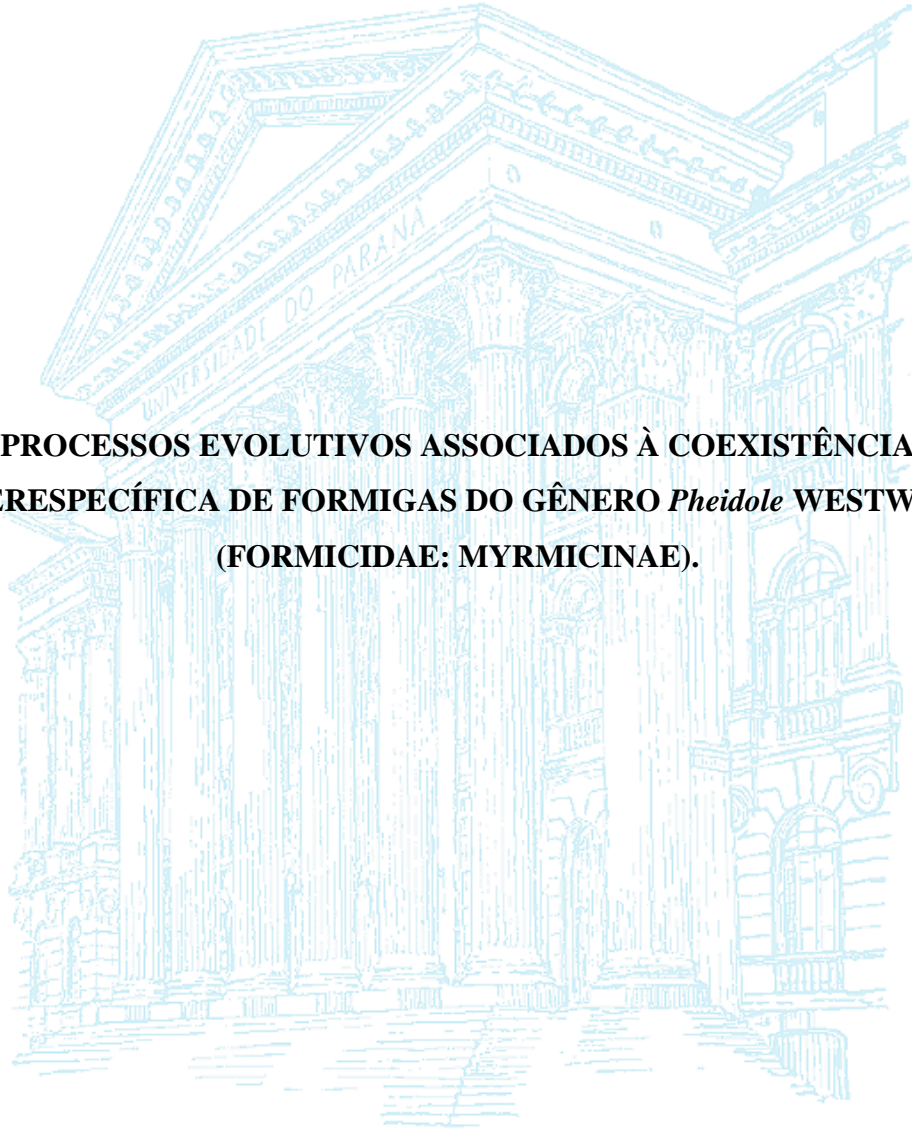


MARCEL KRUCHELSKI TSCHÁ

**PROCESSOS EVOLUTIVOS ASSOCIADOS À COEXISTÊNCIA
INTERESPECÍFICA DE FORMIGAS DO GÊNERO *Pheidole* WESTWOOD
(FORMICIDAE: MYRMICINAE).**



CURITIBA

2011

MARCEL KRUCHELSKI TSCHÁ

**PROCESSOS EVOLUTIVOS ASSOCIADOS À COEXISTÊNCIA
INTERESPECÍFICA DE FORMIGAS DO GÊNERO *Pheidole* WESTWOOD
(FORMICIDAE: MYRMICINAE).**

Dissertação apresentada à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcio R. Pie

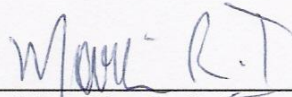
CURITIBA

2011

MARCEL KRUCHELSKI TSCHÁ

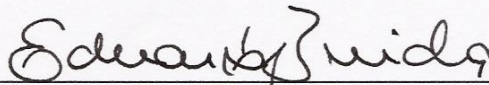
“Processos evolutivos associados à coexistência interespecífica de formigas
do gênero *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmicinae)”

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de
“Mestre em Ciências Biológicas, no Programa de Pós-graduação em
Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade
Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



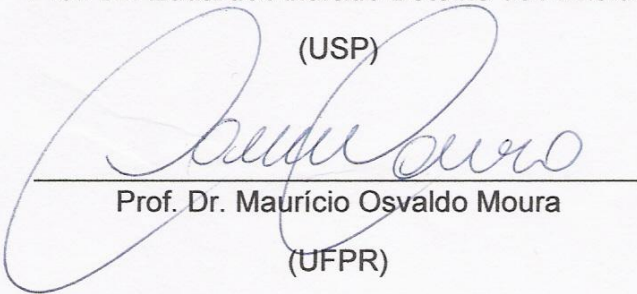
Prof. Dr. Marcio Roberto Pie (Orientador)

(UFPR)



Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida

(USP)



Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura

(UFPR)

Curitiba, 18 de julho de 2011.

Ao permanente sonho
de dignidade e justiça no mundo
aos que ainda lutam pela verdade
dedico

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Marcio R. Pie pela primorosa orientação durante o mestrado, muito se fez compreendido graças a suas explicações e muito se fez conhecido através de suas sugestões com a prática vivenciada. Agradeço a companhia no ‘XVI Congress of IUSSI in Copenhagen’ onde conheci muitos dos veneráveis entomólogos graças a seus contatos.

As equipes do Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos e do Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva, ambos da Universidade Federal do Paraná, pelo coleguismo e companhia laboratorial.

Aos colegas e professores do curso de pós-graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, pelo aprendizado durante este biênio.

Aos meus queridos pais Elza Kruchelski e Paulo Tschá pelo afetuoso carinho, educação e exemplos essenciais na construção de um caráter não dúbio. A presença marcante do irmão Mateos K. Tschá.

Aos retumbantes e seletos amigos: David, Flávio, Laercio, Luis Felipe, Luiz Fernando, Thomas e a tantos outros que não se faz necessário citá-los nominalmente, mas de parcerias sempre de grande valia.

À amável presença da minha querida Tamyres de parceria e união inigualável.

À Secretaria de Meio ambiente da Prefeitura Municipal de Curitiba, a Coordenação do Jardim Botânico Francisca Maria Garfunkel Richbieter e a Coordenação do Museu de História Natural e Bosque do Capão da Imbuia pelas liberações de estudo e coleta nas áreas de mata pertencentes aos parques.

À Universidade Federal do Paraná, ao Departamento de Zoologia e ao Programa de Pós-Graduação pela infra-estrutura e oportunidade. Ao TAXon-line e ao Vitor A. Nardino pelas fotografias dos formicídeos utilizadas nas análises morfológicas.

E ao CNPq pela concessão da bolsa, aporte financeiro essencial ao pós-graduando.

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA.....	III
AGRADECIMENTOS	IV
LISTA DE TABELAS	VI
LISTA DE FIGURAS	VIII
RESUMO	X
ABSTRACT	XI
INTRODUÇÃO.....	12
OBJETIVOS.....	16
MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
Locais de coleta	17
Coletas	17
Abundância relativa.....	18
Testes de tolerância ambiental.....	18
Caracterização morfológica e comportamental	20
<u>Morfometria</u>	20
<u>Velocidade de forrageamento</u>	21
Protocolo molecular.....	21
Análises de inferência filogenética.....	23
Correlatos de abundância relativa.....	24
RESULTADOS	26
Abundância Relativa.....	26
Tolerância ambiental	28
Caracterização morfológica e comportamental	32
<u>Morfometria</u>	32
<u>Velocidade de forrageamento</u>	34
Filogenia	35
Correlatos da abundância relativa.....	37
DISCUSSÃO	39
CONSIDERAÇÕES FINAIS	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Primers utilizados para amplificação e sequenciamento da região do DNAMt codificadora da proteína Citocromo Oxidase I (COI) região do DNAMt codificadora da proteína Citocromo b (Cytb), região do DNAr 12S, região do DNAn codificadora da proteína H3 e região do DNAn codificadora da proteína de comprimento de onda longo da Rodopsina (LR).22
- Tabela 2. Abundância relativa para as espécies de *Pheidole* no Jardim Botânico de Curitiba (JB) e no Bosque do Capão da Imbuia / Museu de História Natural (CI). Entre colchetes o número de iscas atrativas para a espécie.28
- Tabela 3. Valores de p comparativos entre as réplicas das colônias das espécies: *P. lucretii*, *P. blumenauensis* e *P. pubiventris*, com grau de liberdade igual a 2 para os valores de χ^230
- Tabela 4. Valores da razão de densidade de incidência (RDI) da regressão de Cox para as dez espécies de *Pheidole* testadas nos experimentos de dessecação em sílica gel, temperatura a 40°C e saída do estado de torpor induzido. Todos os testes com valores de p significativos ($p < 0,05$).31
- Tabela 5. Correlações entre as variáveis originais e três componentes principais de maior percentual de variância explicada na PCA a partir de uma matriz de correlação para os testes de tolerância ambiental de *Pheidole*. Valores entre parênteses representam o total de variância explicada pela análise para cada PC.32
- Tabela 6. Correlações entre as variáveis originais e três componentes principais para a Análise de PCA com maior percentual de variância explicada para as variáveis morfológicas das espécies de *Pheidole*. Para detalhes das abreviações ver descrição da Figura 1. Valores entre parênteses representam o total de variância explicada pela análise para cada PC.34
- Tabela 7. Velocidade média de forrageamento de ambas subcastas das espécies de *Pheidole*.35

Tabela 8. Valores para as análises de regressão linear simples das variáveis independentes em relação a abundância relativa de <i>Pheidole</i>	38
--	----

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Medidas morfométricas utilizadas em ambas subcastas de *Pheidole*. Detalhes ao longo do texto.....20
- Figura 2. Simplificação dos procedimentos realizados a fim de avaliar a contribuição de variáveis fisiológicas, morfológicas e comportamentais em relação a abundância relativa das espécies de *Pheidole*.....25
- Figura 3. Visão frontal das operárias maior e menor respectivamente de cada uma das dez espécies de *Pheidole*. De cima para baixo, da esquerda para direita: *P. lucretti*, *P. blumenauensis*, *P. pubiventris*, *P. nesiota*, *P. termitobia*, *P. laevifrons*, *P. risii*, *P. ambigua*, *P. heyeri* e *P. synarmata*.....27
- Figura 4. Testes de tolerância à dessecação em sílica gel, temperatura a 40°C e retorno do estado de torpor induzido a 5°C submetidos às subcastas de *Pheidole* spp.29
- Figura 5. Valores para espécies de *Pheidole* no primeiro e segundo eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) baseada na matriz de correlação dos coeficientes da RDI da regressão de Cox realizada com os testes de tolerância ambiental.....32
- Figura 6. Valores para as espécies de *Pheidole* no primeiro e segundo eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) baseada na matriz de variância-covariância das mensurações morfométricas.....33
- Figura 7. Cladograma único gerado pela análise de Máxima Verossimilhança através do modelo de evolução GTR + Γ a partir de 2341 pb de cinco genes concatenados. Em cinza o grupo externo e em preto a representação filogenética de *Pheidole*. Os escores acima dos ramos representam os valores percentuais da análise de bootstrap para Máxima Verossimilhança. Os escores abaixo dos ramos representam os valores de probabilidade posterior da análise Bayesiana.....36

Figura 8. Regressões lineares simples das variáveis fisiológicas, morfológicas e comportamentais testadas em relação a abundância relativa de *Pheidole* após ajuste pelo método de Contrastes Filogeneticamente Independentes.....37

RESUMO

Nas duas últimas décadas, as relações de dominância ecológica das espécies tidas como resultados dos efeitos comportamentais e da dominância numérica dos indivíduos passaram a ser observadas levando a crer que *trade-offs* entre as características ecológicas seriam pré-requisitos para coexistência das espécies. No entanto, uma teoria de nicho clássica, a hipótese da similaridade limitante, prediz que espécies com características semelhantes não podem coexistir localmente devido à competição por limitação de recursos, para a qual a exclusão competitiva seria determinante na segregação das espécies com características ecológicas semelhantes. A composição das comunidades de formigas por sua vez é afetada por uma infinidade de outros mecanismos que também podem estar associados a coexistência local dos formicídeos, embora sejam processos ainda hoje pouco compreendidos. Com a crescente utilização de ferramentas moleculares na última década, houve um avanço científico que tem permitido novas abordagens a cerca de diversas questões fundamentais da ecologia de comunidades pela utilização de filogenias. Devido à facilidade de coleta e observação em campo foi selecionado o gênero hiperdiverso de formigas *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmicinae), modelo ideal para estudos que visam a integração de informações filogenéticas, ecológicas, morfológicas e comportamentais para o entendimento da estrutura de assembleias de espécies em escalas ecológicas e locais. Através de experimentos avaliativos do nível de tolerância fisiológica, medições morfológicas indicativas do tamanho médio de corpo e grau de dimorfismo, além da velocidade de forrageamento como estimativa comportamental, este estudo objetiva, integrar informações filogenéticas, ecológicas, morfológicas e comportamentais com o intuito de compreender os mecanismos de coexistência de espécies simpátricas de *Pheidole*. Como variáveis interespecíficas não são independentes devido à sua história evolutiva compartilhada, os dados originais desta pesquisa foram previamente transformados em contrastes padronizados utilizando o método de Contrastes Filogeneticamente Independentes de Felsenstein. Os resultados apresentados indicam que a coexistência das formigas é delimitada por uma relação de dominância e submissividade das espécies que por sua vez é afetada por efeitos comportamentais e fisiológicos. As espécies mais tolerantes fisiologicamente e com comportamento que privilegia sua ação de forrageamento são as espécies mais abundantes e que usurpam o território e os recursos nele disponíveis, submetendo as espécies menos tolerantes e de fragilidade comportamental a uma submissividade.

