

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E TECNOLOGIA – MCT
COORDENAÇÃO DE BIODIVERSIDADE – CBIO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA – PPG-ENT

**TRAÇOS MORFOLÓGICOS CONTRASTANTES EM ASSEMBLEIAS DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL NA BACIA
AMAZÔNICA**

DIEGO RODRIGUES GUILHERME

Manaus, Amazonas

Maio, 2018

DIEGO RODRIGUES GUILHERME

**TRAÇOS MORFOLÓGICOS CONTRASTANTES EM ASSEMBLEIAS DE
FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL NA BACIA
AMAZÔNICA**

Orientador: Dr. Jorge Luiz Pereira de Souza

Co-Orientadora: Dra. Elizabeth Franklin

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Entomologia.

Manaus, Amazonas

Maio, 2018

FICHA CATALOGRÁFICA & SINOPSE

G956 Guilherme, Diego Rodrigues

Traços morfológicos contrastantes em assembleias de formigas ao longo de um gradiente ambiental na Bacia Amazônica / Diego Rodrigues Guilherme. - Manaus: [s.n.], 2018.

25 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - INPA, Manaus, 2018.

Orientador : Jorge Luiz Pereira de Souza

Coorientadora : Elizabeth Franklin

Programa: Entomologia

1. Formigas. 2. Traço funcional 3. Formicidae. I. Título.

CDD 595.796

SINOPSE:

Foram estudados traços funcionais de assembleias de formigas de solo ao longo de um gradiente ambiental na Bacia Amazônica. Os tipos de vegetação foram usados para predizer a distribuição da composição funcional das assembleias de formigas de solo.

PALAVRAS –CHAVE: Traço funcional, Formicidae, Floresta tropical

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus Orientadores (Jorge Souza e Elizabeth Franklin) por todo o apoio e companheirismo que sempre me foram prestados. Muito Obrigado!

Agradeço a todos os companheiros do Laboratório de sistemática e ecologia de invertebrados da Amazônia pela amizade e brincadeiras ao longo desses dois anos.

Ao coordenador do curso José Wellington de Moraes pelo suporte que sempre ofereceu a todos os alunos da Pós-graduação da Entomologia. Obrigado Zé!

A melhor turma de mestrado do INPA que já existiu. Entomo 2016!

A Coleção de Invertebrados do Inpa e ao Laboratório de Hymenoptera pela disponibilidade da Lupa para as medições.

Agradeço em especial ao Fabricio Baccaro e Pedro Pequeno por toda a ajuda que foi dada desde a formulação da ideia do trabalho quanto na execução e interpretação das análises estatísticas. Muito Obrigado!

Agradeço a Andréia Chagas pela parceria no trabalho das medições das formigas. Foi árduo, mas conseguimos. Valeu parceira!

A minha namorada Lívia Maia pela paciência e companheirismo nos momentos de desespero do mestrado (e não foram poucos), e pela ajuda nas medições das formigas. Obrigado gata!

A toda a minha família que sempre foram essenciais na minha vida para eu me tornar uma pessoa melhor.

A Grande Guerreira. Mulher mais lutadora que eu já conheci. Dona Helena. Muito Obrigado!

Á Deus pelo dom da vida!

RESUMO

Gradientes ambientais podem selecionar espécies, resultando em assembleias com traços funcionais contrastantes nos extremos do gradiente. Nós usamos um gradiente de tipo de vegetação como um indicador para complexidade ambiental da liteira e testamos como preditor de traços morfológicos de formigas de solo. O desenho amostral cobriu 8 locais de coleta situados em um gradiente latitudinal de 1.050 km de extensão na Bacia Amazônica com diferentes fitofisionomias. Selecionamos seis traços morfológicos das formigas relacionados ao forrageio e predação. O modelo linear misto generalizado foi utilizado para prever como a complexidade ambiental está afetando os traços funcionais das formigas de liteira. Ambientes estruturalmente menos complexos (ex. Savana Amazônica) abrigaram formigas menores, com mandíbulas e pecíolos pequenos e olhos e fêmur relativamente grandes. Em ambientes complexos as formigas exibiram tamanho maior com mandíbulas e pecíolos relativamente grandes e olhos e fêmur relativamente menores. A maior diferença nos traços foi entre os extremos do gradiente de complexidade ambiental (florestas e savanas). Entre os tipos florestais, os traços foram, em média, mais similares fazendo a relação a relação savana/floresta ser mais bem representada por uma curva. As condições ambientais podem atuar como “filtros” em determinadas características das espécies que nele habitam. A abordagem funcional focada em cada traço individualmente pode ligar os traços ao comportamento revelando quais estratégias de forrageio de formigas estão mais bem estabelecidas em determinado tipo de hábitat.

