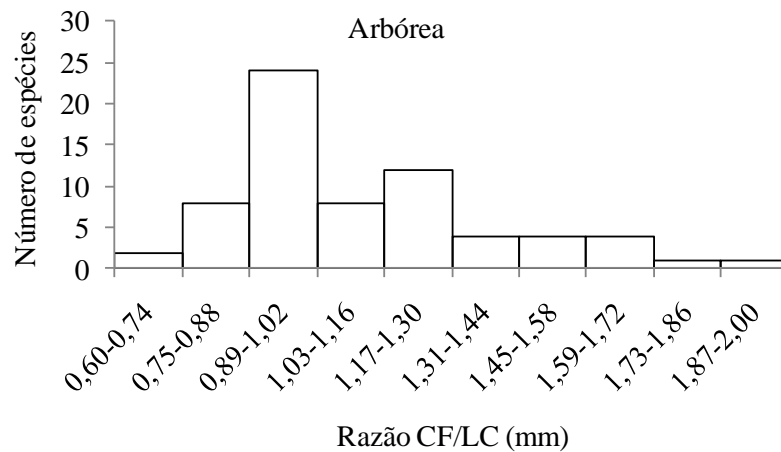
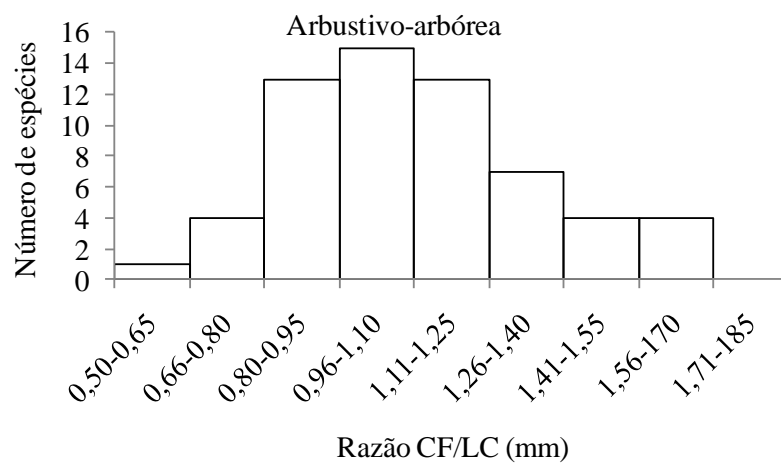
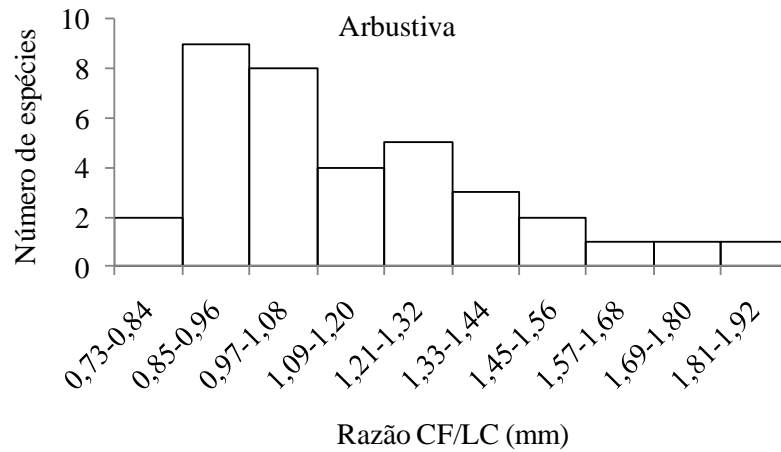


Figura 8. Histograma de classes da razão comprimento do fêmur/largura da cabeça das espécies de formigas nas fisionomias vegetais da Restinga da Marambaia, RJ.

A largura da cabeça (LC) explicou significativamente uma parte da variação observada da razão comprimento da perna/tamanho do corpo ($R^2 = 0,1027$; $p = 0,003$; Figura 9), confirmando a quarta predição do trabalho, que afirma que quanto menor o tamanho de uma espécie de formiga, menor será a razão entre o comprimento de sua perna e o tamanho do seu corpo. Também foi realizada a mesma análise para as espécies de formigas de cada fitofisionomia. Para todas as três fitofisionomias a largura da cabeça (LC) explicou significativamente uma parte da variação observada da razão comprimento da perna/tamanho do corpo (Arbustiva, $R^2 = 0,2102$; $p = 0,005$; Arbustivo-arbórea, $R^2 = 0,115$; $p = 0,007$; Arbórea, $R^2 = 0,137$; $p = 0,002$; Figura 10).

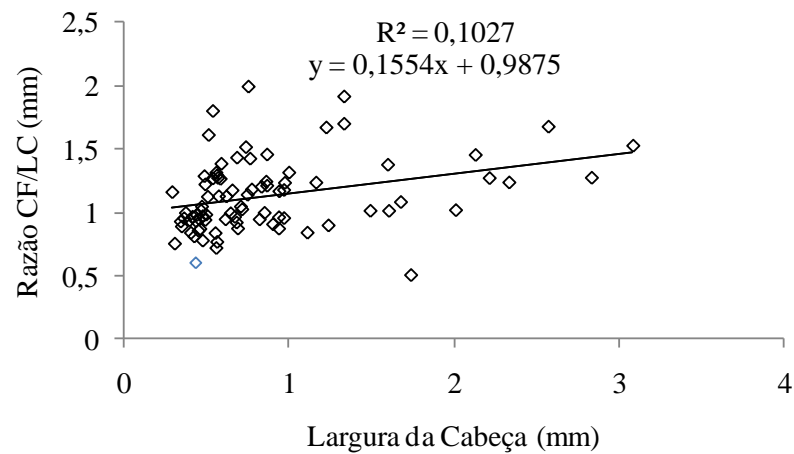


Figura 9. Correlação entre a largura da cabeça e a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça ($p = 0,003$) para a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ.