ABSTRACT

In last two decades, the relations of ecological dominance of species taken as results of behavioral effects and numerical dominance of individuals started to be observed, implying that trade-offs between the ecological characteristics would be a prerequisite for species coexistence. However, the hypothesis of limiting similarity, a classical niche theory, predicts that species with similar characteristics can not coexist locally due to competition for limited resources, in which competitive exclusion would be decisive in species segregation with similar ecological characteristics. Although the processes are still poorly understood, the ant communities could be affected by many others mechanisms, may be associated with the local ant coexistence. With the increasing use of molecular tools in the last decade, there was a scientific breakthrough that has allowed new approaches into several fundamental questions about the ecology communities by the use of phylogenies. Due to facility in collection and field observations was selected the hiperdiverse ant genus *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmicinae), ideal model for studies aimed the integration of phylogenetic information with ecological, morphological and behavioral data to understanding the structure of assemblies species in ecological and local scales. Across experiments evaluative level of physiological tolerance, morphological measurements indicative of body size and dimorphism degree, as well as the speed as estimative of foraging behavior, this study aims to integrate phylogenetic, ecological, morphological and behavioral information in order to understand the mechanisms of sympatric species coexistence of *Pheidole*. How the interspecific variables are not independent due to their shared evolutionary history, the original data from this study were previously transformed into standardized contrasts using the method of Phylogenetically Independent Contrasts proposed by Felsenstein. The presented results indicate that the ants coexistence is bounded by a dominance and submissiveness relationship of the species which in turn are affected by behavioral and physiological effects. Species more physiologically tolerant and with behavior that favors its foraging action are the most abundant species and that usurp the territory and the resources available therein, making submissive the species that are physiologically less tolerant and with behavior fragility.

INTRODUÇÃO

Há quase 20 anos, vem sendo observado que as relações de dominância ecológica das espécies de formigas são tidas como resultados dos efeitos comportamentais e da dominância numérica dos indivíduos (*ex.*: Adams, 1994; Davidson, 1998). Afirmações recentes também nos levam a crer que *trade-offs* entre características ecológicas das espécies em conjunto com a heterogeneidade do hábitat podem explicar os padrões de diversidade (Kneitel & Chase, 2004). Espécies estreitamente relacionadas que ocorrem em um mesmo hábitat geralmente possuem necessidades similares e acabam compartilhando de características ecológicas semelhantes. Porém, uma teoria de nicho clássica, a hipótese da similaridade limitante (Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967), prediz que as espécies com características parecidas não podem coexistir localmente devido à competição por limitação de recursos até um limite de similaridade. E após este limite a exclusão competitiva passa a ser determinante na segregação das espécies com características ecológicas semelhantes (Winston 1995).

As comunidades de formigas por sua vez também podem ser afetadas por uma infinidade de mecanismos, como a sensibilidade à inundações (*ex.*: Mertl *et al.*, 2009), as condições edáficas da composição do solo (*ex.*: Bihn *et al.*, 2008), gradientes altitudinais (*ex.* Samson, 1997; Fisher, 1998; Longino & Colwell, 2011) e a variações em tolerância térmica e umidade (*ex.*: Kaspari, 1993; Lighton *et al.*, 1994; Cerdá & Renata, 1997; Cerdá, 2001; Angilletta *et al.*, 2007; Clémencet *et al.*, 2010; Wittman *et al.*, 2010), os quais também podem estar associados a coexistência local destes organismos, embora sejam processos ainda hoje pouco compreendidos. Até pouco tempo, os efeitos do tamanho do corpo e da complexidade do hábitat eram considerados de maneira isolada, mas recentes evidências sugerem que interações entre esses fatores também possam ter uma forte influência sobre a composição das comunidades de formigas (Farji-Brener *et al.*, 2004).

Na última década, com a utilização de ferramentas moleculares, houve um crescente avanço científico na compreensão das relações filogenéticas de Formicidae (*ex.*: Brady, 2003; Ward & Brady, 2003; Astruc *et al.*, 2004; Saux *et al.*, 2004; Brady *et al.*, 2006; Moreau *et al.*, 2006; Ouellete *et al.*, 2006; Ward, 2007; Moreau, 2008; Ward *et al.*, 2010). As filogenias vêm desvendando o histórico evolutivo dos formicídeos e possibilitando ainda pesquisas integrativas com enfoques ecológicos, morfológicos e comportamentais. Com este substancial crescimento da disponibilidade destas informações filogenéticas e a compilação com conjuntos de dados de informações ecológicas e de história de vida destes organismos há

a possibilidade de que novas abordagens sejam postas em prática. Diversas questões a cerca da disciplina de ecologia de comunidades podem agora ser propostas, por exemplo: (1) Espécies dominantes tendem a ser proximamente relacionadas de outras espécies dominantes? (2) Espécies proximamente relacionadas, por possuírem nichos semelhantes, tendem a não coexistir localmente? (3) Se há coexistência entre espécies próximas, que dimensões de seus nichos evoluem mais rapidamente para permitir esta coexistência? (4) Qual a dinâmica evolutiva das características que permitem e promovem a coexistência local de espécies?

Em termos ecológicos gerais, dominância ocorre quando uma única espécie apresenta-se em grande proporção numérica ou de biomassa na comunidade. Em ecologia de formigas, este termo simples tem várias interpretações, definidas de três maneiras por Parr & Gibb (2010): dominância comportamental, ecológica, ou numérica. Dominância comportamental ocorre quando espécies de comportamento agressivo que fazem com que outras espécies recuem ou evitem contato com as formigas consideradas dominantes, ou ainda que estas impeçam as espécies subordinadas de contato com os recursos alimentares. Dominância ecológica, primeiramente definida por Davidson (1998), é considerada como a relação de sucesso de forrageamento atrelada a abundância geral das formigas no ambiente. Já, a dominância numérica, conceito considerado neste estudo, refere-se a dominância devido ao maior número de indivíduos, de biomassa, e/ou frequência de ocorrência com referência em iscas.

As formigas, tiveram a sua origem entre 132 a 175,6 milhões de anos atrás (Moreau *et al.*, 2006), evoluindo e tornando-se o grupo taxonômico com maior número de espécies conhecidas e de diversidade ecológica dentre os insetos eusociais (Grimaldi & Engel, 2005; Hölldobler & Wilson, 1990). Atualmente, Formicidae compreende mais de 12.000 espécies descritas (Bolton *et al.*, 2007), distribuídas em 290 gêneros e 21 subfamílias, sem evidências claras de monofilia para a maioria destas (Rabeling *et al.*, 2008; Ward, 2007). Devido à elevada taxa de descrições de novas espécies (Ward, 2007) e do grande número de espécies não descritas em coleções, o número total de formigas é estimado em cerca de 30.000 espécies (Fisher, 2010). Elas se fazem presentes em quase todos os principais habitats terrestres (Brown, 2000) com uma distribuição desde o círculo polar ártico até as partes mais remotas do Hemisfério Sul com exclusão do continente antártico, sendo dominantes na maioria dos ecossistemas terrestres (Hölldobler & Wilson, 1990).

A diversidade de espécies de formigas é desigualmente distribuída entre seus clados, com 85% de todas as espécies conhecidas concentradas em apenas quatro das subfamílias (Bolton *et al.*, 2007), não havendo correlação entre idade do clado e número de espécies

pertencentes ao mesmo (Pie & Tschá, 2009). São quase três vezes mais diversas do que todos os outros grupos de insetos eusociais (Grimaldi & Agosti, 2000) e embora Formicidae represente menos de 2% da fauna de insetos do mundo, elas representam pelo menos, um terço de sua biomassa, com uma população mundial estimada em aproximadamente 10^{15} indivíduos (Wilson, 1990). Estimativas indicam que três quartos da biomassa animal na floresta amazônica seja composta por formigas e cupins (Beck, 1971; Fittkau & Klinge, 1973).

Pela facilidade de coleta e observações em campo, *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmicinae) é um modelo ideal para estudos como este, que visam a integração de informações filogenéticas e o entendimento da estrutura de assembleias de espécies em escalas ecológicas e locais. Insuperável em número de espécies, o gênero selecionado para este estudo compreende, atualmente, mais de 9,5% de toda a mirmecofauna do planeta conhecida, com mais de 1100 espécies descritas (Bolton *et al.*, 2007). *Pheidole* é considerado um grupo hiperdiverso, com mais de 600 espécies somente no Novo Mundo e com recentes descrições de espécies (Longino, 2009). São elementos dominantes da fauna de solo em diversos tipos de ecossistemas, chegando a mais de 30 espécies em poucos quilômetros quadrados de floresta amazônica (Wilson, 2003), dominantes até mesmo no dossel de matas tropicais (Kaspari & Yanoviak, 2001).

Embora exista uma considerável variabilidade morfológica, aparentemente há limitações fortes na extensão da diversificação fenotípica deste grupo (Pie & Traniello, 2007). Assim como 15% dos gêneros de formigas possuem divisão de trabalho por subcastas operárias fenotipicamente distinguíveis (Hölldobler & Wilson, 2008), quase todas as espécies conhecidas de *Pheidole* são compostas por uma operária menor que realiza atividades de forrageamento e dentro do ninho e outra subcasta especializada de operárias maiores com capsulas cefálicas avantajadas responsáveis pela defesa da colônia (Wilson, 2003). Há também, seis espécies de *Pheidole* que apresentam trimorfismo, com a presença de uma forma intermediária às operárias menores e maiores.

Muitas vezes comparações entre as espécies ocorrem a fim de testar padrões evolutivos, embora a história filogenética compartilhada de um grupo não permita que tais comparações sejam analisadas estatisticamente de maneira independente. No entanto, a utilização do método de Contrastes Filogeneticamente Independentes, proposto por Felsenstein (1985a) incorpora conhecimento sobre a filogenia do grupo e permite correlações como as deste estudo, que compara distintas variáveis na composição de espécies simpátricas de *Pheidole*.

Sabendo que um dos principais objetivos da ecologia é identificar os processos que controlam os padrões de estruturação das comunidades este estudo visa a compreensão de como efeitos morfológicos, comportamentais e fisiológicos agem sobre os formicídeos e influenciam na relação de dominância ou submissividade das espécies. Deste modo representa um progresso científico considerável para o estudo biológico das formigas, elucidando relevantes questões a cerca dos fatores que permitem a coexistência de espécies simpátricas.

OBJETIVOS

Este estudo tem por finalidade integrar informações filogenéticas, ecológicas, morfológicas e comportamentais com o intuito de compreender os mecanismos de coexistência de espécies simpátricas de *Pheidole*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Locais de coleta

Coletas foram realizadas em área de remanescente florestal pertencente ao Jardim Botânico Francisca Maria Garfunkel Rischbieter (25° 26' 33"S e 49° 14' 13"W, 930 m a.n.m.) situado na região leste do Município de Curitiba, Paraná. Esse bosque de 66.000 m² é um remanescente de floresta primária do Primeiro Planalto Paranaense caracterizado pela Floresta Ombrófila Mista (IBGE, 1992), também conhecida como Floresta com Araucária (Hueck, 1972). O solo é coberto por serrapilheira com sombreamento constante durante todo o dia e clima do tipo *Cfb* - temperado úmido - segundo classificação Köppen (Maack, 1981). Visando um comparativo qualitativo dos valores de abundância relativa das espécies de *Pheidole* também foi realizada uma coleta idêntica na mata pertencente ao Bosque do Capão da Imbuia / Museu de História Natural (25° 26' 10"S e 49° 13' 10"W, 930 m a.n.m.), também a leste da capital paranaense e com as mesmas características do fragmento florestal citado anteriormente.

Coletas

As formigas foram coletadas através de iscas de sardinha em óleo de soja comestível, de modo que aproximadamente 3 g de tecido e óleo eram despejados sobre o solo em cada ponto de coleta. Apesar de um padrão de espera de 30 min ser proposto por Andersen (1992) para a atividade das formigas sobre a isca, Kaspari & Yanoviak (2001) não encontraram diferenças na composição das espécies entre 30 e 60 min. Dessa forma, as coletas no presente estudo ocorreram com uma hora de espera após instalação das iscas. As coletas foram realizadas entre as 8h00 e 11h30 e das 14h00 às 16h30, semelhante ao realizado por Mertl *et al.* (2010), não tendo encontrado diferença significativa na composição das espécies de *Pheidole* coletadas durante os períodos matutino, vespertino e noturno, embora as formigas desse gênero tenham sido mais ativas durante o dia.

Indivíduos foram capturados sobre as iscas com auxílio de aspiradores entomológicos e pinças. As formigas para os testes de tolerância ambiental foram coletadas apenas no fragmento florestal pertencente ao Jardim Botânico de Curitiba. Os indivíduos de colônias distintas foram acondicionados separadamente em tubos plásticos do tipo Falcon[®] com algodão umedecido e transportados o mais rápido possível para o laboratório no Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, localizado a menos de 10 min

do ponto de coleta, onde se deu início aos testes que são descritos a seguir. Dessa forma procurou-se causar o menor estresse possível aos insetos, gerado pelas atividades de amostragem e transporte. Representantes de cada espécie utilizada nos procedimentos moleculares, de identificação e medições morfométricas foram mantidas em álcool 95% e posterior refrigeração.

Entradas dos ninhos das dez espécies foram rastreadas e encontradas seguindo-se as operárias em atividade de forrageamento. O mapeamento destes ninhos possibilitou a recaptura posterior de operárias menores e maiores das espécies estudadas.

Abundância relativa

Visando a obtenção dos dados de abundância para as espécies de *Pheidole*, foram instaladas 110, de forma a abranger a área em estudo como um todo. As iscas foram distanciadas uma das outras por no mínimo 10 metros. Segundo Kaspari (1996), está é uma distância suficiente para assegurar que ninhos de *Pheidole* não sejam multiplamente amostrados.

A abundância relativa para cada espécie é obtida a partir do percentual de iscas que atraíram a espécie de *Pheidole* em questão dividido pelo total de iscas amostradas para o gênero.

Para comparar qualitativamente e demonstrar que os valores de abundância relativa obtidos para cada espécie independem da área de coleta e que essa dominância local é característica exercida por cada espécie, ou seja, a dominância de determinadas espécies repete-se independentemente do local, também foi levantada da mesma maneira a abundância relativa em área pertencente ao Bosque do Capão da Imbuia / Museu de História Natural.

Testes de tolerância ambiental

Foram realizados três experimentos para avaliar o nível de tolerância ambiental de cada subcasta para cada espécie de *Pheidole* com respeito a extremos de temperatura e dessecação. Os valores testados em cada variável ambiental foram previamente estabelecidos através de experimentos-piloto que maximizaram a expressão das diferenças entre os resultados para as espécies. Cada conjunto de testes foi realizado em um espaço de sete dias para minimizar variações climáticas ao longo dos experimentos. As formigas coletadas tiveram um período de aclimação de 30 min no laboratório antes do início de cada experimento, quando foram transferidas para tubos plásticos de 1.5 mL hermeticamente fechados. Cada experimento testou aproximadamente 50 operárias menores e 30 operárias

maiores de cada espécie. Exceto nas três espécies mais abundantes, para as quais cerca de 100 operárias maiores e mais de 120 operárias menores foram testadas de três colônias distintas para avaliar a variação entre as colônias de cada espécie nos parâmetros avaliados. A temperatura ambiente do laboratório foi mantida em constantes 25°C para evitar que fatores externos pudessem influenciar o experimento.