ABSTRACT

Environmental gradients may select species, resulting in assemblies with contrasting functional traits at the ends of the gradient. We used a vegetation type gradient as an indicator for environmental complexity of the litter and tested as a predictor of morphological traits of soil ants. The sampling design covered 8 collection sites located in a latitudinal gradient of 1,050 km in the Amazon Basin with different phytophysiognomies. We selected six morphological traits of ants related to foraging and predation. The generalized linear mixed model was used to predict how environmental complexity is affecting the functional traits of litter ants. Structurally less complex environments (eg Amazonian savannah) harbored smaller ants, with small jaws and petioles, and relatively large eyes and femur. In complex environments the ants exhibited larger size with relatively large mandibles and petioles and relatively minor eyes and femur. The greatest difference in traits was between the extremes of the environmental complexity gradient (forests and savannas). Among the forest types, the traits were, on average, more similar making the relationship between the savanna / forest relationship be better represented by a curve. The environmental conditions can act as "filters" in certain characteristics of the species that inhabit it. The functional approach focused on each individual trait can link traits to behavior revealing which ant foraging strategies are most well established in a particular habitat type.

SUMÁRIO

Apresentação.....	8
Título do trabalho.....	10
Resumo.....	10
1. Introdução.....	11
2. Material e Métodos.....	13
2.1 Área de estudo.....	13
2.2 Delineamento amostral.....	13
2.3 Coleta do Material.....	14
2.4 Traços funcionais.....	14
2.5 Gradiente ambiental.....	16
2.6 Métodos Estatísticos.....	17
3.0 Resultados.....	18
4.0 Discussão.....	19
5.0 Agradecimentos.....	22
6.0 Referências Bibliográficas.....	22
7.0 Informações de suporte.....	25

Apresentação

O estudo realizado contempla uma das principais questões de ecologia sobre como o ambiente pode selecionar as espécies que nele vivem. Os avanços metodológicos em ecologia de comunidades têm permitido o uso de diferentes abordagens para responder tais questões. A abordagem baseada em traços funcionais, embora recente, tem alcançado grandes progressos no entendimento sobre quais mecanismos estão atuando na seleção dos traços das espécies, tanto do ponto de vista das relações das espécies e ambiente quanto das interações entre as espécies. Esta abordagem também é uma ferramenta muito útil para compreender como a evolução tem selecionado algumas características chave para a sobrevivência das espécies. A utilização de traços funcionais tem sido muito aplicada no uso das respostas dos organismos as alterações ambientais e mudanças climáticas, além de prever como eles se comportarão frente a essas mudanças. O conjunto dessas informações é útil para a política de preservação das espécies.

Objetivo

Avaliar como o gradiente de complexidade ambiental no bioma amazônico pode prever os traços funcionais de formigas de liteira.

Guilherme *et al.*, 2018. Traços morfológicos contrastantes em assembleias de formigas ao longo de um gradiente ambiental na Bacia Amazônica. Manuscrito em preparação para ***Journal of Biogeography***.

TRAÇOS MORFOLÓGICOS CONTRASTANTES EM ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL NA BACIA AMAZÔNICA

Diego R. Guilherme¹, Jorge L. P. de Souza², Elizabeth Franklin², Pedro A. C. de L. Pequeno³, Andreia Chagas³, Fabricio B. Baccaro⁴

RESUMO

Objetivo Gradientes ambientais podem selecionar espécies, resultando em assembleias com traços funcionais contrastantes nos extremos do gradiente. Nós usamos um gradiente de tipo de vegetação como um indicador para complexidade ambiental da liteira e testamos como preditor de traços morfológicos de formigas de solo.

Local Bacia Amazônica.

Métodos O desenho amostral cobriu 8 locais de coleta situados em um gradiente latitudinal de 1.050 km de extensão e com diferentes fitofisionomias. Selecionamos seis traços morfológicos das formigas relacionados ao forrageio e predação. O modelo linear misto generalizado foi utilizado para prever como a complexidade ambiental está afetando os traços funcionais das formigas de liteira.

Resultados Ambientes estruturalmente menos complexos (ex. Savana Amazônica) abrigaram formigas menores, com mandíbulas e pecíolos pequenos e olhos e fêmur relativamente grandes. Em ambientes complexos as formigas exibiram tamanho maior com mandíbulas e pecíolos relativamente grandes e olhos e fêmur relativamente menores. A maior diferença nos traços foi entre os extremos do gradiente de complexidade ambiental (florestas e savanas). Entre os tipos florestais, os traços foram, em média, mais similares fazendo a relação a relação savana/floresta ser mais bem representada por uma curva.

Conclusões As condições ambientais podem atuar como “filtros” em determinadas características das espécies que nele habitam. A abordagem funcional focada em cada traço individualmente pode ligar os traços ao comportamento revelando quais estratégias de forrageio de formigas estão mais bem estabelecidas em determinado tipo de hábitat.