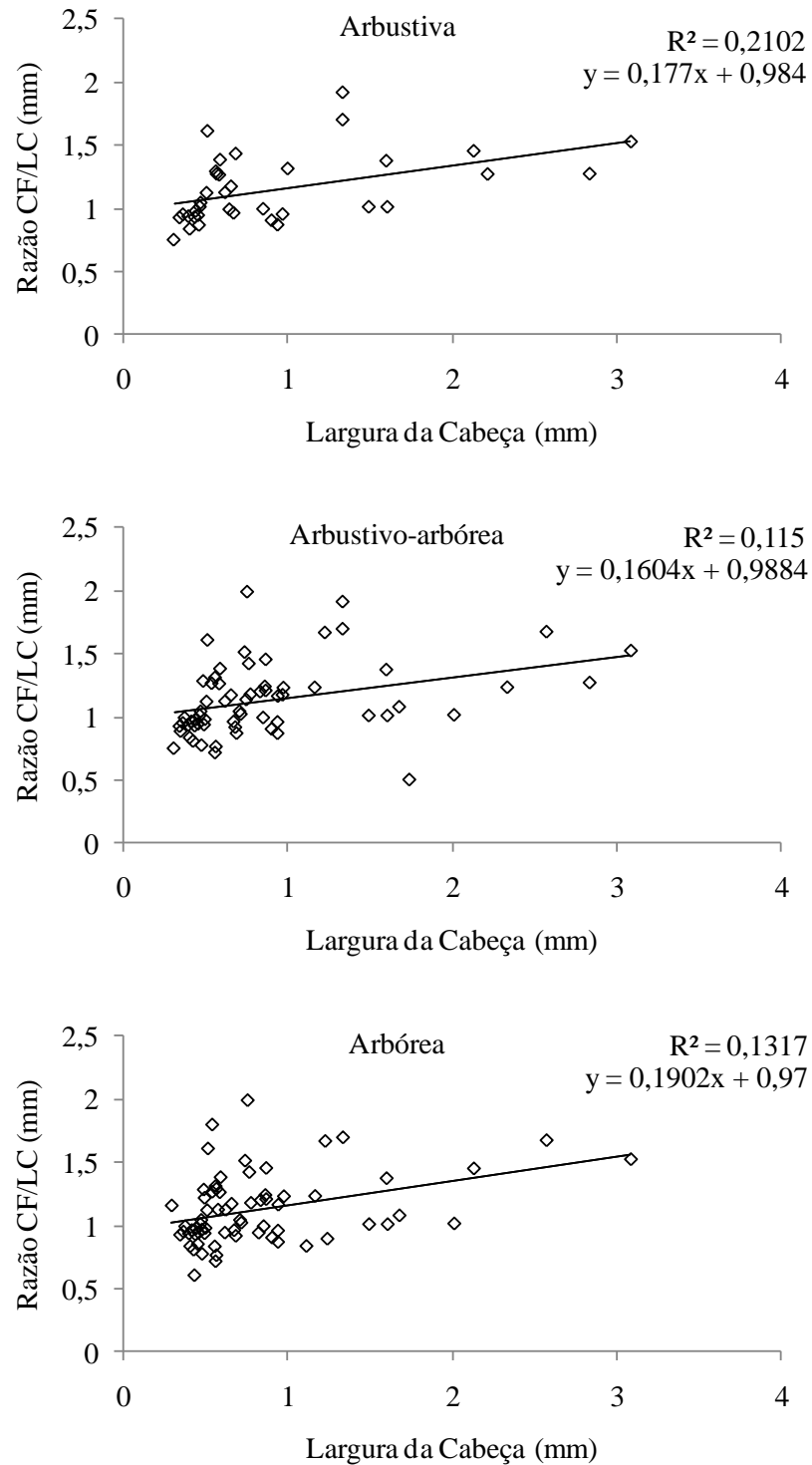


Figura 10. Correlação entre largura da cabeça e a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça nas fisionomias: arbustiva ($p = 0,005$), arbustivo-arbórea ($p = 0,007$) e arbórea ($p = 0,002$), para a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ.

As três fitofisionomias foram comparadas quanto às medidas de tamanho corpóreo, representadas pelas medidas da largura da cabeça, com o propósito de testar a quinta predição, que diz que em ambientes com maior rugosidade ambiental as comunidades de formigas possuirão tamanho corpóreo menor. As comunidades de formigas das três fitofisionomias não apresentaram diferenças significativas entre o tamanho do corpo (Kruskal-Wallis, $U = 0,418$; $p = 0,811$; Figura 11) ou entre a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (Kruskal-Wallis, $U = 0,210$; $p = 0,900$; Figura 12).

Ao comparar as comunidades das três fitofisionomias utilizando as 17 espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna também não foi encontrada diferença significativa entre o tamanho corpóreo (Kruskal-Wallis, $U = 0,724$; $p = 0,696$; Figura 13), nem entre a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça das formigas (Kruskal-Wallis, $U = 0,583$; $p = 0,747$; Figura 14). Também não houve diferença significativa entre as comunidades das fitofisionomias quando foram usadas as 15 espécies mais abundantes de cada fitofisionomia tanto para o tamanho do corpo (Kruskal-Wallis, $U = 0,508$; $p = 0,776$; Figura 15) quanto para a razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (Kruskal-Wallis, $U = 2,293$; $p = 0,318$; Figura 16).

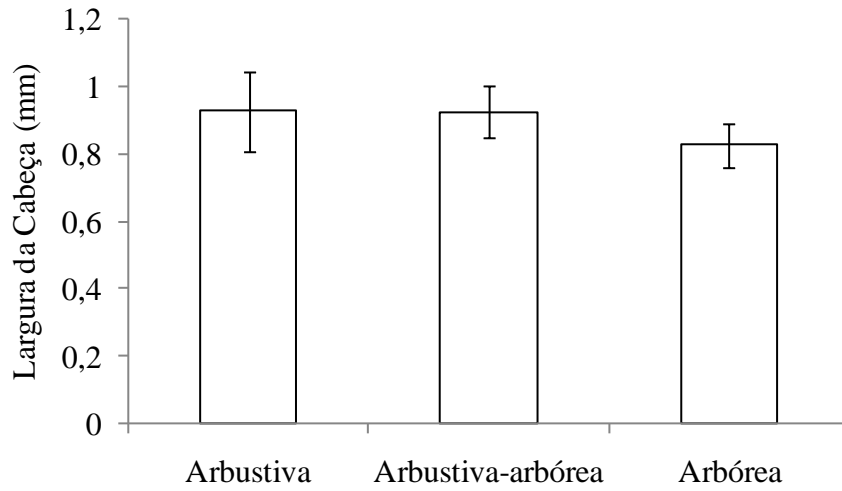


Figura 11. Largura da cabeça (LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,811$) da Restinga da Marambaia, RJ.

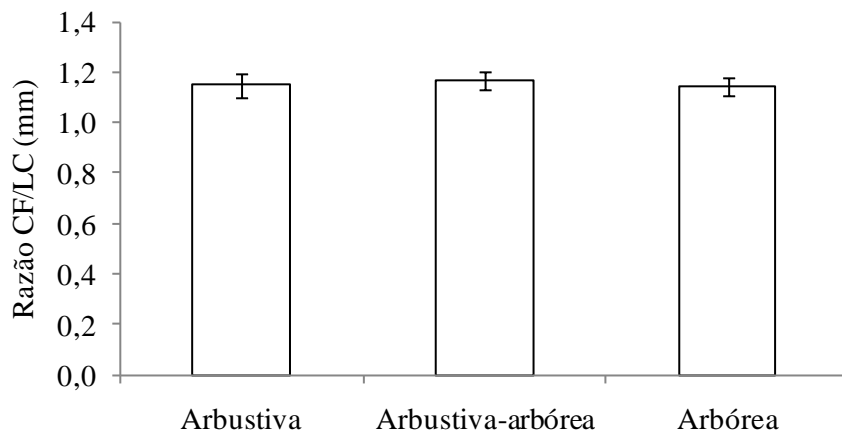


Figura 12. Razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,900$) da Restinga da Marambaia, RJ.