A tolerância fisiológica à dessecação foi avaliada acondicionando individualmente as operárias com 0,08 g de sílica gel. Este material sintético é amplamente utilizado para retenção da umidade, sendo desumidificante e desidratante pelo processo de adsorção (De Boer & Zwicker, 1929; Brunauer, *et al.* 1938). O tempo necessário para a mortalidade de cada indivíduo frente à dessecação foi obtido inspecionando-se cada tubo em intervalos de 20 min até um máximo de 12 h. A tolerância a alta temperatura foi avaliada expondo operárias a uma temperatura constante de 40°C em aparelhos Eppendorf Thermomixer[®], aquecidos e mantidos a 40°C antes do início do experimento. O tempo necessário para a mortalidade de cada indivíduo foi obtido inspecionando-se cada tubo em intervalos de 10 min até um máximo de 90 min. A tolerância a baixa temperatura foi avaliada mantendo as operárias por 25 min a 5°C e medindo-se o tempo necessário para que estas retornassem do estado de torpor induzido, em intervalos de observação de 30 s. Ao fim de 16 min, todas as operárias testadas se recuperaram do torpor induzido, indicando que as condições testadas não seriam capazes de causar sua mortalidade. Tubos separados contendo somente operárias menores e maiores foram utilizados como controle e não apresentaram mortalidade alguma durante os experimentos.

Os resultados de cada teste de tolerância ambiental foram visualizados por ajustes de quadrados mínimos a curvas de funções exponenciais e analisados através de modelos de regressão proporcional de Cox (1972), geralmente utilizada para analisar o tempo até determinada ocorrência, no caso, a mortalidade ou o retorno do estado de torpor das formigas submetidas aos experimentos.

Testes preliminares de χ^2 não indicaram diferenças significativas entre as colônias da mesma espécie e, portanto, permitem que os dados de diferentes colônias sejam combinados para fornecer estimativas de parâmetros únicos para cada espécie utilizando os coeficientes da Razão de Densidade de Incidência (RDI) para cada espécie em cada experimento. Estes coeficientes são eficientes em indicar a susceptibilidade de cada espécie às condições testadas.

Como os valores de tolerância ambiental são altamente correlacionados entre si, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (do inglês '*Principal Component Analysis*', PCA) baseada na matriz de correlação para reduzir a dimensionalidade dos dados sendo que

os escores no primeiro eixo foram utilizados como indicativos do nível de tolerância relativa entre as espécies estudadas.

Caracterização morfológica e comportamental

Morfometria

Mensurações foram obtidas para operárias menores e operárias maiores de cada espécie de *Pheidole* (simplificadas na Fig.1). São elas: distância mínima entre os pontos basais dos lobos frontais (EF), distância mínima entre os olhos (EO), comprimento máximo do mesossoma do ponto mais anterior do pronoto ao ponto mais posterior do propódio (CM), comprimento máximo da cabeça (CC), largura máxima do mesossoma (LM), largura máxima da cabeça (LC), comprimento do fêmur anterior direito (CF), comprimento da tíbia anterior direita (CT) e largura do fêmur anterior direito (LF). Estas medidas foram obtidas através do programa tpsDig v.2.05 (Rohlf, 2005), com a utilização das fotografias de cada subcasta montada em alfinetes entomológicos. Seis indivíduos por espécie foram medidos, três para cada subcasta de operárias.

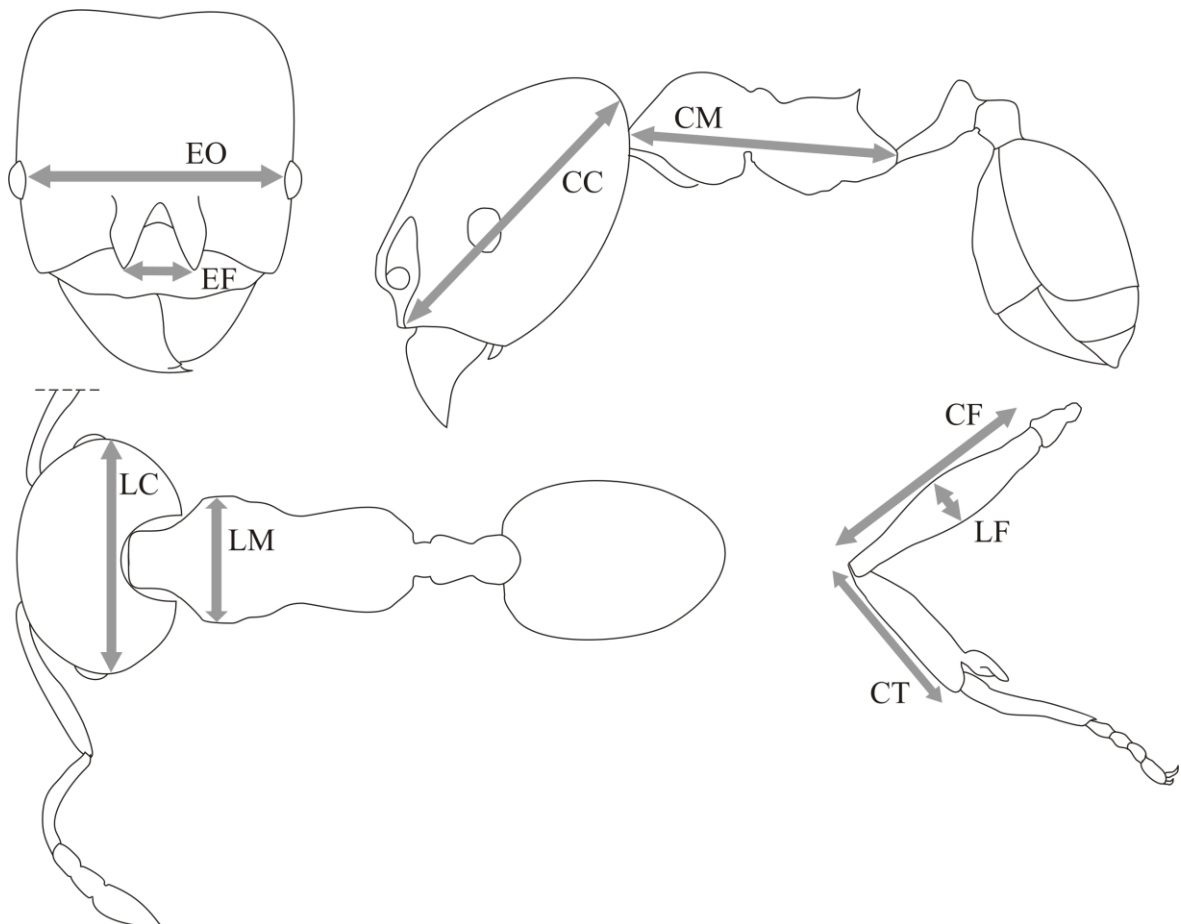


Figura 1. Medidas morfométricas utilizadas em ambas as subcastas de *Pheidole*. Detalhes ao longo do texto.

As médias de cada subcasta por espécie foram compiladas e investigadas através de uma PCA baseada em uma matriz de variância-covariância, em que os escores no primeiro eixo principal foram posteriormente utilizados como uma medida generalizada de tamanho corporal de cada espécie. Da mesma maneira as médias de cada subcasta por espécie foram investigadas separadamente através de outra PCA também baseada em uma matriz de variância-covariância, sendo os escores do eixo principal das operárias maiores dividido pelos escores do eixo principal das operárias menores, dessa maneira sendo utilizada como o grau de dimorfismo para cada espécie.

Velocidade de forrageamento

A velocidade em que operárias menores e maiores caminham durante atividades de forrageamento foi estimada utilizando uma placa lisa de acrílico posicionada precisamente entre a isca e a entrada do ninho já conhecida da espécie, de forma que a placa de 25 cm x 25 cm x 0,2 cm ficasse a pelo menos 10 cm da entrada do ninho e 10 cm da isca, evitando que comportamentos distintos ao de forrageamento interferissem nos dados. Apenas para a espécie *P. synarmata* a distância da entrada do ninho até a placa e desta até a isca foi a metade, dada a dificuldade ocasionada pela menor distância de forramento observada para esta espécie. Nos 10 cm centrais da placa de acrílico em que as formigas percorriam em sentido à isca, o tempo que 15 operárias menores e 10 operárias maiores levavam para percorrê-lo foi cronometrado. Todas estas estimativas foram realizadas em um período de dez dias, tendo sido obtidas temperatura e umidade relativa antes e depois de cada experimento. As médias dos tempos cronometrados foram utilizadas para determinar a contribuição relativa destas variáveis comportamentais junto das variáveis fisiológicas e morfológicas, além de terem sido correlacionadas ao tamanho das pernas das operárias de cada espécie.

Protocolo molecular

O DNA genômico de espécimens conservados em álcool 95% foi extraído seguindo protocolo do kit DNeasyTM Blood & Tissue da QiagenTM. Fragmentos de três genes mitocondriais (Citocromo oxidase subunidade I, Citocromo b, 12S rDNA) e dois genes nucleares (Histona H3 e Rodopsina de comprimento de onda longo) foram amplificados por Reações em Cadeia da Polimerase (PCRs) através dos mesmos *primers* (oligonucleotídeos iniciadores) já utilizados por Moreau (2008) e detalhados na Tabela 1.

Tabela 1. *Primers* utilizados para amplificação e sequenciamento da região do DNAm codificadora da proteína Citocromo Oxidase I (COI) região do DNAm codificadora da proteína Citocromo b (Cytb), região do DNAr 12S, região do DNAn codificadora da proteína H3 e região do DNAn codificadora da proteína de comprimento de onda longo da Rodopsina (LR).

Gene	Primer	Sequencia	Citação
COI	LCO1490	5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3'	Folmer <i>et al.</i> (1994)
COI	HCO2198	5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'	Folmer <i>et al.</i> (1994)
Cytb	CB1	5'-TATGTACTACCATGAGGACAAATATC-3'	Chiotis <i>et al.</i> (2000)
Cytb	CB2	5'-ATTACACCTCCTAATTTATTAGGAAT-3'	Chiotis <i>et al.</i> (2000)
12S	12Sai	5'-AAACTAGGATTAGATACCCTATTA-3'	Simon <i>et al.</i> (1994)
12S	12Sbi-f	5'-GAAAATGACGGGCAATTTGT-3'	Simon <i>et al.</i> (1994)
H3	H3F	5'-ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC-3'	Colgan <i>et al.</i> (1998)
H3	H3R	5'-ATATCCTTRGGCATRATRGTGAC-3'	Colgan <i>et al.</i> (1998)
LR	LR143F	5'-GACAAAGTKCCACCRGARATGCT-3'	Ward & Downie (2005)
LR	LR639ER	5'-YTTACCGRTTCCATCCRAACA-3'	Ward & Downie (2005)

As reações ocorreram em volume total de 25 μ L contendo uma mistura de: 1,5 μ L de $MgCl_2$ 50 mM; 0,4 μ L de dNTPs 25 mM; 2,5 μ L de buffer 10X; 0,3 μ L da enzima *Taq polymerase* 5U; 1 μ M de cada 'primer' a 50 mM; 2 ng/ μ L de DNA da devida amostra do extraído de cada espécie de *Pheidole* a ser analisada e volume de água ultra destilada até se alcançar o volume total da reação anteriormente descrito.

Todas reações de amplificação do DNA foram inicialmente desnaturadas a 94°C durante 3 min, seguido de 35 ciclos de desnaturação a 94°C por 45 s, anelamento com temperatura variando de 46 a 50°C por 1 min para os fragmentos mitocondriais e 48 a 56°C por 45 s para os nucleares e uma extensão a 72°C variando de 30 s a 1 min, por fim um último ciclo de extensão final a 72°C durante 5 min. Também foram amplificados controles negativos, para conferência de não contaminação das reações feitas em laboratório com material genético que não fosse o presente somente nas amostras. Após a amplificação, os produtos das reações da PCR foram submetidos à eletroforese em gel de agarose (1,5%) e em seguida corados por 20 min em brometo de etídio e visualizado sob luz ultravioleta. As amostras que foram visivelmente amplificadas através do aparecimento de bandas nos géis de agarose, tiveram seu restante do produto da PCR purificados com o auxílio do kit Microcon MontageTM PCR (MilliporeTM), seguindo protocolo orientado pelo fabricante e submetido a reações de sequenciamento sendo os mesmos *primers* utilizados nas PCRs, porém de concentrações inferiores. Em seguida foi realizada purificação das reações de sequenciamento com SephadexTM G-50 (GE Healthcare BioSystems[®] AB) e este purificado, através da diluição em 10 μ L de formamida, submetido a um sequenciador ABI3130 (Applied Biosystems). As sequências visualizadas a partir do sequenciador foram editadas nos

programas Pregap4 versão 1.5, pertencentes ao Staden Package (Staden, 1996), e Bioedit Sequence Alignment Editor versão 7.0.5.2 (Hall, 1999).

Todas estas sequências nucleotídicas foram alinhadas, somando-se a um grupo externo selecionado de Moreau (2008), através do programa MUSCLE (Multiple Sequence Comparasion by Log-Expectation) versão 3.8.31, o qual tem sido mostrado como um método rápido e de acurácia superior ao de outros algoritmos (Edgar, 2004).

Análises de inferência filogenética

Para inferir a relação filogenética das dez espécies de *Pheidole*, foram utilizados os métodos de Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB), sendo os fragmentos mitocondriais e nucleares de DNA concatenados e submetidos às análises utilizando PhyML v.3.0 (Guindon & Gascuel, 2003; Guindon *et al.*, 2005) e MrBayes v.3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), respectivamente, para cada método de inferência filogenética. O melhor modelo evolutivo a ser utilizado foi testado através do programa jModeltest v.0.1.1 (Posada, 2008) pelo Critério de informação corrigido de Akaike (AICc – Akaike Information Criterion), que além de calcular o ajuste entre o modelo e os dados também penaliza modelos de evolução com parâmetros demasiados. Esta busca pelo melhor modelo se deu com os cinco fragmentos nucleotídicos concatenados.

Para assegurar a monofilia de *Pheidole* foram utilizadas como grupo externo sequências de outras cinco espécies de quatro gêneros distintos, são elas: *Cephalotes sp*, *Cephalotes unimacula*, *Myrmica incompleta*, *Procryptocerus batesi* e *Tranopelta subterranea*. Estas sequências foram retiradas de Moreau (2008), representando formigas da mesma subfamília, Myrmicinae, a qual pertence *Pheilole*.

A busca da melhor árvore através do método de MV foi implementada através do PhyML v.3.0 (Guindon & Gascuel, 2003; Guindon *et al.*, 2005) disponível em <http://atgc.lirmm.fr/phyml>. Os parâmetros do modelo foram estimados durante a execução da análise e a melhor árvore foi gerada a partir dos algoritmos NNI + SPR (Nearest Neighbor Interchange and Subtree Pruning and Regrafting). Como suporte de ramos foi realizada uma análise de bootstrap (Felsenstein, 1985b; Hillis & Bull, 1993) com 300 repetições, a fim de testar a robustez dos clados da árvore de Máxima Verossimilhança.