Keywords

Floresta tropical, Formicidae, traço funcional, complexidade ambiental, Amazônia, pitfall traps

1. INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é entender a relação entre os organismos e o ambiente (Vellend, 2017). Para solucionar essa questão, ecólogos tentam identificar quais mecanismos estruturam as assembleias em diferentes habitats e escalas (Levin, 1992; McGill, 2010; Sobral & Cianciaruso, 2012). Nesse contexto, é proposto que as condições ambientais podem exercer um papel fundamental selecionando espécies que exibem características morfológicas, comportamentais ou reprodutivas similares, de maneira que, em condições ambientais diferentes as espécies exibem características diferentes (Keddy, 1992). Isto sugere que ao longo de um gradiente de condições ambientais distintas a identidade e abundância relativa das espécies mudem gradualmente, de forma que as assembleias em cada extremo do gradiente possuem características, ou traços funcionais contrastantes (Weiher et al., 2011; Sommer et al., 2014; Peters et al., 2016; Bishop et al., 2016). Estas informações são base para a teoria da montagem das assembleias a partir de traços funcionais (McGill et al., 2006).

Entretanto, para estudar as relações entre traço funcional e ambiente, a importância da escala espacial é um fator chave no entendimento desses mecanismos (Levin, 1992; McGill, 2010; Zaoli et al., 2017). A homogeneidade ambiental de pequenas escalas ressaltam principalmente processos relacionados à interação entre espécies, tal como competição e predação. Em contrapartida, grandes escalas espaciais capturam uma variação ambiental maior com diferentes grupos de espécies distribuindo-se em diferentes tipos de habitats (Sobral & Cianciaruso, 2012). Por conta disso, o ambiente selecionando traços funcionais das espécies é principalmente detectado em estudos de larga escala, como por exemplo, dentro de um bioma, por conta da alta heterogeneidade dessa escala (Cornwell et al., 2006; McGill, 2010; Sobral & Cianciaruso, 2012).

Vários estudos têm investigado como as condições do habitat podem atuar na seleção dos traços funcionais em invertebrados e têm mostrado fortes associações entre morfologia e o tipo de habitat (Peters et al., 2016; Winck et al., 2017; Gibb & Parr, 2013; Kaspari & Weiser, 1999; Weiser e Kaspari, 2006; Yates et al., 2014). Por exemplo, formigas grandes com pernas relativamente maiores se locomovem com mais rapidez e eficiência em ambientes planos com menos obstáculos (Hurlbert et al., 2008; Gibb & Parr, 2013). Por outro lado, essas características aumentam a área transversal do corpo da formiga, se tornando uma desvantagem quando enfrentam ambientes mais complexos (lenteira, por exemplo), limitando seu acesso a microhabitats com grande disponibilidade de recursos (Kaspari & Weiser, 1999; Farji – Brener et al., 2004). Além disso, o tamanho dos olhos é um traço que pode estar associado à disponibilidade de luz (Schofield et al., 2016), de maneira que formigas que forrageiam em lugares abertos ou sobre a superfície da lenteira exibem olhos maiores do que formigas que forrageiam no interior da lenteira, onde claridade é menor (Weiser & Kaspari, 2006; Schofield et al., 2016).

Essas associações indicam como as assembleias de formigas podem ser modeladas pela complexidade da estrutura do habitat onde vivem. Entretanto, pouco se sabe sobre como os traços são afetados em gradientes

ambientais extensos cobrindo uma escala regional. No presente estudo, usamos os tipos de vegetação das áreas de estudo como um indicador da complexidade do hábitat para testar como a complexidade ambiental ao longo de um gradiente florestal na Amazônia pode selecionar os traços funcionais das formigas de solo.

O Bioma Amazônico possui uma alta heterogeneidade ambiental influenciada pelos tipos e origem dos solos (Quesada et al., 2011) que determinam junto com outros fatores climáticos o tipo e estrutura da vegetação (Schemerler et al., 2012). A fitofisionomia pode variar desde savana amazônica a floresta densa resultando em mais de 30 classes de vegetação, dependendo do sistema de classificação, dentro do mesmo bioma (Velooso et al., 1991; Emilio et al., 2010; PPBio, 2012), o que torna um ambiente modelo para investigar a seguinte questão: O gradiente de complexidade ambiental no bioma Amazônico pode predizer os traços funcionais das formigas de solo?

Nós selecionamos seis traços morfológicos das formigas (comprimento de Weber, largura da cabeça, comprimento do fêmur posterior, largura do olho, comprimento da mandíbula e comprimento do pecíolo) relacionados ao comportamento de forrageio e especialização a predação (Silva & Brandão, 2010; Bishop et al., 2015) e prevemos diferenças nos traços funcionais com base nas seguintes hipóteses (Kaspari & Weiser, 1999; Fowler et al., 1991; Schofield et al., 2016):

I – A seleção natural deve favorecer formigas grandes com fêmur relativamente maior em ambientes mais simples de maneira que com o aumento da complexidade do ambiente (mais liteira) o tamanho médio do corpo e o comprimento relativo do fêmur sejam menores. Essa relação é chamada de Hipótese da Rugosidade do Terreno (Kaspari & Weiser, 1999).

II - Nós esperamos que o tamanho médio dos olhos seja menor nas assembleias de formigas nas florestas densas do que as assembleias de formigas das savanas. Essa relação é chamada de Hipótese do Olho, dependendo da disponibilidade de luz (Schofield et al., 2016).