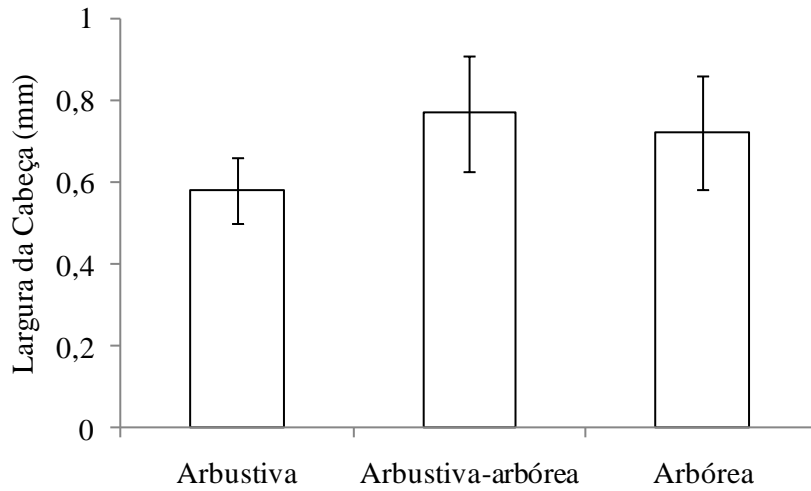


Figura 13. Largura da cabeça (LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,696$), utilizando dados das espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ.

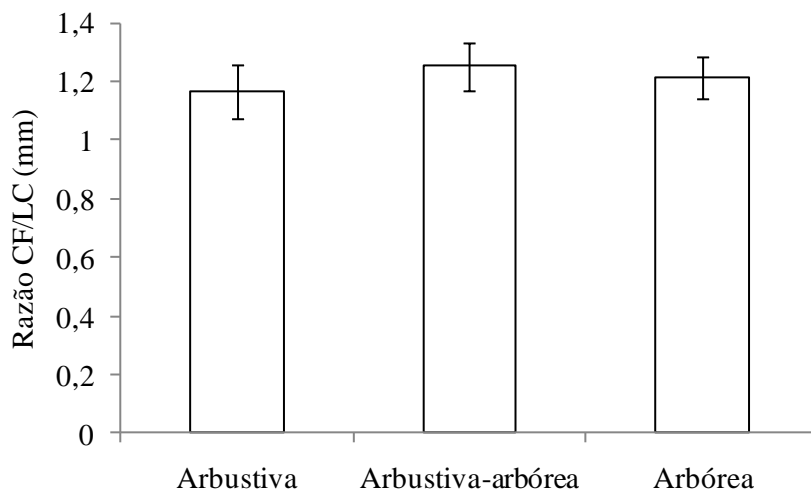


Figura 14. Razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,747$), utilizando dados das espécies mais abundantes de toda a mirmecofauna da Restinga da Marambaia, RJ.

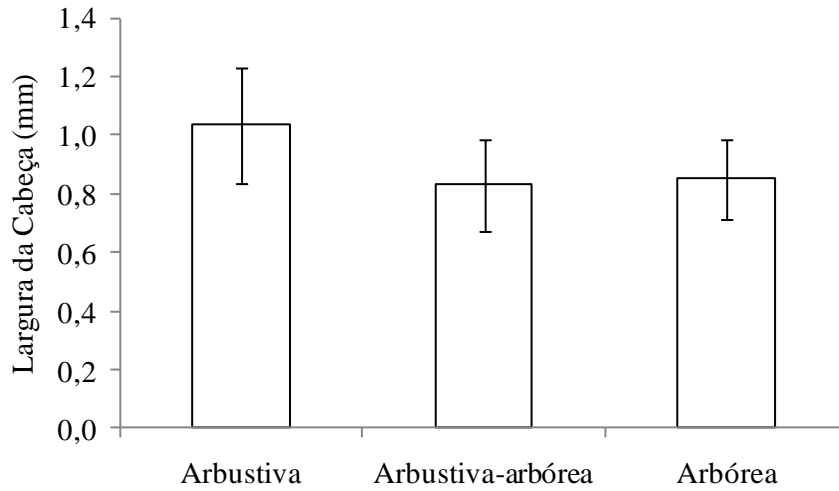


Figura 15. Largura da cabeça (LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,776$), utilizando as 15 espécies mais abundantes das respectivas fisionomias na Restinga da Marambaia, RJ.

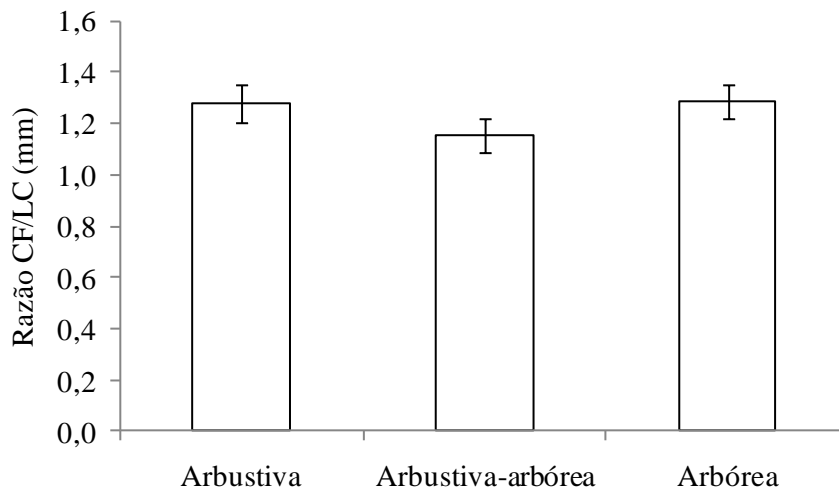


Figura 16. Razão comprimento do fêmur/largura da cabeça (CF/LC) (\pm erro padrão) da mirmecofauna nas fisionomias arbustiva, arbustivo-arbórea e arbórea ($p = 0,318$), utilizando as 15 espécies mais abundantes das respectivas fisionomias na Restinga da Marambaia, RJ.

5 DISCUSSÃO

5.1 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de co-ocorrência

Em escala regional, usando todas as espécies que ocorreram nas parcelas do ambiente de estudo, em ambas as estações o valor de C-Score foi significativamente maior que o esperado ao acaso, podendo-se inferir que as comunidades de formigas se mostraram estruturadas por processos biológicos, como a competição interespecífica. Os resultados são similares aos de Gotelli & Ellison (2002), que encontraram estruturação por competição em escalas regionais no ambiente de floresta. Entretanto, apesar dos resultados da análise em escala regional terem mostrado competição, eles precisam ser interpretados com cautela. Nesta escala espacial, utilizando todas as parcelas da estação, espécies poderiam não co-existir devido a uma grande distância entre as unidades amostrais analisadas e não devido à competição interespecífica. Os territórios das formigas não são tão extensos quanto a distância entre um *pitfall* de uma parcela na fitofisionomia arbustiva e outro na fisionomia arbórea. Em áreas muito extensas pode-se estar amostrando mais de uma comunidade, assim, duas espécies que se encontram muito distantes não interagem e não ocorrem juntas no mesmo ambiente (Pic, 2001).