A análise de IB foi realizada com o programa MrBayes v.3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), utilizando os valores padrões para quatro cadeias de Markov, com os parâmetros do modelo a serem estimados durante a análise. Através do método de Monte Carlo via cadeias de Markov (MCMC), foram realizadas 10.000.000 de gerações com

amostragens a cada 1.000 gerações, com um *burnin*, ou ‘queima’, dos 100.000 ciclos iniciais. A convergência das cadeias testadas nas análises de probabilidade posterior foi confirmada através do programa Tracer v.1.5 (Rambaut & Drummond, 2009).

Correlatos de abundância relativa

Análises de regressão linear simples e de regressão linear múltipla foram realizadas através do programa computacional R, versão 2.10.1 (R Development Core Team, 2009). Estas análises foram utilizadas a fim de determinar a contribuição relativa de variáveis fisiológicas (tolerância ambiental), morfológicas (tamanho de corpo e grau de dimorfismo) e comportamentais (velocidade de forrageamento), em que a variável dependente sendo testada foi a abundância relativa das diferentes espécies. Como variáveis interespecíficas não são independentes entre si, devido à sua história evolutiva compartilhada, os dados originais foram previamente transformados em contrastes padronizados utilizando o método de Contrastos Filogeneticamente Independentes de Felsenstein (1985a). Este método, através de uma filogenia conhecida para um grupo, gera valores para cada par de ramos ancestrais dos táxons terminais, sendo estes pares de contrastes os valores utilizados nas correlações comparativas entre os distintos efeitos morfométricos, comportamentais e de tolerância fisiológica testados em laboratório na composição das espécies coexistentes de *Pheidole*.

Um diagrama simplificando os procedimentos realizados nesta pesquisa a fim de avaliar a contribuição destas variáveis supracitadas em relação a abundância relativa de *Plehidole* spp. é ilustrado na Figura 2.

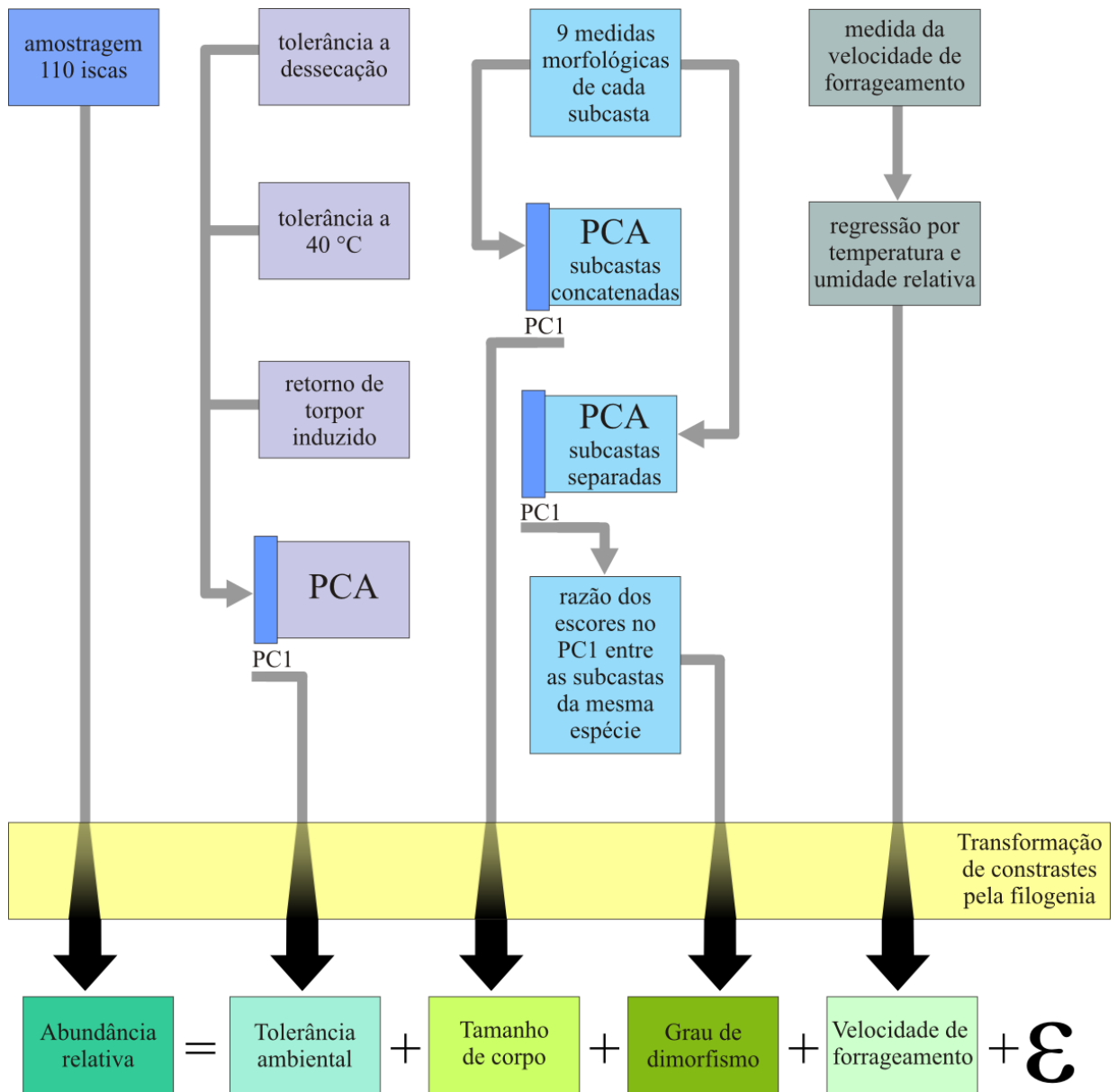


Figura 2. Representação esquemática dos procedimentos realizados a fim de avaliar a contribuição de variáveis fisiológicas, morfológicas e comportamentais em relação a abundância relativa das espécies de *Pheidole*.

RESULTADOS

Abundância Relativa

Do total de 110 armadilhas implantadas na Mata do Jardim Botânico de Curitiba 66,4% atraíram formigas do gênero *Pheidole*, enquanto o restante foi atrativo para outros gêneros de Formicidae coexistentes no local. Desse total atrativo pra o táxon de interesse obteve-se o valor de abundância relativa para as dez espécies de *Pheidole* indicadas na Tabela 2, na qual nota-se que três espécies, *P. lucretii*, *P. blumenauensis* e *P. pubiventris*, possuem respectivamente os maiores valores, sendo estas as espécies, então, consideradas como dominantes na área de estudo. Em seguida outras seis espécies possuem valores intermediários, são elas: *P. nesiota*, *P. termitobia*, *P. laevifrons*, *P. risii*, *P. ambigua* e *P. heyeri*. Por fim uma décima espécie, *P. synarmata*, possui o menor valor de abundância relativa para o grupo, sendo esta última considerada a espécie menos dominante, ou rara, no local. Imagens em visão frontal das subcastas operárias das dez espécies podem ser vistas na Figura 3.

Para o fragmento florestal do Bosque do Capão da Imbuia, 73,7% das iscas foram atrativas para o gênero em questão. *Pheidole blumenauensis* e *P. pubiventris* apresentaram os maiores valores de abundância relativa, seguidas de outras oito espécies com valores menores, dentre as quais *P. synarmata* e outras duas espécies não existentes na mata do Jardim Botânico também apresentaram os valores mais baixos (Tabela 2).

Todos os dados deste estudo seguem uma mesma ordem de apresentação das espécies, da mais dominante até a mais rara, a partir dos resultados obtidos no Jardim Botânico de Curitiba, propiciando maior facilidade de entendimento.



Figura 3. Visão frontal das operárias maior e menor respectivamente de cada uma das dez espécies de *Pheidole*. De cima para baixo, da esquerda para direita: *P. lucretii*, *P. blumenauensis*, *P. pubiventris*, *P. nesiota*, *P. termitobia*, *P. laevifrons*, *P. risii*, *P. ambigua*, *P. heyeri* e *P. synarmata*.

Tabela 2. Abundância relativa para as espécies de *Pheidole* no Jardim Botânico de Curitiba (JB) e no Bosque do Capão da Imbuia / Museu de História Natural (CI). Entre colchetes o número de iscas atrativas para a espécie.

Espécie	Abundância relativa JB (%)	Abundância relativa CI (%)
<i>P. lucretii</i>	27,397 [20]	-
<i>P. blumenauensis</i>	21,918 [16]	20,988 [17]
<i>P. pubiventris</i>	13,699 [10]	17,284 [14]
<i>P. nesiota</i>	9,599 [7]	13,580 [11]
<i>P. termitobia</i>	6,849 [5]	12,346 [10]
<i>P. laevifrons</i>	5,479 [4]	6,173 [5]
<i>P. risii</i>	5,479 [4]	11,111 [9]
<i>P. ambigua</i>	4,110 [3]	8,642 [7]
<i>P. heyeri</i>	4,110 [3]	-
<i>P. synarmata</i>	1,370 [1]	3,704 [3]
<i>P. zoster</i>	-	3,704 [3]
<i>P. sp1</i>	-	2,469 [2]

Comparando qualitativamente os dados de abundância relativa destas espécies no Jardim Botânico com os dados de abundância relativa no Bosque do Capão da Imbuia de mesmas características da anterior é possível observar a mesma relação de dominância de *P. pubiventris* e *P. blumenauensis*, assim como a submissividade de *P. synarmata* para ambas as localidades e as demais espécies com valores intermediários a estas, indicando que a abundância relativa independe da área de estudo e são características próprias de dominância das espécies em sua coexistência. Na mata do Capão da Imbuia não foram encontradas *P. lucretii* (dominante no Jardim Botânico), nem *P. heyeri* (de abundância relativa menor). Outras duas espécies raras presentes no Capão da Imbuia não foram encontradas no Jardim Botânico, são elas: *P. zoster* e *P. sp.1*. Apesar destas diferenças, a correlação entre as abundâncias das diferentes espécies, excluindo aquelas que só ocorreram em uma das áreas, é muito alta ($r = 0,94$; $p = 0,00058$).

Tolerância ambiental

Os resultados da experimentação que submeteu as dez espécies de *Pheidole*, encontradas no jardim Botânico de Curitiba para avaliar sua tolerância ambiental, tanto para operárias menores quanto para operárias maiores, estão apresentados na Figura 4. Nela estão indicados os valores das taxas de sobrevivência obtidos nos testes de dessecação em sílica gel e a temperatura de 40°C, além das taxas de retorno do estado de latência no teste de torpor induzido a 5°C.

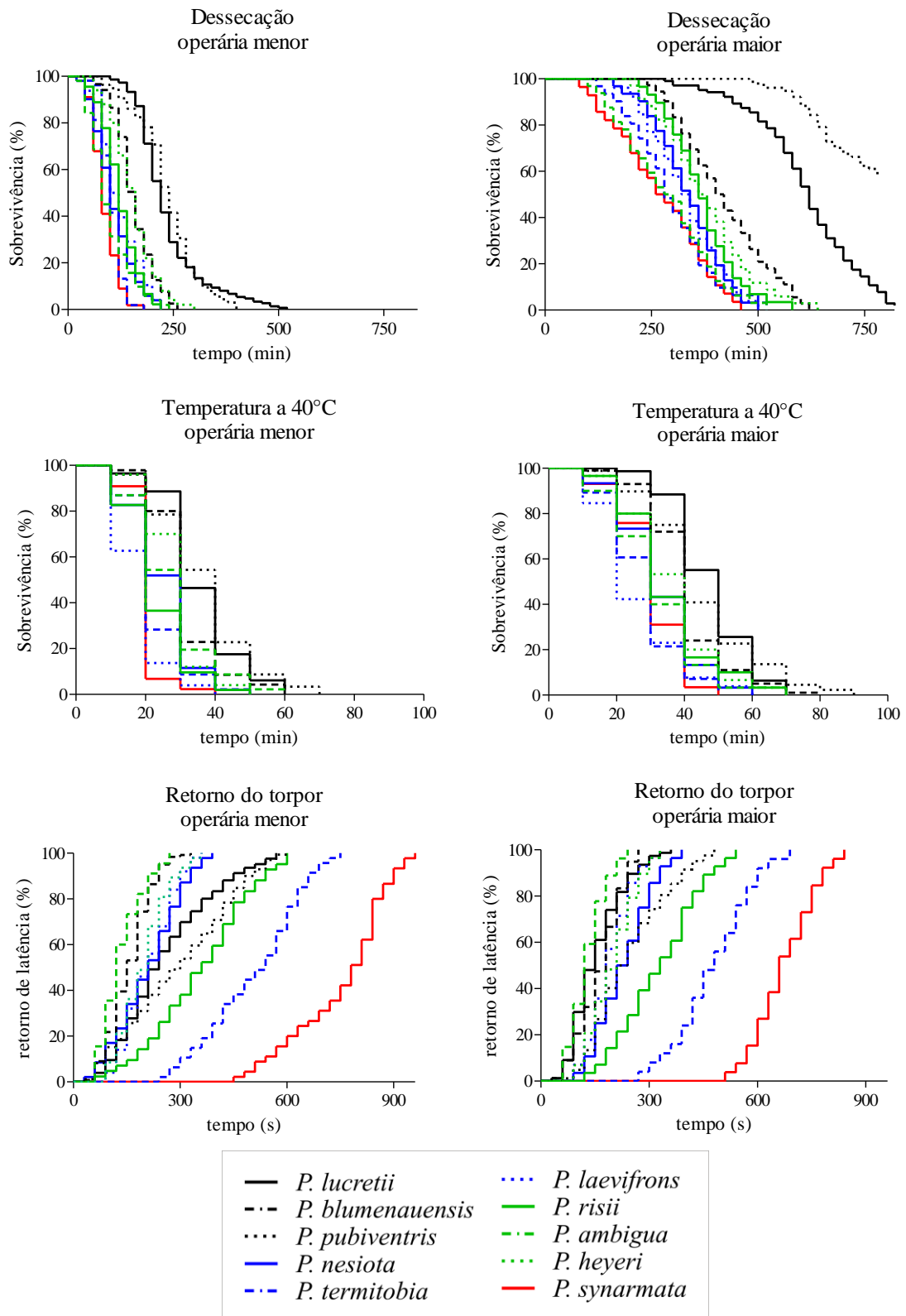


Figura 4. Testes de tolerância à dessecação em sílica gel, temperatura a 40°C e retorno do estado de torpor induzido a 5°C submetidos às subcastas de *Pheidole* spp.

Valores de probabilidade p para os testes de χ^2 não indicaram diferença significativa entre três colônias das três espécies mais abundantes, *P. lucertii*, *P. blumenauensis* e *P. pubiventris*, irrespectivamente da casta e do teste realizado (Tabela 3). Esse resultado permite que os dados da mesma espécie, porém de distintas colônias, possam ser combinados de modo a representar unicamente a espécie em questão e indiquem uniformidade nas respostas.

Tabela 3. Valores de p comparativos entre as réplicas das colônias das espécies: *P. lucertii*, *P. blumenauensis* e *P. pubiventris*, com grau de liberdade igual a 2 para os valores de χ^2 .