III - Mandíbulas grandes permitem a predação de presas maiores (Fowler et al., 1991) mas o oposto não se aplica com mandíbulas pequenas. A maior oferta de recursos pode favorecer espécies com mandíbulas que permitem acesso a uma amplitude maior de tamanho das presas. Da mesma forma, o pecíolo permite a mobilidade do gáster, logo, pecíolos maiores permitem uma mobilidade maior no uso do ferrão, sendo assim, as florestas densas devem abrigar mais formigas com mandíbulas e pecíolos maiores. Essas hipóteses são chamadas de Hipótese da Especialização Predatória (Schofield et al., 2016).

Nós usamos dados de assembleias de formigas de solo amostradas em vários pontos de coleta na Amazônia Brasileira (Oliveira et al., 2009; Souza et al., 2012; Baccaro et al., 2013; Souza et al., 2016) com delineamentos amostrais padronizados permitindo o uso desse banco de dados para estudos integrados em grande escala. Traços funcionais associados às condições ambientais podem ser usados para predizer como os organismos se comportarão frente às alterações ambientais e mudanças climáticas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREAS DE ESTUDO

As formigas foram coletadas em oito locais de amostragem mantidos pelo Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio) situados na Amazônia Brasileira (Figura 1). Esses sítios cobrem um gradiente latitudinal de 1.050 km de extensão (entre o primeiro e o último ponto de coleta, no sentido Norte/Sul). Os locais de coleta, as coordenadas geográficas, os tipos de vegetação em cada local, a precipitação mensal mínima e máxima, a quantidade de parcelas e o número de amostras em cada local de coleta estão sumarizados na Tabela 1.

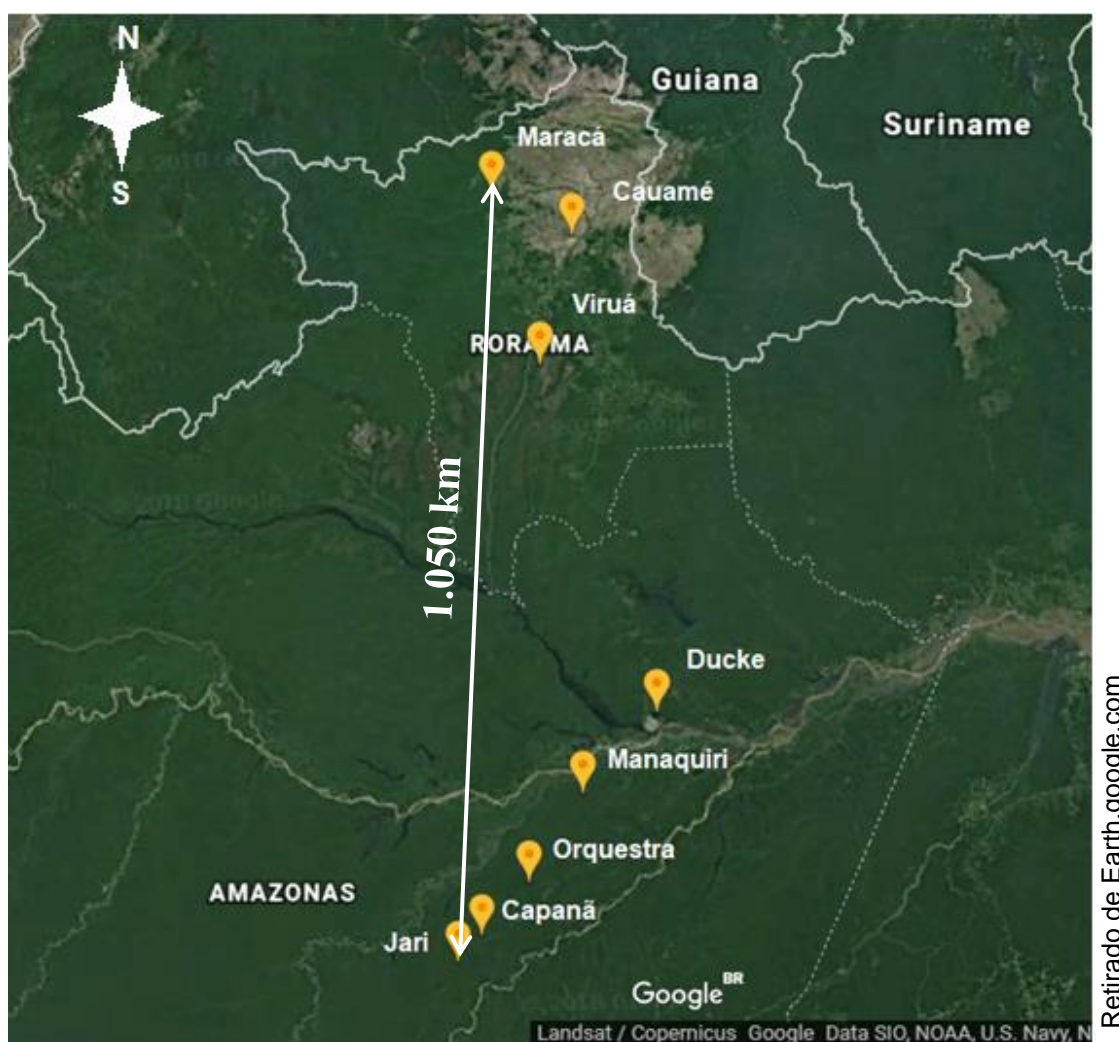


Figura 1. Mapa da área de estudo. Localização dos oito sítios de coleta (balões amarelos) ao longo do gradiente latitudinal na região Amazônica.