Poucas espécies de formigas ocorreram nas três fitofisionomias simultaneamente. As fisionomias arbustivo-arbórea e arbórea apresentavam serapilheira mais profunda e condições ambientais semelhantes, sendo um ambiente mais heterogêneo. A fitofisionomia arbustiva apresentava uma temperatura do solo maior que as outras, principalmente no verão (Vargas *et al.*, 2007), o que poderia excluir espécies de formigas mais adaptadas a ambientes com microclima mais ameno. Além disso, o ambiente desta fisionomia era mais homogêneo, com serapilheira muito escassa, excluindo espécies de formigas que dependiam da serapilheira, seja para a nidificação em galhos secos ou predação de outros artrópodes de serapilheira (Hölldobler & Wilson, 1990). Isto poderia sugerir uma especialização destas espécies a estas fisionomias. É possível que a maioria das espécies destas fisionomias esteja especializada a estes tipos de habitats, que apresentam maior cobertura de serapilheira no solo, menor temperatura e umidade relativa do solo maior. Outro fator a ser considerado é que uma espécie de formiga poderia ocorrer nas três fisionomias vegetais,

mas poderiam existir diferentes colônias desta mesma espécie, cada uma ocupando uma parcela ou fitofisionomia diferente. Deste modo, diferentes colônias de uma mesma espécie seriam consideradas como uma única colônia que ocupa um único território quando, na verdade, cada qual ocupa uma parcela ou fitofisionomia diferente. Portanto, usar uma ampla escala para realizar a análise de co-ocorrência pode causar equívocos na interpretação dos resultados, não sendo possível observar o mosaico dos territórios de formigas. Para evitar erros de interpretação deste tipo, deve-se diminuir a escala a ser estudada para analisar os processos biológicos que interferem nas comunidades de formigas.

Pic (2001) analisou comunidades de formigas arborícolas em três áreas em uma APA e utilizou as árvores de cada parcela como escala local com o propósito de diminuir a área de estudo. O resultado da análise mostrou que a comunidade de formigas era estruturada por competição. Apesar de restringir a área para cada árvore, o que realmente representaria o território das formigas, pode-se cometer o erro de estar realizando uma escala regional, se as árvores não forem restritas em suas parcelas.

Por isso, no presente estudo também foram realizadas análises utilizando as espécies encontradas em cada *pitfall*, de cada parcela, em cada fitofisionomia. Deste modo, a escala espacial menor avalia a área próxima ao *pitfall*, local onde o território das formigas poderia se sobrepor, evidenciando a competição entre as espécies de formigas, se esta realmente ocorresse.

Na análise de comunidades de formigas em escala local, nos *pitfalls*, considerou-se apenas a área de cada parcela de cada fitofisionomia. Em cinco das 18 parcelas analisadas as comunidades de formigas envolvidas apresentaram menos co-ocorrências que aquelas esperadas ao acaso. Este tipo de análise, utilizando iscas ou armadilhas de *pitfall* como escalas locais nas colunas das matrizes, também foi usada por Gotelli & Ellison (2002) e Sanders *et al.* (2007), porém, seus resultados mostraram comunidades estruturadas ao acaso. Esperava-se que em escalas locais as comunidades de formigas não fossem estruturadas ao acaso, visto que os dados nesta escala provêm das espécies coletadas nas armadilhas de *pitfall*, onde as interações entre espécies deveriam ser mais acentuadas (Sanders *et al.*, 2007). A estrutura competitiva costuma ser mais evidente em escalas espaciais menores (Levings & Traniello, 1981; Savolainen & Vepsäläinen, 1988; Puntilla *et al.*, 1996), mas poucas análises nestas escalas locais deste trabalho corroboraram esta afirmação.

Esperava-se que as espécies de formigas competissem mais intensamente na estação seca, mostrando resultados significativos na análise de co-ocorrência. Este resultado era esperado porque na estação seca a disponibilidade de recursos poderia ser menor, devido a uma menor produtividade primária do ecossistema. Assim, as espécies de formigas das comunidades competiriam mais intensamente pelos recursos que se tornariam limitantes. Estes recursos limitantes para as formigas são, principalmente, alimento e locais para nidificação. Porém, apenas duas parcelas na estação seca mostraram estar estruturadas competitivamente.

Em nenhuma das parcelas analisadas as comunidades de formigas mostraram padrões de co-ocorrência agregados. Isto pode indicar que o ambiente não age como filtro, limitando a distribuição das espécies colonizadoras, desta maneira, não ocorre agregação intra-específica em locais mais favoráveis, onde os recursos estão distribuídos em manchas (Sarty *et al.*, 2006).

Um possível fator que também deve ser levado em consideração e pode explicar, em parte, o porquê de poucas parcelas na estação seca mostrarem competição é que nesta estação, devido à menor temperatura do ambiente, a atividade de formigas pode diminuir, pois muitas formigas estão mais adaptadas a temperaturas maiores, tendo maior mobilidade. Isto poderia diminuir a abundância de espécimes de formigas, que competiriam menos intensamente, visto que os recursos, mesmo escassos, seriam suficientes para atender o baixo número de indivíduos de algumas espécies de formigas.

Na estação úmida, a disponibilidade de recursos torna-se maior porque a produtividade dos ecossistemas é maior. Desta forma, nem sempre será vantajoso entrar em competição por recursos disponíveis em abundância. Por isso, era esperada uma competição menos intensa entre as espécies de formigas.

A densidade de espécies e abundância de formigas dependeu da profundidade de serapilheira e a diversidade de espécies foi explicada pela cobertura do solo, bem como houve uma relação positiva entre a riqueza de espécies de plantas e a riqueza de espécies de formigas (Vargas *et al.*, 2007). Pode-se considerar que a cobertura do solo e a profundidade de serapilheira disponibilizam mais recursos. Por isso, esperava-se que as comunidades de formigas nas parcelas da fisionomia arbustiva apresentassem padrões de co-ocorrência segregados, sendo estruturadas por competição, pois a profundidade da serapilheira foi quase nula nesse ambiente, mesmo na estação úmida, deste modo os recursos seriam limitados. Considerando que os principais recursos

limitantes para as espécies de formigas são locais de nidificação e alimento, influenciando na estrutura de comunidade da mirmecofauna, poder-se-ia inferir que ocorreria competição. Entretanto, apenas duas parcelas mostraram comunidades com um número significativamente menor de co-ocorrências que o esperado ao acaso e padrões de co-ocorrência segregados.

Duas parcelas da fisionomia arbustiva, uma em cada estação, apresentaram composição de espécies muito similares e foi observado que a densidade de formigas não diferiu entre as estações neste ambiente (Vargas et al., 2007). É possível que a maior densidade de espécies nestas parcelas seja explicada por competição interespecífica, pois as outras parcelas desta fisionomia apresentaram um número menor de espécies e estavam ausentes algumas espécies generalistas como as do gênero *Brachymyrmex* Mayr, 1868 e *Camponotus* Mayr, 1861, que ocorreram nos três ambientes e poderiam ser melhores competidoras. Formigas do gênero *Camponotus* têm uma alimentação variada e muitas têm alta capacidade de adaptação para interagir com outros organismos (Oliveira & Brandão, 1991; Oliveira & Freitas, 2004; Lopes et al., 2010). A espécie *Wasmannia auropunctata*, encontrada em muitas armadilhas, provavelmente influenciou a estrutura da comunidade, sendo uma espécie dominante, competindo por recursos naquela área. Sabe-se que é uma espécie com capacidade de adaptação a novos habitats e recruta um grande número de formigas, bem como desloca outras espécies das iscas e fontes de alimento (Holway et al., 2002). Como estes gêneros ocorreram nas parcelas em que o índice C-Score mostrou padrões por segregação é provável que elas estivessem competindo entre si e com as outras espécies nas estas parcelas. Portanto, pode-se concluir que a competição não é o único fator que estrutura estas comunidades de formigas.