Espécie	Sub-casta	Dessecação em sílica gel		Temperatura a 40 °C		Saída do estado de torpor	
		χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
<i>P. lucertii</i>	Menor	0,9	0,635	0,3	0,873	1,2	0,548
<i>P. lucertii</i>	Maior	3,6	0,165	0,0	1,000	1,9	0,393
<i>P. pubiventris</i>	Menor	0,0	0,983	0,2	0,908	1,0	0,621
<i>P. pubiventris</i>	Maior	4,0	0,136	1,7	0,436	0,6	0,745
<i>P. blumenauensis</i>	Menor	1,3	0,516	2,3	0,324	2,1	0,343
<i>P. blumenauensis</i>	Maior	0,3	0,872	0,0	0,990	0,2	0,886

Observa-se que as três espécies mais tolerantes aos experimentos de dessecação e temperatura a 40 °C para ambas subcastas são exatamente as espécies mais abundantes, ou seja, é possível observar uma correspondência entre abundância relativa e tolerância ambiental. Operárias menores e maiores de *P. lucertii*, *P. blumenauensis* e *P. pubiventris* possuem percentual de sobrevivência superior as demais espécies em praticamente todo o tempo experimental. Também, é possível notar que *P. synarmata*, a espécie mais rara, possui baixa tolerância em ambos os experimentos, sendo a espécie a ter seu total de mortalidade alcançado em tempo mais curto. As demais espécies, as quais possuem valores intermediários para a abundância relativa, têm seus valores de tolerância aos testes distribuídos entre as espécies dominantes e a espécie rara. Para o experimento de retorno do estado de torpor induzido, para ambas subcastas, *P. synarmata* foi a espécie que levou mais tempo para saída do estado de dormência, seguida na sequência por *P. termitobia* e das demais.

Os dados destes testes foram analisados pelo modelo de regressão (Cox, 1972) tendo sido significativos em todos os testes, $p < 0,05$. Os resultados da regressão (Cox, 1972) demonstram valores da RDI, que representam quantas vezes a espécie analisada é mais suscetível a determinado teste de tolerância em relação a uma espécie estipulada como parâmetro comparativo, no caso *P. lucertii*. Esta espécie foi tomada como parâmetro comparativo simplesmente por ser a espécie mais abundante. Por exemplo, operárias menores de *P. synarmata* são aproximadamente vinte uma vezes mais suscetíveis a dessecação que *P.*

lucretii. Já, a operária maior é cerca de trinta e uma vezes mais suscetível. Operárias menores de *P. pubiventris* são as únicas mais suscetíveis que *P. lucretii* à temperatura de 40°C e *P. laevifrons* e *P. termitobia* possuem suscetibilidade similares para suas operárias maiores, sendo cerca de quatro vezes maior que *P. lucretii* (Tabela 4).

Tabela 4. Valores da razão de densidade de incidência (RDI) da regressão de Cox para as dez espécies de *Pheidole* testadas nos experimentos de dessecação em sílica gel, temperatura a 40°C e saída do estado de torpor induzido. Todos os testes com valores de p significativos ($p < 0,05$).

Espécie	Operária menor						Operária maior					
	dessecação		40°C		saída do torpor		dessecação		40°C		saída do torpor	
	n	RDI	n	RDI	N	RDI	n	RDI	n	RDI	n	RDI
<i>P. lucretii</i>	149	1,000	114	1,000	126	1,000	103	1,000	78	1,000	77	1,000
<i>P. blumenauensis</i>	119	3,786	140	1,402	243	3,751	72	7,705	100	1,482	78	1,002
<i>P. pubiventris</i>	137	0,984	149	0,860	171	0,736	77	0,529	88	1,005	82	0,307
<i>P. nesiota</i>	51	9,288	52	2,446	47	1,828	31	19,872	30	2,570	28	0,425
<i>P. laevifrons</i>	48	7,215	51	5,689	50	1,940	26	20,488	26	4,009	28	0,704
<i>P. risii</i>	45	7,536	52	2,950	42	0,518	29	13,793	30	2,047	28	0,144
<i>P. ambigua</i>	51	10,584	46	1,787	45	5,142	32	25,515	30	2,490	27	1,862
<i>P. termitobia</i>	53	14,856	46	3,232	47	0,170	31	24,982	28	4,107	25	0,034
<i>P. heyeri</i>	50	3,627	50	1,951	47	2,275	34	10,335	30	1,925	29	0,632
<i>P. synarmata</i>	56	21,238	44	5,775	45	0,021	28	31,007	29	3,618	26	0,005

A partir destes coeficientes da RDI resultantes da análise de regressão (Cox, 1972) para os três testes descritos acima foi gerada uma matriz de correlação utilizada na PCA. Os resultados desta análise são visualizados na Figura 5, na qual é perceptível o agrupamento das três espécies mais dominantes: *P. lucretii*, *P. blumenauensis* e *P. pubiventris*; em oposição à espécie rara *P. synarmata* e intermediados pelas demais espécies.

Esta análise explicou em seu Primeiro Componente Principal (PC1) 61,83% da variância dos testes de tolerância ambiental aplicados às subcastas de *Pheidole* e seu eixo pode ser interpretado com uma forte relação com os experimentos de dessecação e temperatura a 40°C para ambas subcastas (Tabela 5). Já o PC2 (Segundo Componente Principal) representa 28,73% da variância, sendo intimamente correlacionado com os testes de retorno do estado de torpor induzido.

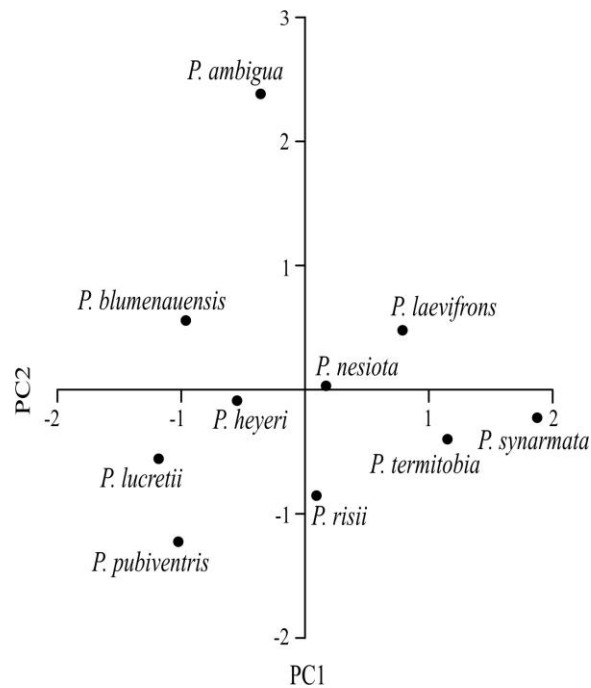


Figura 5. Valores para espécies de *Pheidole* no primeiro e segundo eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) baseada na matriz de correlação dos coeficientes da RDI da regressão de Cox realizada com os testes de tolerância ambiental.

Tabela 5. Correlações entre as variáveis originais e três componentes principais de maior percentual de variância explicada na PCA a partir de uma matriz de correlação para os testes de tolerância ambiental de *Pheidole*. Valores entre parênteses representam o total de variância explicada pela análise para cada PC.

Experimento	Subcasta	PC1 (61,832%)	PC2 (28,728%)	PC3 (5,534%)
Dessecação		0,909	0,190	-0,345
Temperatura a 40°C	operária menor	0,900	0,041	0,382
Retorno do torpor		-0,429	0,878	0,031
Dessecação		0,870	0,454	-0,167
Temperatura a 40°C	operária maior	0,920	0,224	0,181
Retorno do torpor		-0,534	0,812	0,071

Caracterização morfológica e comportamental

Morfometria

As médias das nove medidas morfológicas obtidas para as operárias menores e operárias maiores de *Pheidole* foram relacionadas em uma matriz de variância-covariância utilizada em uma nova PCA, a qual é apresentada na Figura 6. Observa-se o agrupamento entre *P. lucretii* e *P. blumenauensis*, as espécies com maior abundância relativa, como já visto e outro grupo formado por *P. synarmata* e *P. termitobia*, as menores formigas e com menores velocidades de forrageamento registradas, como será visto a seguir.

O eixo do primeiro componente principal (PC) desta PCA explicou 88,26% da variância, seguido da PC2 com 9,34% da variância explicada, somando 97,60% da variância total da análise. A PC3 explicou 6,53% seguidos dos demais componentes que representam valores inferiores a um por cento. Como observado na Tabela 6, a variação morfológica representada pelo PC1 está fortemente relacionada ao comprimento (CM) do mesossoma de ambas subcastas, além das mensurações da cabeça (LC, CC), da distância interorbital e do comprimento da perna da operária maior. Por conseguinte, o PC2 além de também estar relacionado as características cefálicas da operária maior, é indicativo de forte variação no comprimento da perna de ambas subcastas das formigas (CF, CT).

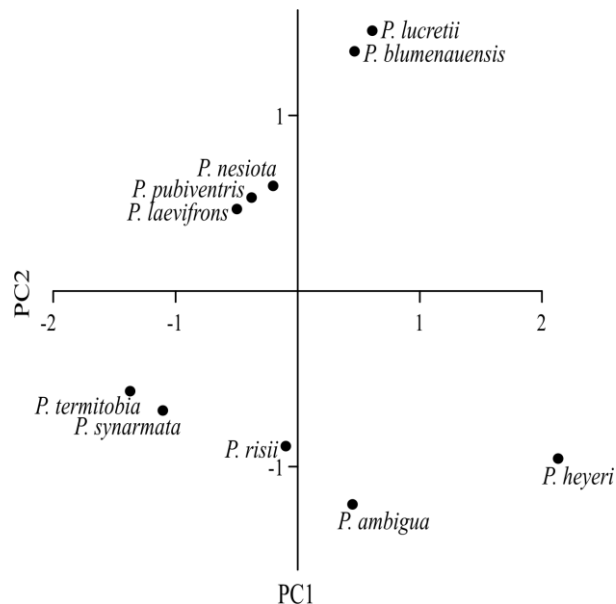


Figura 6. Valores para as espécies de *Pheidole* no primeiro e segundo eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) baseada na matriz de variância-covariância das mensurações morfométricas.

Outra PCA a partir de uma matriz de variância-covariância foi gerada com as mesmas medidas de cada subcasta desta vez em separado, fornecendo valores do eixo principal para ambas subcastas. Os escores das operárias maiores foram divididos pelos das operárias menores, fornecendo desse modo valores do PC1 para o grau de dimorfismo das espécies, uma das variáveis a ser testada correlacionando-a com a abundância relativa. Este eixo principal explicou 90,58% da variância, seguido do PC2 com 7,96% da variância explicada. Os demais componentes principais da análise somados explicaram menos de 1,5%.

Tabela 6. Correlações entre as variáveis originais e três componentes principais para a Análise de PCA com maior percentual de variância explicada para as variáveis morfológicas das espécies de *Pheidole*. Para detalhes das abreviações ver descrição da Figura 1. Valores entre parênteses representam o total de variância explicada pela análise para cada PC.

mensurações	Subcasta	PC1 (88,62%)	PC2 (9,34%)	PC3 (1,53%)
EL		0,060	0,001	0,070
EO		0,114	-0,054	0,227
LM		0,093	0,043	0,170
LC	operária menor	0,131	0,004	0,265
CM		0,355	0,269	0,560
CC		0,194	0,143	0,357
CF		0,191	0,446	-0,012
CT		0,147	0,338	-0,018
LF		0,035	0,022	0,030
EL		0,106	-0,126	-0,084
EO		0,374	-0,267	0,053
LM		0,179	-0,128	0,003
LC	operária maior	0,399	-0,367	-0,022
CM		0,341	0,156	-0,347
CC		0,400	-0,404	-0,156
CF		0,266	0,328	-0,397
CT		0,205	0,234	-0,299
LF		0,058	-0,043	-0,006

Velocidade de forrageamento

Durante os experimentos de cronometragem para obtenção da velocidade média de forrageamento das espécies de *Pheidole* a temperatura variou entre 14 e 20°C e a umidade relativa esteve sempre entre 43 e 65%.

As espécies que apresentaram maiores velocidades médias foram *P. lucretii* e *P. pubiventris*. Para estas duas espécies as operárias maiores são mais rápidas para o comportamento de andata durante o forrageamento que suas operárias menores diferentemente do que ocorre para as outras oito espécies em estudo. *Pheidole pubiventris* tem suas operárias maiores mais velozes que as de *P. lucretii*, embora o mesmo não seja verificado para as operárias menores (Tabela 7).

Tabela 7. Velocidade média de forrageamento de ambas subcastas das espécies de *Pheidole*.

Espécie	operária menor (cm/s)	operária maior (cm/s)
<i>P. lucretii</i>	1,795 ± 0,0017	2,099 ± 0,0014
<i>P. blumenauensis</i>	1,484 ± 0,0014	1,358 ± 0,0016
<i>P. pubiventris</i>	1,643 ± 0,0019	2,143 ± 0,0018
<i>P. nesiota</i>	1,264 ± 0,0012	1,021 ± 0,0017
<i>P. termitobia</i>	0,845 ± 0,0013	0,612 ± 0,0010
<i>P. laevifrons</i>	0,864 ± 0,0009	0,736 ± 0,0011
<i>P. risii</i>	1,084 ± 0,0011	1,028 ± 0,0008
<i>P. ambigua</i>	1,138 ± 0,0008	0,986 ± 0,0009
<i>P. heyeri</i>	1,187 ± 0,0007	0,939 ± 0,0009
<i>P. synarmata</i>	0,763 ± 0,0006	0,590 ± 0,0008

Pheidole synarmata e *P. termitobia* não são apenas as menores formigas deste estudo, mas também as espécies com menores velocidades médias registradas respectivamente, tanto para as operárias menores quanto para as operárias. Correlacionando apenas as medidas das pernas com as velocidades médias das espécies foi encontrada uma forte correlação entre a velocidade de forrageamento das operárias menores e seus comprimentos do fêmur ($r = 0,74$; $p = 0,01$) e comprimentos da tíbia ($r = 0,73$; $p = 0,02$). Porém para as operárias maiores não foi evidenciada correlação significativa entre as mensurações dos membros locomotores e suas velocidades de forrageamento.

Foi encontrada uma forte correlação entre as velocidades médias das subcastas ($r = 0,95$; $p = 2,401e-05$), no entanto, não houve correlação significativa entre as velocidades médias e a temperatura e a umidade relativa ($r = 0,13$; $p = 0,73$) durante os experimentos para obtenção destas velocidades médias. Assim sendo, foi realizada uma nova média a partir destas, indicando uma velocidade média única para cada espécie que será a variável utilizada diretamente na análise de regressão múltipla, que tem por finalidade avaliar a contribuição relativa desta variável comportamental com a relação de abundância relativa das espécies.