2.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL

O desenho amostral dos sítios de coleta segue o sistema RAPELD, que vem da junção de RAP (“rapid assessment”) e PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração), que é uma extensão do programa “LTER - Long Term Ecological Research” (Magnusson et al., 2013). Este sistema foi instituído para facilitar a integração de dados de diferentes campos e períodos de pesquisa, e

visando minimizar os custos das pesquisas, uma vez que esse sistema permite responder uma ampla variedade de perguntas, e comparar seus resultados com outras áreas do mesmo sistema (Costa & Magnusson, 2010). Nos sítios de pesquisa há um sistema de deslocamento que consiste em trilhas paralelas, com 5 km cada, distantes 1 km uma das outras. Em cada trilha, estão distribuídas 5 parcelas de 250 m que seguem curva de nível de relevo para minimizar a variação edáfica do local, estando distantes entre si 1 km. O número de parcelas por local de coleta abrangeu de 5 a 30. No entanto o esforço amostral e a distribuição espacial das subamostras foram iguais entre todas as parcelas (Tabela 1).

2.3 COLETA DO MATERIAL

As formigas de solo foram coletadas entre setembro de 2006 e junho de 2012. As formigas utilizadas neste estudo foram amostradas com armadilhas de queda (pitfall), colocadas em intervalos de 25 m uma das outras totalizando 10 amostras por parcela. Os pitfalls (copos de plástico de 8 cm de comprimento por 9,5 cm de diâmetro) foram enterrados até sua borda ficar no mesmo nível do solo e foram preenchidos com 1/3 de água e algumas gotas de detergente. Após 48 horas as armadilhas foram recolhidas, as formigas foram triadas e colocadas em álcool 90% para preservação do material em laboratório (Souza et al., 2016). Espécies estritamente arborícolas ou arborícolas que descem ao solo para forragear que eventualmente foram capturadas nas armadilhas não foram incluídas nas análises (ver Apêndice S1).

As formigas coletadas foram classificadas até nível de gênero com o auxílio de chaves taxonômicas (Holldobler & Wilson, 1990; Baccaro et al., 2015). Posteriormente, as formigas foram morfotipadas e, quando possível, foram identificados até nível de espécie por especialistas e através da comparação com espécimes em coleções anteriormente identificadas. O material coletado foi depositado na Coleção de Invertebrados do INPA.

2.4 TRAÇOS FUNCIONAIS

Seis traços morfológicos relacionados ao comportamento e especialização de forrageio foram medidos de cada espécie/morfoespécie (Tabela 2). Todos os traços morfológicos, exceto comprimento da mandíbula, foram padronizados pelo tamanho do corpo da formiga (valor do traço/Comprimento de Weber), para obtermos o valor do traço relativo ao tamanho da formiga (Schofield et al., 2016). A largura da cabeça foi usada para padronizar o comprimento da mandíbula, uma vez que ela está mais relacionada através da estrutura muscular que envolve a área de inserção da mandíbula (Bishop et al. 2015). O número de indivíduos medidos por espécie variou de 1 a 6 espécimes, dependendo da abundância da espécie. Selecionamos os indivíduos de localidades diferentes, para as espécies mais abundantes, para contemplar a variação natural dos traços funcionais ao longo do gradiente ambiental. Somente as operárias das espécies de formigas foram medidas, e para as espécies polimórficas, apenas operárias menores foram selecionadas para padronização do tamanho. Todas as medidas foram realizadas no estereomicroscópio Leica M 125 com o auxílio do programa Leica Application Suite, Versão: 4.8.0.

Tabela 1. Os locais de coleta ordenados no sentido Norte/Sul do Brasil, coordenadas geográficas, os tipos de vegetação em cada local de coleta, a média da precipitação acumulada mensal mínima e máxima entre os anos 2000 a 2012, a quantidade de parcelas e o número de amostras por parcela em cada sítio.

Local	Coordenadas geográficas	Tipos de vegetação	Precipitação mínima mensal	Precipitação máxima mensal	Número de parcelas	Número de amostras por parcela
Maracá	03 23 45.60 N 61 28 24.61 O	Floresta ombrófila aberta; Floresta semidecídua; Floresta decídua; Campinarana florestada	18.38	467.34	30	10
Cauamé	02 52 01.20 N 60 38 02.40 O	Savana aberta	18.93	467.64	11	10
Viruá	01 27 01.72 N 61 01 28.96 O	Floresta ombrófila aberta; Campinarana florestada; Campinarana estacional; Campina	30.57	511.52	30	10
Ducke	02 58 17.51 S 59 57 28.43 O	Floresta ombrófila densa	49.82	467.78	30	10
Manaquiri	03 41 24.00 S 60 18 36.00 O	Floresta ombrófila aberta	57.79	434.97	10	10
Orquestra	04 59 04.16 S 61 34 14.20 O	Floresta ombrófila densa	79.55	484.61	5	10
Capanã	05 37 31.92 S 62 10 56.92 O	Floresta ombrófila densa	41.75	480.25	5	10
Jari	05 57 26.94 S 62 29 20.51 O	Floresta ombrófila densa	42.70	493.55	5	10

Tabela 2. Seis caracteres selecionados para descrever os traços morfológicos, seu significado funcional em formigas de solo e estudos de referência para cada caractere.