Na fisionomia arbustivo-arbórea, apenas uma parcela na estação úmida apresentou padrão de co-ocorrência segregado, enquanto na arbórea foram duas parcelas (uma em cada estação). Nestas fisionomias a profundidade e cobertura de serapilheira no solo eram maiores, então existia maior disponibilidade de recursos, como locais para nidificação e alimento. Assim, a competição não seria uma importante força estruturadora das comunidades. As condições do habitat com vegetação mais complexa permitem a coexistência de um maior número de espécies, onde algumas ocupam nichos mais específicos para evitar a competição, tendo padrões de dominância reduzidos (Oliveira et al., 1995). No entanto, Retana & Cerdá (2000) concluíram que a atividade

das espécies dominantes é limitada por altas temperaturas, por isso, em ambientes mais complexos, há uma menor variação térmica, tornando espécies dominantes mais abundantes, e interações interespecíficas, como a competição interespecífica, se tornariam uma força estruturadora para a mirmecofauna do solo. Pode-se ponderar que, na estação úmida, a competição interespecífica influiria nas fitofisionomias mais complexas, visto que, nesta estação, ambas também apresentaram maior diversidade de espécies, além de abundância e densidade de espécies (Vargas *et al.*, 2007). Este fator poderia tornar os recursos limitantes para a quantidade abundante de formigas que habitam estas fisionomias, ocasionalmente gerando competição.

Principalmente nas parcelas da fisionomia arbórea, ocorreram muitas espécies do gênero *Pheidole* Westwood, 1839. A possível dominância deste gênero é devida ao seu eficiente recrutamento e agressividade de algumas espécies, o que lhe permite dominar os recursos alimentares e excluir de maneira eficiente seus competidores, além de ser considerado não especialista, com espécies de ecologia muito diversificada e algumas altamente competitivas (Hölldobler & Wilson, 1990; Fowler, 1993; Ward & Beggs, 2007). As espécies de *Pheidole*, *Odontomachus chelifer* e *Wasmannia auropunctata*, *Megalomyrmex goeldi* foram bastante abundantes em algumas parcelas dessa fisionomia e podem dominar os recursos destas parcelas. Talvez coexistam devido a uma diferença morfológica que as faz explorar diferentes recursos (Levings & Traniello, 1981; Raimundo *et al.*, 2004). Algumas espécies que são consideradas arborícolas dominantes ou que nidificam em plantas também foram coletadas nos *pitfalls*, mostrando que podem ser capazes de explorar fontes de alimentos no solo, tais como as do gênero *Camponotus*, *Crematogaster* Lund, 1831 e *Pseudomyrmex* Lund, 1831 (Levings & Traniello, 1981; Raimundo *et al.*, 2004; Lopes *et al.*, 2010).

Não se deve concluir que uma comunidade está estruturada por competição apenas por que apresentou índice C-Score significativamente maior que o esperado ao acaso. Devem ser consideradas outras duas hipóteses: processos históricos ou filogenéticos e especialização quanto ao habitat, que ocorre em manchas. Estes dois fatores e a competição interespecífica não são mutuamente excludentes, podendo ocorrer ao mesmo tempo (Gotelli & Entsminger, 2009).

Os processos históricos devem ser analisados em grandes escalas espaciais, como entre as fitofisionomias, onde apenas 28,6% das espécies foram comuns às três áreas. Todavia, em escalas locais, os pontos onde as armadilhas de *pitfall* foram

instaladas possuem distâncias entre si de 10 m, distância irrelevante para que os processos históricos tenham exercido influência sobre a mirmecofauna anteriormente, visto que a composição de espécies entre as parcelas de uma mesma fisionomia é muito semelhante.

Se os processos filogenéticos agissem sobre as comunidades destas parcelas, elas mostrariam um número de co-ocorrências maior. Os resultados mostraram que os processos filogenéticos não estão agindo sobre as parcelas da fisionomia arbórea, mas podem estar interagindo com a competição interespecífica na estrutura das comunidades de formigas das parcelas das fisionomias arbustivo-arbórea e arbustiva.

Muitas espécies podem não co-ocorrer devido a uma especialização quanto ao habitat, ocorrendo em manchas. Algumas espécies, tais como as espécies do gênero *Gnamptogenys* Roger, 1863 e algumas do gênero *Hypoponera* Santschi, 1938, que são mais abundantes em ambientes de florestas, e as espécies *Amblyopone armigera* e aquelas da subfamília Cerapachyinae, que são predadoras de artrópodes de serapilheira (Hölldobler & Wilson, 1990; Vargas et al., 2007), não ocorreram na fisionomia arbustiva, podendo estar adaptadas às fisionomias mais complexas. Mas isto se aplica apenas em escala regional e não em escala local, pois poucas espécies encontradas possuem hábitos especialistas, sendo a maioria das espécies onívora e generalista. Espécies que podem ser consideradas predadoras especialistas, tais como *Octostruma rugifera* e as do gênero *Oxyepoecus* Santschi, 1926, *Leptogenys* Roger, 1861 e *Eurhopalothrix* Brown & Kempf, 1961 (Lopes et al., 2010) mostraram abundância relativamente baixa.

Um fator a ser considerado, que pode agir sobre a morfologia das espécies, é o deslocamento de caracteres, mudando suas estruturas e tamanho corpóreo para separar os nichos alimentares, buscando minimizar os efeitos da competição interespecífica (Begon et al., 1986; Farji-Brener et al., 2004). Visto que outros fatores além da competição interespecífica podem estar agindo na estrutura da mirmecofauna em escalas regionais, os efeitos de uma possível competição interespecífica no passado podem ter agido com uma força seletiva que moldou as características morfológicas das espécies, promovendo uma coexistência entre elas. Porém, esta suposição merece mais estudos.

Sarty et al. (2006) deram suporte à hipótese de que o uso diferencial do habitat de acordo com o tamanho corpóreo pode agir como um mecanismo de coexistência,

tornando a hipótese “size-grain” uma explicação alternativa para a coexistência de espécies competidoras. Em seu trabalho, *Anoplolepis gracilipes*, uma espécie invasora, era mais eficiente na competição por exploração, forrageando em ambientes de baixa rugosidade, ao passo que outras espécies menores eram mais eficientes em ambientes de maior rugosidade, promovendo a coexistência e inibindo a dominância por algumas espécies.

Os resultados obtidos neste estudo proveem indicações de que processos biológicos como a competição interespecífica participam da estruturação das comunidades de formigas e que os resultados dependem da escala espacial em que as comunidades são analisadas. No entanto, esta relação interespecífica não explica toda a estrutura da mirmecofauna da Restinga da Marambaia, sendo necessários estudos complementares a fim de desvendar os processos envolvidos na estrutura de comunidades da mirmecofauna deste ambiente. Outros fatores devem ser levados em consideração, tais como especialização quanto ao ambiente e processos filogenéticos. Para tentar explicar os padrões observados nestas comunidades pode-se fazer uso de análise de co-ocorrência utilizando dados de abundância (Ulrich & Gotelli, 2010) e modelos de sobreposição de tamanho corpóreo (Gotelli & Ellison, 2002; Sanders *et al.*, 2007).