Filogenia

A partir de um alinhamento de 2341 pb o modelo de evolução com melhor ajuste para a análise de Máxima Verossimilhança determinado através do jModeltest v.0.1.1 (Posada, 2008) foi GTR + Γ . A busca pela melhor árvore gerou o cladograma da Figura 7 com um $-\ln L = 13589,494$ e com os seguintes valores dos parâmetros para a filogenia apresentada: A \leftrightarrow C: 3,23096; A \leftrightarrow G: 6,97634; A \leftrightarrow T: 5,28678; C \leftrightarrow G: 0,96712; C \leftrightarrow T: 18,04335; G \leftrightarrow T: 1,00000 com composição de base estimada em: A: 0,290; C: 0,207; G: 0,163; T: 0,341 e $\alpha = 0,262$ para a distribuição Γ . Os valores de bootstrap com os critérios de ML estão incluídos na árvore filogenética (Fig. 7), sendo todos acima de 50%.

A inferência filogenética Bayesiana que se deu através do MrBayes v3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) utilizando o modelo de evolução GTR + Γ com 10 milhões de gerações resultou em árvore com um $-\ln L = 13672,593$ e com os seguintes valores dos parâmetros para a filogenia apresentada: A \leftrightarrow C: 3,32033; A \leftrightarrow G: 6,41390; A \leftrightarrow T: 4,92537; C \leftrightarrow G: 0,96712; C \leftrightarrow T: 18,53294; G \leftrightarrow T: 1,00000 com composição de base estimada em: A: 0,298; C: 0,187; G: 0,164; T: 0,350 e $\alpha = 0,265$ para a distribuição Γ . Os escores da análise Bayesiana de Probabilidades Posteriores estão incluídos no cladograma (Fig. 7), todos foram acima de 50%.

Esta pesquisa fornece novas sequências nucleotídicas, de cinco genes mitocondriais e nucleares, para dez espécies de *Pheidole* até então com dados moleculares desconhecidos, que propiciarão uma futura reconstrução da maior árvore filogenética para o grupo (em Moreau, 2008). Foi possível observar através da árvore filogenética gerada que *P. lucretii* e *P. blumenauensis*, as duas espécies mais abundantes, são também espécies mais próximas filogeneticamente. Além de que, cinco das seis espécies com maior abundância relativa, com maiores velocidades de forrageamento e mais tolerantes aos efeitos fisiológicos também compartilham de um mesmo ancestral comum exclusivo.

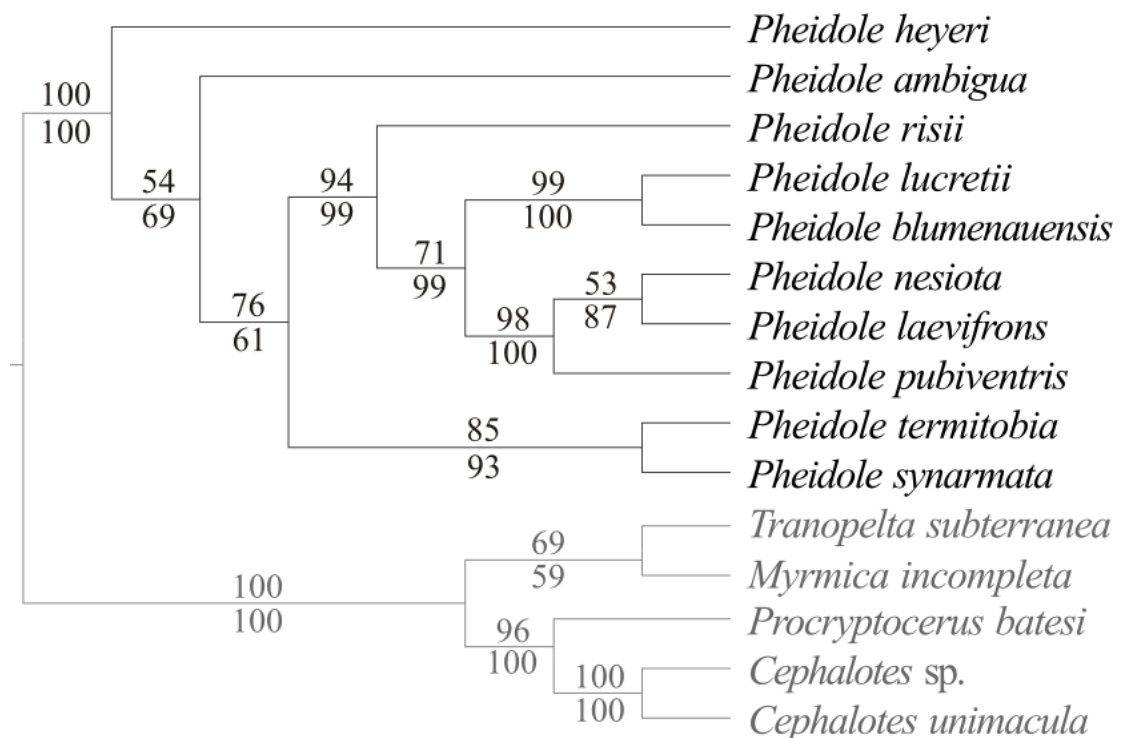


Figura 7. Cladograma único gerado pela análise de Máxima Verossimilhança através do modelo de evolução GTR + Γ a partir de 2341 pb de cinco genes concatenados. Em cinza o grupo externo e em preto a representação filogenética de *Pheidole*. Os escores acima dos ramos representam os valores percentuais da análise de bootstrap para Máxima Verossimilhança. Os escores abaixo dos ramos representam os valores de probabilidade posterior da análise Bayesiana.

Correlatos da abundância relativa

Os valores originais de abundância relativa, do eixo principal da PCA gerados a partir do coeficiente da RDI dos testes de dessecação em sílica gel, temperatura a 40 °C e do retorno do estado de torpor induzido, assim como os valores do PC1 da análise de morfometria com as subcastas concatenadas e dos valores do grau de dimorfismo a partir da razão entre os valores do PC1 para as subcastas separadas, além da média de velocidade de forrageamento foram ajustados pelo método de Contrastes Filogeneticamente Independentes de Felsenstein (1985a). Estas variáveis são evolutivamente dependentes de uma história compartilhada e através desse ajuste as diferenças entre as espécies foram analisadas estatisticamente de maneira independente.

Estes novos valores para as variáveis fisiológicas morfológicas e comportamentais foram testadas em uma análise de regressão múltipla. Apesar de a regressão múltipla ter sido significativa ($p = 0,04$), o mesmo não ocorreu para os valores das variáveis independentes em separado, portanto, esta análise não foi capaz de isolar os efeitos de cada uma das variáveis. Logo, elas foram testadas uma a uma através de regressões lineares simples com os valores de abundância relativa, a variável dependente, ajustados pelo método de Felsenstein (1985a). Os resultados destas regressões podem ser visualizados na Figura 8, os quais foram significativos apenas para tolerância ambiental e velocidade de forrageamento (Tabela 8).

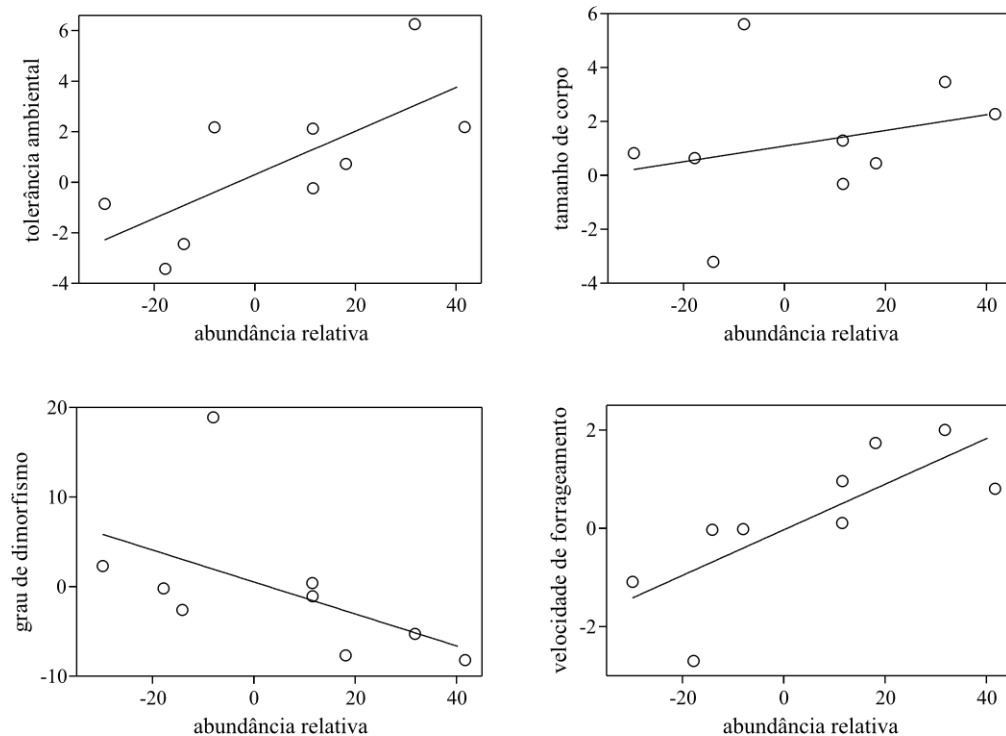


Figura 8. Regressões lineares simples das variáveis fisiológicas, morfológicas e comportamentais testadas em relação a abundância relativa de *Pheidole* após ajuste pelo método de Contrastes Filogeneticamente Independentes.

Tabela 8. Valores para as análises de regressão linear simples das variáveis independentes em relação a abundância relativa de *Pheidole*.

Variáveis independentes	<i>r</i>	<i>p</i>
Tolerância ambiental	0,712	0,032
Tamanho do corpo	0,283	0,460
Grau de dimorfismo	0,528	0,144
Velocidade de forrageamento	0,769	0,015

A dominância das espécies de *Pheidole* em determinada área está ligada aos efeitos fisiológicos e comportamentais. Pois, a abundância relativa das espécies está intimamente relacionada à tolerância de dessecação e aos extremos de temperatura, além da velocidade de forrageamento. Em outras palavras, as espécies com maior taxa de sobrevivência ou as mais tolerantes a dessecação e a temperaturas altas, além das que retornam mais rápido de um estado de latência são as espécies dominantes em uma área. Somando-se a afirmação de que as espécies dominantes também são as espécies com a casta operária de maior velocidade para busca de alimento. O inverso também pode ser explicado: espécies raras ou submissas a dominância de outras são as mais suscetíveis aos efeitos fisiológicos e são mais lentas no forrageamento. Efeitos morfológicos não demonstraram, a partir destes resultados, estarem diretamente relacionados à dominância ou submissividade das espécies de formigas estudadas.

DISCUSSÃO

Os resultados apresentados nesta pesquisa indicam que espécies constituintes de uma mesma guilda, que coexistem localmente e que estão submetidas às mesmas condições ambientais, possuem sua relação de dominância e submissividade afetadas por fatores comportamentais e fisiológicos. A coexistência desses organismos é, portanto, delimitada por um padrão de dominância no qual as espécies mais tolerantes fisiologicamente e com comportamento que privilegia sua ação de forrageamento são as espécies mais abundantes e que utilizam da melhor forma o território e os recursos nele disponíveis, submetendo as espécies menos tolerantes e de fragilidade comportamental à submissividade.

Além das observações de que as espécies mais abundantes, mais tolerantes fisiologicamente e mais velozes na ação de forrageamento são proximamente relacionadas na filogenia, também nota-se que as espécies menos abundantes são presentes em ramos menos derivados aos das demais espécies. Gera-se, portanto, um forte indício para novos estudos, os quais poderão evidenciar um sinal filogenético destas características. Supostamente, também será possível demonstrar que além da capacidade de diversificação das espécies poder por si só ser um traço biológico que evoluiu durante a radiação de Formicidae (Pie & Tschá, 2009), que a abundância das espécies atrelada aos efeitos fisiológicos e comportamentais também são características ligadas à evolução do grupo.

Neste estudo foi considerada uma definição numérica de dominância, na qual a relação de abundância ou raridade das espécies as define como dominantes ou submissas, respectivamente (ver Parr & Gibb, 2010). Alguns estudos sugerem que o solo possa influenciar na distribuição da mirmecofauna (Johnson, 1992; Way *et al.*, 1997; Vasconcelos *et al.*, 2003), outros afirmam que a composição das assembleias de formigas não dependem das características físicas do solo, mas que devem estar relacionadas a uma diversidade de condições edáficas (Bihn *et al.*, 2008). Mertl *et al.* (2009) demonstraram que inundações também afetam a riqueza da mirmecofauna, pois espécies de *Pheidole* diferem em tolerância a estas inundações e utilizam diferentes estratégias de forrageamento por conta disto. As espécies dominantes ainda sendo as com maior número de operárias maiores por isca avaliada (Mertl *et al.*, 2010). Avaliando-se um gradiente altitudinal também podem ser encontradas diferenças na abundância relativa ou na riqueza das espécies de acordo com a altitude (Samson, 1997; Fisher, 1998; Longino & Colwell, 2011). Parâmetros ambientais como volume de solo, número de árvores na mata e quantidade de serrapilheira também parecem ser

relevantes à riqueza de espécies de formigas, porém a identidade das espécies que ocupam determinado nicho também é influenciada por fatores como a competição (Mezger & Pfeiffer, 2010). Por tanto, espera-se que distintos habitats devam gerar diferentes valores de abundância ou riqueza das espécies.

Todavia, neste estudo foi evidenciado um alto valor da correlação entre as abundâncias relativas das espécies de *Pheidole* das áreas do Jardim Botânico de Curitiba e do Bosque Municipal do Capão da Imbuia. Ou seja, a ordem das espécies da mais abundante à menos abundante foi significativamente similar no comparativo entre estas duas áreas de habitats semelhantes. Fato este possivelmente atrelado as características de cada espécie que sofrendo condições bióticas e abióticas nas mesmas proporções desencadeiam efeitos distintos e exclusivos. Supõe-se que dessa maneira são formados padrões de ordenamento da abundância relativa das espécies em áreas florestais que, embora separadas, compartilham de características ambientais semelhantes. Portanto, a existência de um habitat heterogêneo em suas características ambientais seria ideal para a manutenção de espécies com expressões de características distintas. Já evidenciado por Sarty *et al.* (2006), que afirmavam que a heterogeneidade do habitat provavelmente facilita a convivência das formigas em suas comunidades.

Efeitos da variável fisiológica

Na avaliação de quais fatores influenciam a abundância relativa das espécies de *Pheidole*, este estudo analisou os efeitos fisiológicos através dos testes de tolerância a dessecação, tolerância à temperatura de 40 °C e do retorno do estado de torpor induzido a 5°C. Foi encontrada significativa influência destes efeitos fisiológicos na composição de dominância e submissividade das espécies de *Pheidole*. As espécies com maiores taxas de sobrevivência, as mais tolerantes à dessecação e à temperatura de 40°C, foram as espécies mais abundantes. Já a espécie mais rara foi a que sofreu os efeitos com mortalidade mais rápida para ambos experimentos, tendo as demais espécies apresentado valores intermediários as estes.