Caracteres/Medida	Significado funcional	Referência
Comprimento da mandíbula	Mandíbulas maiores permitem o acesso a uma amplitude maior do tamanho da presa.	Weiser & Kaspari (2006), Fowler et al., (1991)
Largura da cabeça	A largura da cabeça está ligada a estratégia predatória. Formigas com cabeças mais largas suportam mandíbulas maiores, logo, predam presas maiores.	Kaspari (1993)
Largura do olho	O tamanho dos olhos compostos é uma característica importante na busca por recursos alimentares, especialmente para espécies predadoras.	Weiser & Kaspari (2006)
Comprimento do pecíolo	Espécies predadoras possuem pecíolo grande e uma articulação muito eficiente, que lhes conferem uma grande flexibilidade do gáster facilitando o uso do ferrão.	Fowler et al., (1991)
Comprimento do fêmur da perna posterior	Pernas maiores podem permitir uma locomoção mais rápida e eficiente, entretanto, torna-se uma desvantagem por aumentar a área transversal do corpo da formiga limitando seu acesso a ambientes intersticiais.	Feener et al. (1988), Kaspari & Weiser (1999)
Comprimento do Weber	É um indicador do tamanho do corpo, que é a chave para muitos traços da história de vida, como o uso de recursos.	Kaspari (1996), Kaspari & Weiser (1999)

2.5 GRADIENTE AMBIENTAL

Para avaliar como a complexidade ambiental pode selecionar os traços funcionais das formigas utilizamos a vegetação como um guia da complexidade de liteira. Os tipos de vegetação da Amazônia tem uma relação forte com a precipitação e biomassa da floresta (Saatchi et al., 2007), que por sua vez está correlacionada com a produção de liteira (Luizão et al., 2004) que é um fator chave na relação dos traços funcionais das formigas (Kaspari & Weiser, 1999; Weiser & Kaspari, 2006; Wiescher et al., 2012) Assim, nós usamos informações sobre as características da vegetação e clima, a altura das árvores e porcentagem de cobertura vegetal de cada tipo de vegetação para colocar essa variável em uma escala ordinal (Figura 2). Com base nas informações desses critérios, cada tipo de vegetação foi ordenado em níveis de complexidade ambiental sendo considerada mais simples a vegetação que tivesse informações com os menores valores e mais complexa a vegetação que tivesse os maiores valores (ver Apêndice S2).

As informações sobre o protocolo para a classificação dos tipos de vegetação de cada local estão disponíveis no site do PPBio (<http://ppbio.inpa.gov.br/>). Os dados da altura das árvores, porcentagem de cobertura vegetal e das características da vegetação e clima estão disponíveis no Manual Técnico da Vegetação Brasileira do IBGE (2012).

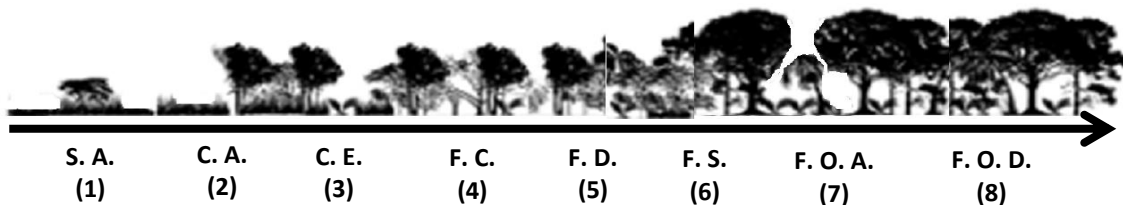


Figura 2. Organização hipotética dos tipos de vegetação em níveis de complexidade ambiental. S. A. – Savana aberta, C. A. – Campinarana arbustiva, C. E. – Campinarana estacional, F. C. - Floresta de campinarana, F. D. – Floresta decidual, F. S. – Floresta semidecidual, F. O. A. – Floresta ombrofila aberta e F. O. D. – Floresta ombrófila densa. Adaptado de Graça et al., 2017.