5. 2 Influência do ambiente na estrutura de comunidade: Análise de tamanho corpóreo

O segundo objetivo deste trabalho é relacionado ao papel do ambiente no tamanho corpóreo das espécies de formigas, e uma de suas predições diz respeito aos aspectos morfológicos da hipótese “size-grain”, que afirma que quanto menor o tamanho de uma espécie de formiga, menor será a razão entre o comprimento de sua perna e o tamanho do seu corpo. Este trabalho corroborou a hipótese “size-grain”, demonstrando uma alometria positiva para as pernas das espécies de formigas de comunidades na Restinga da Marambaia. Resultados similares podem ser vistos em outros trabalhos, como Kaspari & Weiser (1999), Espadaler & Gomez (2001), Parr *et al.* (2003), Farji-Brener (2004) e Farji-Brener *et al.* (2004). A alometria para tamanho de pernas foi observada tanto avaliando toda a mirmecofauna do estudo ou separadamente por fitofisionomia, cada qual com sua composição de espécies de formigas.

A quinta predição do trabalho está relacionada aos aspectos evolutivos e ecológicos da hipótese “size-grain”, que, aplicada às formigas, resultaria em um predomínio de espécies menores em ambientes com maior rugosidade ambiental. Desta maneira, um indivíduo com tamanho menor terá a disponibilidade de alimento e abrigo oferecido por espaços intersticiais, superando o benefício da mobilidade oferecida por pernas mais compridas (Kaspari & Weiser, 1999; 2007). Com relação a esta afirmação, este trabalho não forneceu suporte à hipótese “size-grain”; haja visto que não foi encontrada diferença significativa entre a razão CF/LC ou tamanho corpóreo entre as comunidades de formigas das três fitofisionomias. As médias para as duas medidas analisadas foram muito semelhantes entre as fitofisionomias (Figuras 13 e 14). A fisionomia arbustiva foi considerada um ambiente planar ou menos rugoso porque apresentou profundidade da serapilheira e taxa de cobertura do solo por serapilheira significativamente menor do que as outras fitofisionomias, sendo estas consideradas ambientes mais rugosos, que apresentam vegetação mais densa (Vargas *et al.*, 2007).

Apesar destas diferenças na rugosidade do ambiente, considerada pela profundidade de serapilheira, assim como diferenças na riqueza de espécies vegetais e variáveis ambientais entre as fitofisionomias, o que pode influenciar na estrutura das comunidades de formigas (Cerdá *et al.*, 1998; Retana & Cerdá, 2000; Raimundo *et al.*, 2004; Ward & Beggs, 2007), este estudo não corroborou a hipótese “size-grain” com relação a diferenças nas assembléias de formigas, diferentemente de outros trabalhos (Farji-Brener *et al.*, 2004; Schöning *et al.*, 2005; Sarty *et al.*, 2006). Estes resultados foram similares aos de Parr *et al.* (2003), que não corroboraram a hipótese “size-grain”, pois as classes de formigas menores foram mais abundantes em parcelas planares (que eram queimadas anualmente) do que em parcelas com serapilheira quase nula.

Devido à diferença na cobertura da serapilheira, o resultado esperado era que a fisionomia arbustiva, que se apresenta como um ambiente planar mostrasse uma comunidade com tamanho médio maior que as outras fitofisionomias, como prevê a hipótese “size-grain”. No entanto, contrário ao que afirma a hipótese “size-grain”, ocorreram várias espécies de formigas pequenas neste ambiente, como *Wasmania auropunctata*, as do gênero *Brachymyrmex*, *Dorymyrmex* Mayr, 1866 e *Pheidole*. As espécies do gênero *Dorymyrmex* são abundantes em áreas abertas e áridas, com temperatura mais elevada (Longino, 2005). O gênero *Pheidole*, como já comentado, é eficiente no recrutamento de companheiras e é generalista, como boa parte das espécies

coletadas. A espécie *W. auropunctata* não teve interferência da complexidade do ambiente, provavelmente devido a sua capacidade de explorar novos ambientes. Por outro lado, espécies de tamanho pequeno que dependem sobremaneira da serapilheira, como as dos gêneros *Eurhopalothrix*, *Leptogenys*, *Octostruma*, *Oxyepoecus* e *Pyramica* Roger, 1862 (Lopes *et al.*, 2010) não foram observadas nesse ambiente.

Foram realizadas outras análises comparando as fitofisionomias, uma utilizando as 17 espécies mais abundantes das 84 espécies (fauna total) e outra utilizando as 15 espécies mais abundantes de cada fitofisionomia. Estas análises foram realizadas porque, possivelmente, as espécies pouco comuns poderiam estar influenciando o tamanho médio geral das espécies de formigas por fisionomia, o que não mostraria diferença significativa entre elas. Entretanto, mesmo utilizando as espécies mais abundantes não houve mudanças nos resultados. Como a maioria das espécies mostra hábitos generalistas, é provável que este tenha sido um motivo que explicou a semelhança entre os ambientes quanto ao tamanho médio da comunidade. Ou então as diferenças observadas em relação à serapilheira e estrutura vegetacional não foram suficientes para influenciar as comunidades em relação ao tamanho corpóreo.

É possível considerar que experimentos de campo avaliando como o tamanho corpóreo das formigas influiria na sua habilidade de explorar ambientes de diferentes complexidades possam mostrar resultados mais satisfatórios para a hipótese “size-grain”. Possivelmente as formigas menores poderiam se mostrar mais hábeis para alcançar alimentos em ambientes mais heterogêneos.

Outra forma de avaliar a hipótese seria usando habitats com diferentes níveis de rugosidade a fim de testar suas predições, testando se a seleção natural poderia favorecer as formigas menores em locais com níveis maiores de rugosidade e as formigas maiores em ambientes mais planos. Características de diferentes nichos espaciais em um habitat agem como pressões seletivas para a morfologia das espécies de formigas (Farji-Brener *et al.*, 2004; Sarty *et al.*, 2006). Um ambiente homogêneo não deve ter necessariamente poucas espécies de formigas pequenas ou comunidades de tamanho médio corpóreo menor.

A hipótese “size-grain” pode explicar porque a maioria das parcelas mostrou um maior número de co-ocorrências do que o esperado ao acaso. Como formigas de tamanhos corpóreos diferentes utilizam o habitat de maneiras diferentes e podem explorar recursos diferentes, muitas espécies podem coexistir, bem como espécies de

formigas maiores e menores. Talvez, por este motivo, os resultados do trabalho não tenham corroborado a hipótese “size-grain”, pois formigas pequenas e grandes ocorreram nas três fitofisionomias, devido ao uso diferencial do habitat ou de recursos por parte delas. Formigas maiores podem andar por cima da serapilheira em busca de alimentos, enquanto formigas menores caminham pelos seus interstícios, assim, uma possível variação espacial na rugosidade ao longo da fitofisionomia arbórea e arbustivo-arbórea, pode explicar a ocorrência de espécies de diferentes tamanhos em cada uma delas. A maior densidade de serapilheira no solo das fitofisionomias mais heterogêneas não impede que as formigas maiores acessem alimento, apenas as tornam menos eficientes de alcançá-lo, sendo uma desvantagem competitiva. Formigas pequenas podem potencialmente competir com formigas de diferentes tamanhos corpóreos, enquanto formigas grandes forrageiam quando e onde as formigas menores estão inativas (Kaspari, 1993; Yanoviak & Kaspari, 2000; Farji-Brener, 2004; Farji-Brener *et al.*, 2004; Sarty *et al.*, 2006).