Como visto na PCA, os efeitos fisiológicos foram explicados principalmente pelos testes de tolerância a dessecação e temperatura a 40°C. Porém é importante citar que para o retorno de torpor induzido, *P. synarmata*, a espécie menos abundante foi a espécie que mais tempo levou para sair do estado de latência induzido em relação às demais espécies que apresentaram rápida saída do torpor.

É importante salientar que as operárias menores sofreram um efeito maior em todos os testes, tendo suas taxas de sobrevivência afetadas em tempo mais curto que a subcasta maior, demonstrando uma resistência superior desta subcasta especializada (Wilson, 2003). Evidenciado também por Clémencet *et al.* (2010), que demonstraram que a resistência à temperatura alta em *Cataglyphis cursor* é dependente do tamanho da operária, para a qual a subcasta maior sobrevive por mais tempo comparada às operárias menores, sugerindo que uma maior tolerância térmica pode conferir maior vantagem para as operárias, especialmente durante o forrageamento. Isso foi demonstrado também pelo estudo de Cerdá & Renata (1997), em que operárias maiores de *Cathaglyphis* preferencialmente forrageam em temperaturas alta, as quais as operárias menores não suportam. Alguns estudos explicam este fato relatando que operárias maiores possuem uma maior capacidade de reserva de água, acarretando em uma desidratação mais lenta que nas operárias menores (Kaspari, 1993; Lighton *et al.*, 1994; Cerdá, 2001), possivelmente o mesmo é decorrente para a subcasta operária em *Pheidole*.

Evidências de que os efeitos fisiológicos de tolerância térmica prevêm como espécies de formigas respondem às mudanças de temperatura no ambiente, são propostos por Wittman *et al.* (2010), afirmando que quanto menos tolerante a mudança térmica é uma espécie maior é sua variação de abundância em áreas de solo sombreadas, sugerindo que a tolerância térmica pode mediar os efeitos competitivos em habitats com forte flutuação de temperatura. Segundo Bestelmeyer (2000), as formigas mais tolerantes são capazes de consumir recursos que poderiam antes ser utilizados por dominantes, como *Pheidole*, em condições mais favoráveis. Porém o observado contradiz esta afirmação. Nesta pesquisa a relação de tolerância aos efeitos fisiológicos induzidos e a dominância das espécies é diretamente correlacionada.

A interação entre relações de temperatura e competição explica muita sobre a estruturação de comunidades de formigas (Hölldobler & Wilson, 1990), o que levou Andersen (1995) a sugerir um *trade-off* entre estas características. Interações competitivas que parecem estar subordinadas à temperatura em outras comunidades de formigas, estas interações podendo variar com a estrutura do habitat (Yanoviak & Kaspari, 2000; Farji-Brener *et al.*, 2002; Gotelli & Ellison, 2002).

Sabemos que extremos de temperatura podem explicar a distribuição de formicídeos, sendo as variações climáticas consideradas importantes em ditar limites de distribuição de muitos animais ectotérmicos (James *et al.*, 2002), já que muitas espécies sobrevivem dentro de uma faixa estreita de condições (Chown *et al.*, 2002). Sunday *et al.* (2010) evidenciaram

que a tolerância térmica em ectotérmicos aumenta junto com a latitude, com taxas maiores para o Hemisfério Norte.

Supostamente algum mecanismo celular também pode estar influenciando a relação interespecífica em *Pheidole*. Ausências de mecanismos de proteção celular podem afetar organismos em baixas temperaturas (Denlinger & Lee, 1998; James *et al.*, 2002), permitindo uma tolerância maior aos efeitos fisiológicos nas espécies mais abundantes. Evidências sugerem que esta capacidade fisiológica à tolerância térmica possa estar relacionada a síntese e expressão de proteínas ‘Heat Shock’ (Gehring & Wehner, 1995).

Angilletta *et al.* (2007) demonstraram que colônias urbanas de *Atta*, popularmente conhecidas como saúvas, são mais tolerantes a altas temperaturas que colônias rurais. Contudo, neste estudo diferentes colônias da mesma espécie de *Pheidole* foram avaliadas, apresentando resultados significativamente semelhantes para os efeitos fisiológicos. Portanto, esses valores foram considerados características exclusivas de cada espécie, não influenciando de quais colônias eram originárias os indivíduos sacrificados nos experimentos ou quais as características destas colônias.

Efeitos da variável comportamental

Uma hipótese que vem sendo estudada é se as espécies subordinadas à dominância de outras espécies tendem a ser descobridoras velozes de recursos alimentares para terem um acesso antecipado a estes recursos, já que com a descoberta do alimento por espécies dominantes haveria limitações da capacidade das subordinadas em utilizar tais recursos, pois o comportamento dominante é de monopolizar os recursos preferenciais (Sanders & Gordon, 2003). No caso será que *P. synarmata* deveria ser mais veloz chegando ao alimento e o utilizando antes que *P. lucretii*, a espécie mais dominante, o fizesse? No entanto, nesta pesquisa foi encontrado o contrário. As espécies de *Pheidole* dominantes foram as de maior velocidade de forrageamento e a mais submissa a de menor velocidade. Pearce-duvet & Feener Jr. (2010) também não encontraram nenhum suporte para a afirmação de que espécies subordinadas pudessem ser as mais velozes e descobrissem antes o alimento.

Outra questão levantada é de que o número de ninhos e o número de operárias forrageando podem aumentar a cobertura florestal forrageada e, por conseguinte, a taxa de descoberta de recursos alimentares (Hölldobler & Lumsden, 1980; Traniello & Levings, 1986; Pfeiffer & Linsenmair, 1998; Holway & Case, 2001), podendo ser esta uma característica das espécies dominantes. Embora Pearce (2008) tenha colocado esta hipótese em cheque afirmando que diferenças na descoberta de recursos são mais influenciadas por características

individuais das espécies no forrageamento do que pelo número de formigas forrageando. Muitos estudos levam em conta esse comportamento de forrageamento com estratégias de otimização (*e.x.* Jander, 1975; Lynch *et al.*, 1980; Jones & Phillips, 1990; Bell, 1991. Zollner & Lima, 1999), no entanto não levam em conta a velocidade de forrageamento como encontrado aqui.

Os resultados demonstraram que os efeitos da velocidade de forrageamento também afetaram significativamente os correlatos de abundância relativa. As espécies de *Pheidole* mais rápidas foram as de maior abundância relativa, já as espécies mais lentas foram exatamente as de menor incidência nas iscas. É de grande valia informar que para duas das três espécies de maior abundância relativa, *P. lucretii* e *P. pubiventris*, as operárias maiores foram mais velozes que as operárias menores de sua espécie, de maneira distinta ao que ocorreu para as oito outras espécies analisadas, nas quais a subcasta maior foi sempre mais lenta que a subcasta menor na ação de caminhada durante o forrageamento.

É de se esperar que a presença de espécies que reprimem os recursos de outras levem estas a uma menor taxa de descoberta do alimento (Mitchell *et al.*, 1990), podendo acarretar em dominância até mesmo por comportamentos agonísticos que determinam o controle dos recursos (Ydenberg *et al.*, 1986). O sombreamento do solo também pode ser determinante no comportamento de forrageamento das espécies mais fisiologicamente limitadas pela temperatura (Wittman *et al.*, 2010). Estudos descrevem ainda que espécies subordinadas possam antecipar-se competitivamente por recursos chegando antes ou até mesmo mudando o local destes recursos encontrados (LeBrun, 2005; Adler *et al.*, 2007).

Kaspari & Weiser (1999) e Sarty *et al.* (2006) levam em conta a proporção da perna e o tamanho do corpo de formigas como características que facilitam a probabilidade de encontrar o alimento pelas espécies dominantes. Outros estudos também demonstraram uma relação entre comprimento de perna, massa de corpo e velocidade de corrida de vertebrados (*e.x.* Garland Jr. & Janis, 1993; Christian & Garland Jr., 1996; Christiansen, 2002), porém a influência de variáveis morfológicas será visto mais detalhadamente a seguir.

Efeitos das variáveis morfológicas

Espécies dominantes possuem mecanismos pelos quais usurpam o controle dos recursos, como pelo uso de armas químicas (Fellers, 1987; Davidson, 1998) tamanho de colônia (Holway, 1999), pela presença de uma subcasta especializada (Wilson, 1975, 1976, 1978; Morrison, 2000) ou ainda pelo tamanho corporal (Feller, 1987).

Neste estudo, o tamanho de corpo e o grau de dimorfismo não estão correlacionados diretamente com a abundância interespecífica de *Pheidole*, apesar de Hölldobler & Wilson (1990) indicarem que formigas com uma variação morfológica de uma subcasta operária especializada são as espécies ecologicamente dominantes. Este fato pode ser possivelmente explicado por uma evolução morfológica limitada e altamente conservadora de *Pheidole*, apesar de sua diversificação ecológica (Pie & Traniello, 2007). Resultado semelhante foi observado por Mertl *et al.* (2010), não tendo evidenciado correlação entre o tamanho de corpo e a relação de dominância de espécies amazônicas de *Pheidole*.

Os efeitos morfológicos foram explicados pelos eixos principais das PCAs principalmente por medidas da cabeça e do mesossoma, semelhante ao observado por Kaspari & Weiser (1999) os quais afirmam que o comprimento da cabeça e a largura do pronoto são estimadores robustos de massa das formigas. Parte destes resultados ainda podem ser explicados pela existência da espécie *P. heyeri*, de baixa abundância relativa, nitidamente de um grau de dimorfismo elevado e tamanho de corpo semelhante ou superior aos das espécies tidas como dominantes no fragmento florestal estudado.

Embora neste estudo os efeitos morfológicos não tenham afetado a abundância relativa das espécies, uma correlação positiva foi encontrada entre o tamanho das pernas das operárias menores em relação a velocidade média desta subcasta. Semelhante a este resultado foi observado por Hurlbert *et al.* (2008), que avaliaram formigas do gênero *Acromyrmex* e concluíram que pernas mais longas implicam em passos mais largos e frequência de passada mais baixas. Dessa maneira, a morfologia dos indivíduos pode afetar indiretamente a velocidade de forrageamento, como visto anteriormente um dos efeitos que influenciam a relação de abundância das espécies simpátricas de *Pheidole*.

Em suma, a análise de regressão múltipla foi incapaz de isolar cada uma das variáveis analisadas, pois nenhuma das variáveis obteve resultado significativo. No entanto, avaliando-se separadamente as variáveis fisiológica, comportamental, morfológicas e do grau de dimorfismo com a abundância relativa das espécies de *Pheidole*, foi observado que tanto a velocidade de ação do comportamento de forrageamento quanto a tolerância a um estresse fisiológico são fortemente correlacionados a um padrão de abundância das espécies de *Pheidole*. Sendo este padrão de abundância relativa constante em habitats que preservam e compartilham de características semelhantes.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo apresenta evidências que efeitos fisiológicos e comportamentais influenciam diretamente a abundância relativa das espécies de *Pheidole*, interferindo diretamente na coexistência local destes formicídeos, embora variáveis morfológicas como tamanho das subcastas e o grau de dimorfismo das espécies não sejam preponderantes na determinação de dominância das espécies. As espécies menos suscetíveis a variações ambientais, tanto a dessecação ou a extremos de temperatura, além das mais velozes na ação de forrageamento possuem relevantes vantagens e usurpam os recursos do hábitat da melhor forma. Observações de Adams (1994) e Davidson (1998) já indicavam que as relações de dominância ecológica das espécies possam ser entendidas como resultado de efeitos comportamentais e de dominância numérica dos indivíduos, desde a habilidade de recrutamento ou do comportamento agonístico exercido pelas formigas.

Trade-offs entre características ecológicas em determinada escala espacial são pré-requisito para coexistência das espécies na maioria das teorias de ecologia de comunidades. No entanto, a teoria de neutralidade da biodiversidade proposta por Hubbell (2001) prediz que todos os organismos que possuem as mesmas propriedades ecológicas e utilizam igualmente os recursos disponíveis no ambiente, apresentam uma equivalência ecológica dentro da comunidade. Segundo Hubbell (2001) os organismos seriam competidores potencialmente iguais, possuindo uma aptidão para se manterem presentes na comunidade independente de fatores bióticos e abióticos que possam interferir nas relações de dinâmica nas comunidades. Em outras palavras, as diferenças entre os membros de uma comunidade seriam irrelevantes para o sucesso das espécies. Outra hipótese desta teoria de neutralidade é de que em uma mesma escala espacial haja limitação do número de indivíduos e uma saturação fixa de organismos dentro da comunidade, além das espécies possuírem igual probabilidade de natalidade e morte de seus indivíduos. Em contraste a Hubbell (2001), este estudo e Kotler & Chase (2004) argumentam que as diferenças entre as características das espécies em conjunto com as características do hábitat explicam os padrões de diversidade e de coexistência das espécies.

Embora distintos sistemas de organização social sejam encontrados em associação a tais características, a flexibilidade do número de rainhas também pode estar atrelada a uma dominância ecológica (Zinck *et al.*, 2007), além de estratégias para um transporte cooperativo

dos recursos mais vantajoso, como visto para *Pheidole* em Czaczkes *et al.* (2010) e Czaczkes & Rotniekis (2011).

Mais de quatro mil formicídeos das doze espécies de *Pheidole* coletadas nas duas áreas estudadas foram sacrificados em todos os procedimentos de campo e laboratoriais nesta pesquisa. Número este inexpressivo quando comparado ao número de indivíduos que uma única colônia de *Pheidole* possui (ver em Beckers *et al.*, 1989) e ao grande nível de conhecimento científico que se faz concebido por este estudo. *Pheidole* demonstrou ser um táxon alvo ideal para este estudo integrativo entre filogenia, fisiologia, morfologia e comportamento, propiciando que uma dezena de espécies tivesse suas subcastas operárias avaliadas de maneira ágil e precisa. Além de permitir um maior entendimento a cerca dos mecanismos que influenciam a coexistência de espécies simpátricas.