2.6 MÉTODOS ESTATÍSTICOS

Primeiramente, para capturar a variação da abundância relativa das espécies e minimizar o efeito das diferenças na riqueza de espécies entre os locais foi feita a média de cada traço funcional ponderado pela abundância (MPA) das espécies nos pitfalls e em cada assembleia (parcela) onde:

$$MPA_j = \frac{\sum_i^k x_i * f_i}{\sum_i^k s_i}$$

Na fórmula acima, x é o valor do traço da espécie i , f é a frequência da espécie i em cada parcela, s é o número de espécies coletadas na parcela e j representa os seis traços investigados. As análises foram realizadas tratando a assembleia (10 pitfalls por parcela) como a unidade amostral. Com o auxílio do pacote “LmerTest” (Kuznetsova et al., 2017) foi usado o Modelo Linear Misto Generalizado (GLMM) para avaliar o quanto da variação do traço funcional pode ser explicado apenas pela variável preditora controlando possíveis efeitos relacionados a localização dos sítios de coleta. Essa análise inclui no modelo um fator aleatório devido à autocorrelação espacial entre pontos de coleta mais próximos. Sendo assim, o local de coleta foi declarado como fator aleatório e a complexidade ambiental foi declarada como fator fixo nos modelos. Foi calculado para cada modelo o R^2 marginal (variação explicada apenas pelo fator fixo) e R^2 condicional (variação explicada pelo fator fixo e aleatório) usando o pacote “MuMIn” (Barton, 2018). Para uma melhor interpretação das relações ecológicas encontradas, foi feita uma racionalização da equação da reta ($Y = a + b * x$) em que $1/x$. Essa transformação ($Y = a + b * (1/x)$) pode fazer equações lineares descreverem curvas que tendem a parar de subir ou descer (curva assintótica). Isso foi feito por conta das relações tenderem ao equilíbrio em determinado ponto, logo, uma reta não seria o modelo mais adequado para explicar as associações entre os traços funcionais e o gradiente ambiental. Para a visualização das parciais dos gráficos utilizamos o pacote

“Visreg” (Breheny & Burchett, 2017). Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R Core Team 3.4.3 (2017).

3. RESULTADOS

Foram medidas 980 formigas pertencentes a 289 espécies/morfoespécies (ver Apêndice S3) coletadas nas 126 parcelas distribuídas ao longo de 1050 km do gradiente latitudinal estudado. O número de espécies variou consideravelmente entre cada local de coleta, desde 34 espécies em Cauamé a 209 espécies na Reserva Ducke (ver Apêndice S3). Ao todo, foram medidos 5.916 traços morfológicos.

Todos os traços funcionais foram influenciados pela complexidade ambiental. O Comprimento da mandíbula foi o traço melhor explicado pelo modelo ($R^2m = 0,51$, $R^2c = 0,51$), seguido pela largura do olho ($R^2m = 0,37$, $R^2c = 0,50$), comprimento do fêmur posterior ($R^2m = 0,25$, $R^2c = 0,35$), comprimento de Weber ($R^2m = 0,30$, $R^2c = 0,62$) e comprimento do pecíolo ($R^2m = 0,13$, $R^2c = 0,21$). No comprimento de Weber, o fator fixo explicou menos da metade da variação que seria explicada pelos fatores fixos e aleatórios ($R^2m = 0,30$, $R^2c = 0,62$), indicando que parte da variação desse traço ao longo do gradiente é explicada pela proximidade entre os pontos de coleta do que somente pela complexidade ambiental.

Tabela 3. Modelo Linear Misto Generalizado entre os traços funcionais e complexidade ambiental. O intercepto é o valor de Y quando o eixo X é igual a Zero, R^2 marginal (R^2m) é a variação explicada apenas pelo fator fixo (complexidade ambiental) e o R^2 condicional (R^2c) é a variação explicada pelo fator fixo e aleatório (complexidade ambiental e local de coleta).

Traços funcionais	Sumário dos Modelos			
	Intercepto	R^2m	R^2c	P
Comprimento de Weber	-0,687	0,30	0,62	0,001
Comprimento do fêmur posterior	0,095	0,25	0,35	0,001
Comprimento do pecíolo	-0,023	0,13	0,21	0,011
Largura do olho	0,022	0,37	0,50	< 0,001
Comprimento da mandíbula	-0,093	0,51	0,51	< 0,001

Formigas de tamanho pequeno e com fêmures relativamente grandes foram registradas em ambientes de menor complexidade ambiental (Figura 1a). Em ambientes de maior complexidade ambiental, o tamanho foi maior e o fêmur relativamente menor (Figura 1b). A largura dos olhos diminuiu conforme a complexidade ambiental aumenta (Figura 1c) e traços como o comprimento da mandíbula e pecíolo foram menores em ambiente menos complexos e maiores em ambientes de maior complexidade (Figura 1 d, e). De maneira geral, os traços funcionais exibiram uma variância maior nas vegetações com maior complexidade do que as mais simples (Figura 1 a, b, d).