Chown & Parr (2004) sugerem que outros processos devem ser considerados para explicar as relações alométricas em comunidades de formigas. Por exemplo, o tipo de recurso preferido pelos táxons estudados e os custos e benefícios do transporte de alimentos pelas forrageadoras ao longo do caminho que elas têm que percorrer. Portanto, avaliar através de experimentos os custos do transporte por formigas de diferentes tamanhos ao longo de diferentes níveis de rugosidade ambiental forneceria um bom teste para uma das maiores suposições da hipótese “size-grain”.

Não se pode negar que a rugosidade ambiental pode influenciar a estrutura das comunidades de formigas. Entretanto, os resultados deste estudo não mostraram que este fator afetou a estrutura da mirmecofauna de restinga no que concerne à distribuição de tamanho corpóreo, visto que ambientes de diferentes rugosidades não diferiram quanto ao tamanho corpóreo médio de suas comunidades. No que diz respeito à hipótese “size-grain”, este trabalho confirma suas suposições com respeito a fundos morfológicos – formigas maiores têm pernas proporcionalmente maiores - mas não com relação a fundos evolutivos. Possivelmente, os resultados do trabalho reflitam a natureza dos experimentos ou das análises, sendo necessárias abordagens diferentes para avaliar as suposições da hipótese “size-grain”. Outros experimentos devem ser conduzidos para testar as predições desta hipótese.

6 CONCLUSÕES

1 - Em escala regional, as comunidades de formigas apresentaram menor número de co-ocorrências, em ambas as estações, mostrando padrões de co-ocorrência por segregação, mas isto pode ser explicado por outros fatores que não apenas a competição interespecífica. Em escala local, apenas cinco parcelas mostram comunidades com padrões de co-ocorrência por segregação. A competição interespecífica é um dos fatores estruturadores destas comunidades, mas outros fatores, tais como processos filogenéticos também podem estar envolvidos.

2 - Este trabalho confirma as suposições da hipótese “size-grain” com respeito a fundos morfológicos, demonstrando alometria positiva para as pernas das espécies de formigas. Pois a largura da cabeça explicou a variação observada na razão entre o comprimento da perna e o tamanho do corpo nas comunidades de formigas de restinga.

3 - A rugosidade do ambiente não influenciou a estrutura da mirmecofauna da Restinga da Marambaia, pois os tamanhos médios das comunidades de formigas não diferiram entre ambientes mais rugosos ou menos rugosos (planos). Possivelmente, estes resultados possam ser explicados devido ao uso diferencial de recursos ou habitat, promovendo a coexistência de diferentes espécies de diferentes tamanhos.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSEN, A.N.; BLUM, M.S.; JONES, T. H. Venom alkaloids in *Monomorium* “rothsteini” Forel repel other ants: is this the secret to success by *Monomorium* in Australian ant communities? **Oecologia**, V.88, p.157–160, 1991.

BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. Blackwell Scientific Publications, 945p., 1986.

BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. 2ed. Blackwell Scientific Publications, 945p., 1990.

BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press, 222p., 1994.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, V.71,p.1-370, 2003.

BRAGA, A.C.R. Uso do habitat da corujinha-do-mato *Megascops choliba* e da corujaburaqueira *Athene culicularia* (Strigiformes: Strigidae) em remanescentes de cerrado da região central do Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

BUCZKOWSKI, G.; BENNETT, G.W. Aggressive interactions between the introduced Argentine ant, *Linepithema humile* and the native odorous house ant, *Tapinoma sessile*. **Biological Invasions**, V.10, p.1001-1010, 2008.

CARPINTERO, S.; REYES-LÓPEZ, J. The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). **Biological Invasions**, V.10, p.25-35, 2008.

CERDÁ, X., RETANA, J.; MANZANEDA, A. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in mediterranean ant communities. **Oecologia**, V.117, p.404–412, 1998.

CHOWN, S.L.; PARR, C.L. Response – Pattern, process and the size-grain hypothesis. **Ecological Entomology**, V.29, p.381-382, 2004.

COELHO, I. R.; COUTO-SANTOS, F.R.; KRETTLI, L.G. Efeito do fogo sobre os padrões de co-ocorrência de formigas na Serra do Cipó, Brasil. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu – MG, 2007.

COLE, B. J. Assembly of mangrove ant communities: patterns of geographical distribution. **Journal of Animal Ecology**, V.52, p.339–347, 1983.

CONNOR, E. F., SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, V.60, p.1132–1140, 1979.

CROUZEILLES, R.; BARROS, C.S.; FERNANDEZ, F.A.S. *Philander frenatus* e *Metachirus nudicaudatus*: competição ou necessidades ecológicas diferentes na Floresta Atlântica? **Mastozoologia Neotropical**, V.17(1), p.135-140, 2010.

DECÄENS, T.; MARGERIE, P.; AUBERT, M.; HEDDE, M.; BUREAU, F. Assembly rules within earthworms communities in North-Western France – A regional analysis. **Applied Soil Ecology**, V.39, p.321-335, 2008.

DIAMOND, J. M. **Assembly of species communities**. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, p.342– 444, 1975.

ESPADALER, X.; GÓMEZ, C. Formicinae ants comply with the size-grain hypothesis. **Functional Ecology**, V.15, p.136–139, 2001.

FARJI-BRENER, A.G.; BARRANTES, G.; RUGGIERO, A. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. **Oikos**, V.104, p. 165-171, 2004.

FARJI-BRENER, A.G. Comment - The size-grain hypothesis in ants: conflicting evidence or confounded perspective? **Ecological Entomology**, V. 29, p.380, 2004.

FATORELLI, P.; ROCHA, C.F.D. O que molda a distribuição das guildas de girinos tropicais? Quarenta anos de busca por padrões. **Oecologia Brasiliensis**, V.12(4), 733-742, 2008.

FEELEY, K. Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. **Oecologia**, V.137, p.104-113, 2003.

FOWLER, H. G. Relative representation of *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. **Anales de Biología**, V.9, p.29-37, 1993.

GOMES, L.N.; PINHIRO JR., J.R.; PIORSKI, N.M. Aspectos ecomorfológicos da comunidades de peixes do estuário do rio Anil, Ilha de São Luís – MA. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**, V.16, p.29-36, 2003.

GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, V. 81, p.2606–2621, 2000.

GOTELLI, N.J. Null versus neutral models: what's the difference? **Ecography**, V.29, p.793-800, 2006.

GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. Assembly rules for New England ants assemblages. **Oikos**, V.99, p.591-599, 2002.

GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L. **EcoSim: Null models software for ecology. Version 7**. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. Disponível em: < <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.> Acesso em maio de 2009.

GOTELLI, N.J.; McCABE, D.J. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**, V.83, p.2091-2096, 2002.

GRAIPEL, M.E.; MILLER, P.R.M; GLOCK, L. Padrão de atividade de *Akodon montensis* e *Oryzomys russatus* na Reserva Volta Velha, Santa Catarina, sul do Brasil. **Mastozoologia Neotropical**, V.10(2), p.255-260, 2003.

HASTINGS, A. Can competition be detecting using species co-occurrence data? **Ecology**, V.68(1), p.117-123, 1987.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The ants**. Harvard University Press, 732 p., 1990.