Pode-se concluir que por mais que a competição interespecífica seja fator preponderante na regulação de comunidades de formigas (Caldas & Moutinho, 1993; Hölldobler & Wilson, 1990), os efeitos da velocidade de forrageamento e da tolerância a estresse fisiológico também são fundamentais nesse processo regulatório. Pode-se afirmar, portanto, que a competição entre as espécies por si só não levariam a uma grande frequência de exclusão competitiva, mas que esta competição interespecífica estaria fortemente ligada aos efeitos de variáveis fisiológicas e comportamentais gerando, em conjunto, padrões de dominância das espécies. Supõe-se ainda que estes efeitos comportamentais e de tolerância a estresses fisiológicos possivelmente têm evoluído em conjunto dentro do grupo de espécies simpátricas de *Pheidole*, permitindo este ordenamento de dominância constante.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, E.S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*, **97**: 203–208.
- Adler, F.R.; LeBrun, E.G. & Feener, D.F. 2007. Maintaining diversity in an ant community: modeling, extending, and testing the dominance–discovery trade-off. *American Naturalist*, **169**: 323–333.
- Andersen, A. N. 1992. Regulation of momentary diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist*, **140**: 401–420.
- Andersen, A.N. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, **22**: 15–29.
- Angilletta, M.J.; Wilson, R.S.; Niehaus, A.C.; Sears, M.W.; Navas, C.A. & Ribeiro, P.L. 2007. Urban physiology: City ants possess high heat tolerance. *PLoS ONE*, **2**(2): e258.
- Astruc, C.; Julien, J.F.; Errard, C. & Lenoir, A. 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**: 880–893.
- Beck, L. 1971. Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana*, **3**: 69–132.
- Beckers, R.; Goss, S.; Deneubourg, J.L. & Pasteels, J.M. 1989. Colony size, communication, and ant foraging strategy. *Psyche*, **96**: 239–256.
- Bell, W.J. 1991. *Searching Behaviour: The Behavioural Ecology of Finding Resources* em: *Animal Behaviour Series* (Chapman & Hall). London.
- Bestelmeyer, B.T. 2000. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 998–1009.
- Bihn, J. H., Verhaagh, M.; Brändle, M. & Brandl, R. 2008. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation*, **141**: 733–743.
- Bolton B., Alpert G., Ward P.S. & Naskrecki P. 2007. Bolton's catalogue of ants of the world [CD-ROM]. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Brady, S.G. 2003. Evolution of the army ant syndrome: the origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**: 6575–6579.

- Brady, S.G.; Schultz, T.R.; Fisher, B.L. & Ward, P.S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**: 18172–18177.
- Brown, W.L. Jr. 2000. Diversity of ants. Em: Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L.E. & Schultz, T.R. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Washington (DC): Smithsonian Institution Press.
- Brunauer, S.; Emmett, P.H. & Teller, E. 1938. Adsorption of gases in multimolecular layers. *Journal of the American Chemical Society*, **60**: 309–19.
- Caldas, A. & Moutinho, P. R. S. 1993 Composição e diversidade da fauna de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em áreas sob remoção experimental de árvores na Reserva Florestal de Linhares, ES, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **37** (2): 299–304.
- Cerdá, X. 2001. Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etologia*, **9**: 15–57.
- Cerdá, X & Renata, J. 1997. Links between workers polymorphism and thermal biology in a thermophilic ant species. *Oikos*, **78**: 467–474.
- Chiotis, M.; Jermin, L.S. & Crozier, R.H. 2000. A molecular framework for the phylogeny of the ant subfamily Dolichoderinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **17** (1): 108–116.
- Chown, S. L.; Addo-Bediako, A. & Gaston, K. J. 2002. Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implications. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, **131**: 587–602.
- Christian, A. & Garland Jr. 1996. Scaling of limb proportions in monitor lizards (Squamata: Varanidae). *Journal of herpetology*, **30** (2): 219–230.
- Christiansen, P. 2002. Locomotion in terrestrial mammals: the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**: 685–714.
- Clémencet, J.; Cournault, L.; Odent, A. & Doums, C. 2010. Worker thermal tolerance in the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, **57** (1): 11–15.
- Colgan, D.J.; McLauchlan, A.; Wilson, G.D.F.; Livingston, S.P.; Edgecombe, G.D.; Macaranas, J.; Cassis, G. & Gray, M.R. 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, **46** (5): 419–437.
- Cox, R. D. 1972. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society*, **2**: 187–202.

- Czaczkes, T.J.; Nouvellet, P. & Ratnieks, F.L.W. 2010. Cooperative food transport in the Neotropical ant, *Pheidole oxyops*. *Insectes Sociaux*, **58** (2): 153–161.
- Czaczkes, T.J. & Ratnieks, F.L.W. 2011. Simple rules result in the adaptive turning of food items to reduce drag during cooperative food transport in the ant *Pheidole oxyops*. *Insectes Sociaux*, **58** (1): 91–96.
- Davidson, D.W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**: 484–490.
- De Boer, J.H. & Zwicker, C. 1929. Adsorption als folge von polarisation. die adsorptionsisotherme. *Zeitschrift für Physikalische Chemie*, **3**: 407–418.
- Denlinger, D.L. & Lee, R.E. 1998. Physiology of cold sensitivity. Em: *Temperature Sensitivity in Insects and Application in Integrated Pest Management* (ed. G. J. Hallman & D. L. Denlinger), pp. 55–95. Boulder, CO, Westview Press.
- Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, **32** (5): 1792–1797.
- Farji-Brener, A.G.; Barrantes, G. & Ruggiero, A. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the sizegrain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos*, **104**:165–171.
- Farji-Brener, A. G.; Corley, J.C. & Bettinelli, J. 2002. The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity and Distributions*, **8**: 235–243.
- Fellers, J.H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, **68**: 466–478.
- Felsenstein, J. 1985a. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, **125**: 1–15.
- Felsenstein, J. 1985b. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**: 783–791.
- Fisher, B.L. 1998. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, **90**: 39–67.
- Fisher, B.L. 2010. Biogeography. Em: *Ant Ecology*. Lach, L.; Parr, C. & Abbott, K.L. Oxford University Press, Oxford.
- Fittkau, E. J. & Klinge, H. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, **5**: 2–14.

- Folmer, O.; Black, M.; Hoeh, W.; Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**: 294–297.
- Garland Jr., T. & Janis, C.M. 1993. Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals? *Journal of Zoology (London)*, **229**: 133–151.
- Gehring, W.J. & Wehner, R. 1995. Heat shock protein synthesis and thermotolerance in *Cataglyphis*, an ant from the Sahara desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**: 2994–2998.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, **99**: 591–599.
- Grimaldi, D. & Agosti, D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**:13678–13683.
- Grimaldi D. & Engel, M.S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Guindon, S. & Gascuel, O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, **52**: 696–704.
- Guindon, S.; Lethiec, F.; Duroux, P. & Gascuel, O. 2005. PHYML Online—a web server for fast maximum likelihood-based phylogenetic inference. *Nucleic Acids Research*, **33**: 557–559.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids, Symposium Series*, **41**: 95–98.
- Hillis, D.M. & Bull, J.J. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, **42**: 182–192.
- Hölldobler, B. & Lumsden, C.J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, **210**: 732–739.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hölldobler, B & Wilson, E. O. 2008. *The Superorganisms. The Beauty, Elegance and Strangeness of Insect Societies*. W. W. Norton, New York.
- Holway, D.A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, **80**: 238–251.
- Holway, D.A. & Case, T. 2001. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour*, **61**: 1181–1192.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton university Press, Princeton.

- Hueck, K. 1972. *As florestas da América do Sul*. Tradução de Hans Reichardt. São Paulo, Editora Polígono S. A. & Editora da Universidade de Brasília.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, **17**: 754–755.
- Hurlbert, A.H.; Ballantyne IV, F. & Powell, S. 2008. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology*, **33**: 144–154.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**:145–159.
- IBGE. 1992. *Manual Técnico de Vegetação Brasileira*. Fundação Instituto Brasileiro de geografia e Estatística. Derna, Rio de Janeiro.
- James, S.S.; Pereira, R.M.; Vail, K.M. & Ownley, B.H. 2002. Survival of imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) species subjected to freezing and near-freezing temperatures. *Environmental Entomology*, **31**(1):127–133.
- Jander, R. 1975. Ecological aspects of spatial orientation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**: 171–188.
- Johnson, R.A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia*, **89**: 118–124.
- Jones, S.R. & Phillips, S.A. Jr. 1990. Resource collecting abilities of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) compared with those of three sympatric Texas ants. *Southwestern Naturalist*, **35**: 416–422.
- Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in neotropical granivorous ants. *Oecologia*, **96**: 500–507.
- Kaspari, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia*, **105**: 397–404.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. 1999. The size–grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, **13**: 530–538.
- Kaspari, M. & Yanoviak, S.P. 2001. Bait use in tropical litter and canopy ants—evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica*, **33**(1): 207–211.
- Kneitel, J.M. & J.M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, **7**: 69–80.
- LeBrun, E.G. 2005. Who is the top dog in ant communities? Resources, parasitoids, and multiple competitive hierarchies. *Oecologia*, **142**: 643–652.

- Lighton, J.R.B.; Quilan, M.C. & Feener, D.H. 1994. Is bigger better? Water balance in the polymorphic desert harvester ant *Messor pergandei*. *Physiological Entomology*, **19**: 325–334.
- Longino, J.T. 2009. Additions to the taxonomy of new World *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, **2181**: 1–90.
- Longino, J.T. & Colwell, R.K. 2011. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, **2**(3):art29.
- Lynch, J.F.; Balinsky, E.C. & Vail, S.G. 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi*, and *Aphaenogaster rudis*. *Ecological Entomology*, **5**: 353–371.
- Maack, R. 1981. *Geografia física do Estado do Paraná*. 2. ed. Rio de Janeiro: J. Olympio.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**: 377–385.
- Mertl, A.L.; Sorenson, M.D. & Traniello, J.F.A. 2010. Community-level interactions and functional ecology of major workers in the hyperdiverse ground-foraging *Pheidole* (Hymenoptera, Formicidae) of Amazonian Ecuador. *Insectes Sociaux*, **57** (4): 441–452.
- Mertl, A.L.; Wilkie, K.T.R. & Traniello, J.F.A. 2009. Impact of flooding on the species richness, density and composition of amazonian litter-nesting Ants. *Biotropica*, **41** (5): 633–641.
- Mezger, D. & Pfeiffer, M. 2010. Partitioning the impact of abiotic factors and spatial patterns on species richness and community structure of ground ant assemblages in four Bornean rainforests. *Ecography*, **34**: 39–48.
- Mitchell, W.A.; Abramsky, Z.; Kotler, B.P.; Pinshow, B. & Brown, J.S. 1990. The effect of competition on foraging activity in desert rodents: theory and experiments. *Ecology*, **71**: 844–854.
- Moreau, C. S. 2008. Unraveling the evolutionary history of the hyperdiverse ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**: 224–239.
- Moreau, C.S.; Bell, C.D.; Vila, R., Archibald, S.B. & Pierce, N.E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, **312**: 101–104.
- Morrison, L.W. 2000. Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. *Oikos*, **90**: 238–252.
- Ouellette, G.D.; Fisher, B.L. & Girman, D.J. 2006. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**: 359–369.

- Parr, L.C. & Gibb, H. 2010. Competition and the role of dominant ants. Em: *Ant Ecology*, Lach, L.; Parr, L.C. & Abbott, K.L. Oxford University Press, Oxford.
- Pearce, J.M.C. 2008. *Fast food: the mechanisms of resource discovery in ant communities*. PhD thesis, University of Utah, Utah.
- Pearce-Duvet, J.M.C. & Feener Jr., D. H. 2010. Resource discovery in ant communities: do food type and quantity matter? *Ecological Entomology*, **35** (5): 549–556.
- Pfeiffer, M. & Linsenmair, K.E. 1998. Polydomy and the organization of foraging in a colony of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hym./Form.). *Oecologia*, **117**: 579–590.
- Pie, M. R., Traniello, J. F. A. 2007. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. *Journal of Zoology*, **271**: 99–109.
- Pie, M.R. & Tschá, M.K. 2009. The macroevolutionary dynamics of ant diversification. *Evolution*, **63** (11): 3023–3030.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, **25**: 1253–1256.
- R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation Computing, Vienna, Austria. – versão 2.10.1 [programa computacional].
- Rabeling, C.; Brown, J.M. & Verhaagh, M. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **205**: 14913–14917.
- Rambaut, A.; Drummond, A.J. 2009. Tracer - versão 1.5 [programa computacional].
- Rohlf, F. J. 2005. *tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Samson, D. A. 1997. Ant Diversity and abundance along an elevation gradient in the Philippines. *Biotropica*, **29**(3): 349–363.
- Sanders, N.J. & Gordon, D.M. 2003. Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology*, **84**: 1024–1031.
- Sarty, M., Abbott, K. & Lester, P. 2006 Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia*, **149**: 465–473.
- Saux, C.; Fisher, B.L. & Spicer, G.S. 2004. Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28S rDNA sequences and implications for ant systematics (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 457–468.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene-sequences and a compilation of conserved polymerase chain-reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, **87** (6): 651–701.

- Staden, R. 1996. The Staden sequence analysis package. *Molecular Biotechnology*, **5**: 233–241.
- Sunday, J.M.; Bates, A.E. & Dulvy, N.K. 2010. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B*, online.
- Traniello, J.F.A. & Levings, S.C. 1986. Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia*, **69**: 413–419.
- Vasconcelos, H.L.; Macedo, A.C.C. & Vilhena, J.M.S. 2003. Influence of topography on the distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **28** (2): 115–124.
- Ward, P.S. 2007. Phylogeny, classification and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, **1668**: 549–563.
- Ward, P.S. & Brady, S.G. 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Systematics*, **17**: 361–386.
- Ward, P.S.; Brady, S.G.; Fisher, B.L. & Schultz, T.R. 2010. Phylogeny and biogeography of Dolichoderine ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. *Systematic Biology*, **59**: 342–362.
- Ward, P.S. & Downie, D.A. 2005. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): phylogeny and evolution of big-eyed arboreal ants. *Systematic Entomology*, **30** (2): 310–335.
- Way, M.J.; Cammell, M.E.; Paiva, M.R. & Collingwood, C.A. 1997. Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil condition, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux*, **44**: 415–433.
- Wilson, E.O. 1975. Enemy specification in the alarm-recruitment system of an ant. *Science*, **190**: 798–800.
- Wilson, E.O. 1976. Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1**: 141–154.
- Wilson, E.O. 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*). *Journal of Kansas Entomological Society*, **51**: 615–636.
- Wilson, E. O. 1990. *Success and Dominance in Ecosystems. The Case of the Social Insects*. Inter-Research.
- Wilson, E.O. 2003. *Pheidole in the new world: a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press, Harvard.

- Winston, M. R. 1995. Co-occurrence of morphologically similar species of stream fishes. *American Naturalist*, **145**: 527–545.
- Wittman, S.E.; Sanders, N.J.; Ellison, A.M.; Jules, E.S.; Ratchford, J.S. & Gotelli, N.J. 2010. Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos*, **119**: 551–559.
- Yanoviak, S.P. & Kaspari, M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, **89**: 259–266.
- Ydenberg, R.C.; Giraldeau, L.A. & Kramer, D.L. 1986. Interference competition, payoff asymmetries, and the social relationships of central place foragers. *Theoretical Population Biology*, **30**: 26–44.
- Zinck, L.; Jaisson, P.; Hora, R.R.; Damien Denis, D.; Chantal Poteaux, C. & Doums, C. 2007. The role of breeding system on ant ecological dominance: genetic analysis of *Ectatomma tuberculatum*. *Behaviour Ecology*, **18** (4): 701–708.
- Zollner, P.A. & Lima, S.L. 1999. Search strategies for landscapelevel interpatch movements. *Ecology*, **80**: 1019–1030.