HOLWAY, D.A. Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. **Oecologia**, V.116, p.252–258, 1998.

HOLWAY, D.A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. **Ecology**, V.80 (1), p.238-241, 1999.

HOLWAY, D.A.; LACH, L.; SUAREZ, A.V.; TSUTSUI, N.D.; CASE, T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, V.33, p.181–233, 2002.

HURLBERT, A.H.; BALLANTYNE IV, F.; POWELL, S. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature and running speed in ants. **Ecological Entomology**, V.33, p.144-154, 2008.

KASPARI, M. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. **Oecologia**, V.96, p.500-507, 1993.

KASPARI, M.; WEISER, M.D. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, V.13, p.530-538, 1999.

KASPARI, M.; WEISER, M. The size-grain hypothesis: do macroarthropods see a fractal world? **Ecological Entomology**, V.32, p.279-282, 2007.

KLOP, E.; GOETHEM, J.V. Savanna fires governs community structure of ungulates in Bénoué National Park, Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, V.24, p.39-47, 2008.

LACH, L. Interference and exploitation competition of three nectar-thieving invasive species. **Insectes Sociaux**, V.52, p.257-262, 2005.

LEVINGS, S.C.; TRANIELLO, J.F.A. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. **Psyche**, V.88, p.265–319, 1981.

LONGINO, J.T. Ants of Costa Rica, 2005. Disponível em: <http://academic.evergreen.edu/projects/ants/genera/dorymyrmex/species/jtl001/jtl001.html>. Acessado em: 09/03/2011.

LOPES, D.T.; LOPES, J.; NASCIMENTO, I.C.; DELABIE, J.H. Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em três ambientes no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná. **Iheringia**, V.100(1), p.84-90, 2010.

MENEZES, L.F.T.; ARAÚJO, D.S.D. **Formações vegetais da Restinga de Marambaia**. In: MENEZES, L.F.T.; PEIXOTO, A.L.; ARAÚJO; D.S.D. Historia natural da marambaia. Seropédica: Editora ADUR, p.67-120, 2005.

MORRISON, L.W. Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. **Oecologia**, V.107, p.243–256, 1996.

OLIVEIRA, P.S.; BRANDÃO C.R.F. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds.), **Ant-plant interactions**. Oxford University Press, Oxford, p.198-212, 1991.

OLIVEIRA, M. A.; DELLA LUCIA, T. M. C.; ARAÚJO, N. S. & CRUZ, A. P. A fauna de formigas em povoamentos de eucalipto e mata nativa no Estado do Amapá. **Acta Amazonica**, V.25(1), p.11-126, 1995.

OLIVEIRA, P.S., FREITAS A.V.L. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. **Naturwissenschaften**, V. 91, p.557-570, 2004.

PAES, E. T.; BLINDER, P.B. Modelos nulos e processos de aleatorização: algumas aplicações em ecologia de comunidades. **Oecologia Brasiliensis**, V.2, p.119-139, 1995.

PARR, Z.J.E; PARR, C.L.; CHOWN, S.L. The size-grain hypothesis: a phylogenetic and field test. **Ecological Entomology**, V.28, p.475-481, 2003.

PEARSON, D.L.; JULIANO, S.A. Evidence for the Influence of Historical Processes in Co-occurrence and Diversity of Tiger Beetle Species. In: **Species Diversity in Ecological Communities - Historical and Geographical perspectives** (Ed. Ricklefs, RE & Schuler, D). The University of Chicago Press, Chicago, p.194-202, 1993.

PERES-NETO, P.R. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. **Oecologia**, V.140, p.352-360, 2004.

PIANKA, E. R. **Evolutionary Ecology**. 5ed. HarperColins College Publishers, 486p., 1994.

PIC, M. Fatores locais estruturadores da riqueza de espécies de formigas arborícolas em cerrado. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Minas Gerais. 2001.

PORTER, S.D.; SAVIGNIANO, D.A. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. **Ecology**, V.71, p.2095–2106, 1990.

PUNTILLA, P., HAILA, Y.; TUKIA, H. Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. **Ecography**, V.19, p.16–28, 1996.

RAIMUNDO, R.L.G.; GUIMARÃES JR., P.R.; ALMEIDA-NETO, M.; PIZO, M.A. The influence of fruit morphology and habitat structure on ant-seed interactions: a study with artificial fruits. **Sociobiology**, V.44(1), p.1-10, 2004.

RETANA, J.; CERDÁ, X. Patterns of diversity and competition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. **Oecologia**, V.123, p.436-444, 2000.

RIBAS, C.R.; SCHOEREDER, J.H. Are all ant mosaics caused by competition? **Oecologia**, V.131, p.606–611, 2002.

RIBEIRO, R.; MARINHO-FILHO, J. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, V.22(4), P. 898-907, 2005.

RICKLEFS, R.E. **A Economia da Natureza**. 3ed. Guanabara/Koogan, 470p., 1993.

SANDERS, N.J.; GOTELLI, N.J.; WITTMAN, S.E.; RATCHFORD, J.S.; ELLISON, A.M.; JULES, E.S. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. **Journal of Biogeography**, V.34, p.1632-1641, 2007.

SARTY, M.; ABBOTT, K.L.; LESTER, P.J. Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. **Oecologia**, V.149, p.465-473, 2006.

SAVOLAINEN, R.; VEPSÄLÄINEN, K. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. **Oikos**, V.51, p.135–155, 1988.

SCHÖNING, C.; KINUTHIA, W.; FRANKS, N.R. Evolution of allometries in the worker caste of *Dorylus* army ants. **Oikos**, V.110, p.231-240, 2005.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, V.85, p.74–79, 1990.

TANNER, C.J.; ADLER, F.R. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. **Animal Behaviour**, V.77, p.297-305, 2009.

TAVARES, A.A.; BISPO, P.C.; ZANZINI, A.C. Efeito do turno de coleta sobre comunidades de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de *Eucalyptus cloeziana* e de cerrado. **Neotropical Entomology**, V.37(2), p.126-130, 2008.

TOWNSEND, C.R.; BEGON, M.; HARPER, J.L. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre: 2ed. Artmed, p., 2006.

TURRA, A; DENADAI, M.R. Interference and exploitation components in interspecific competition between sympatric intertidal hermit crabs. **Journal of Experimental Marine and Ecology**, V.310, p.183-193, 2004.

ULRICH, W.; GOTELLI, N.J. Null model analysis of species associations using abundance data. **Ecology**, V.91 (11), p. 3384-3397, 2010.

VARGAS, A.B.; MAYHÉ-NUNES, A.J.; QUEIROZ; J.M.; SOUZA, G.O.; RAMOS, E.F. Efeitos de fatores ambientais sobre a mirmecofauna em comunidade de Restinga no Rio de Janeiro, RJ. **Neotropical Entomology**, V.36, p.28-35, 2007.

WARD, D.; BEGGS, J. Coexistence, habitat patterns and the assembly of ant communities in the Yasawa islands, Fiji. **Acta Oecologica**, V.32, p.215-223, 2007.

YANOVIK, S.P.; KASPARI, M. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter . **Oikos**, V.89, p.256-266, 2000.

ZHANG, J.; ZHANQING, H.; SONG, B.; LI, B.; WANG, X.; YE, J. Fine-scales species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. **Forest Ecology and Management**, V.257, p.2115-21120, 2009.