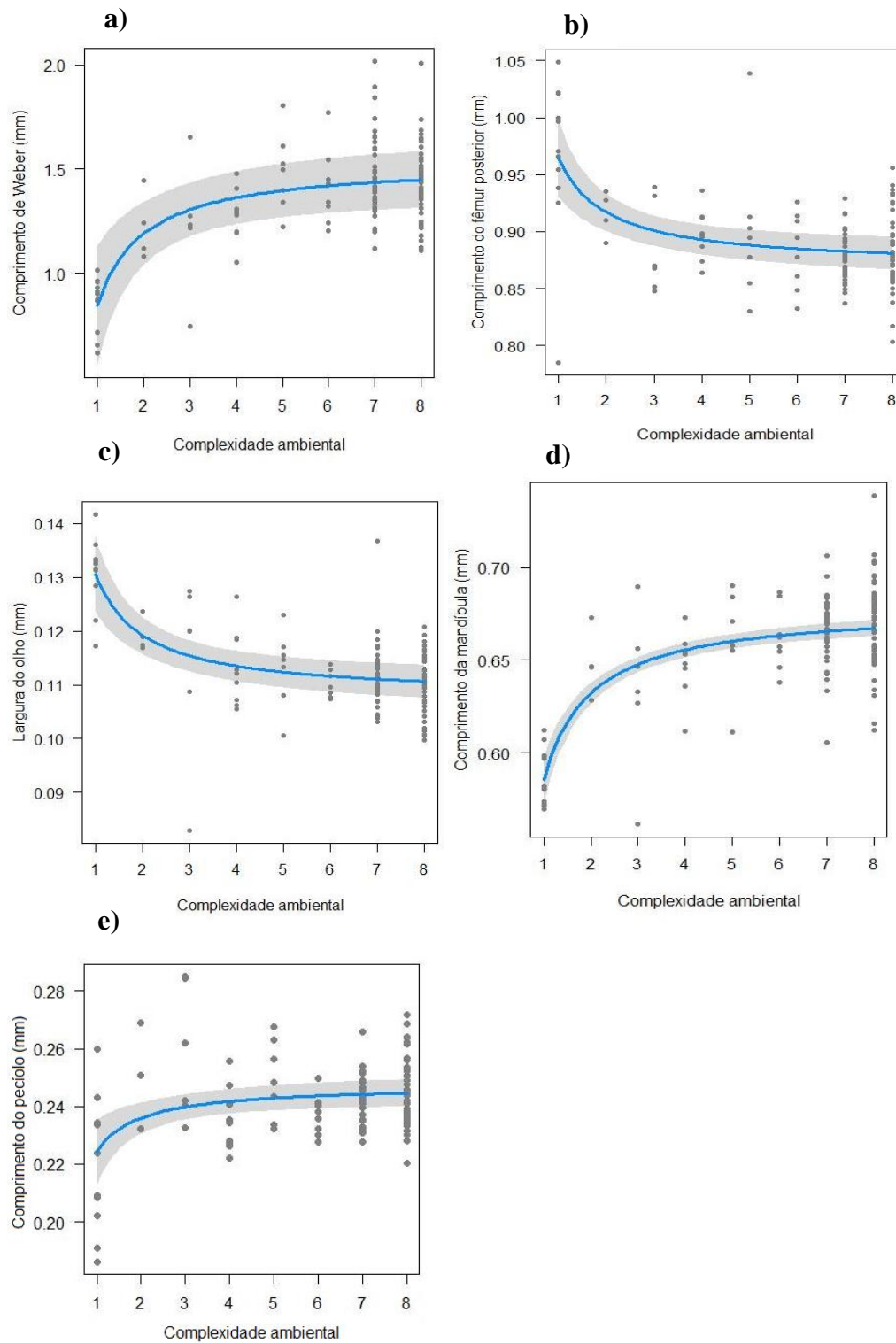


Figura 1. Relação entre a complexidade ambiental e a média ponderada dos traços funcionais relativizados de formigas por parcela. A linha azul representa o modelo e área cinza ao redor o intervalo de confiança de 95% dos modelos significativos.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram como as variações naturais na paisagem podem promover mudanças significativas na composição funcional e fenotípica

das formigas. A abordagem funcional focada em cada traço morfológico individualmente, além de mostrar como muda a composição funcional em relação à estrutura fenotípica das assembleias de formigas nos fornece informações sobre o comportamento das espécies e a relação desse comportamento com as diferentes estratégias de forrageio das formigas.

No presente estudo, formigas em habitats simples foram, em média, menores com fêmures relativamente grandes. Estas relações estão parcialmente de acordo com nossas previsões. Nós hipotetizamos que encontraríamos formigas maiores em habitats simples por conta de exibirem pernas relativamente mais longas, como previsto pela I - Hipótese da Rugosidade do Terreno (Kaspari & Weiser, 1999), e evidenciado em trabalhos ao longo de vegetações de pastagens e remanescentes florestais (Yates et al., 2014), comparando assembleias de savana e florestas tropicais (Schofield et al., 2016) e experimentos em campo (Gibb & Parr, 2013). No entanto, resultados similares aos nossos foram encontrados em estudos comparando a morfologia de formigas distribuídas ao longo de mosaicos de vegetação de savana e floresta onde viram que o tamanho das pernas das formigas foram maiores em vegetações com menos cobertura de liteira, mas o tamanho do corpo não diferiu (Parr & Parr, 2003; Wiescher et al., 2012). Nossos resultados reforçam a ideia de que o padrão de pernas maiores em ambientes simples ou planos não é um resultado impulsionado pela alometria das pernas de formigas grandes, e consequentemente pernas mais longas ocorrendo em habitats simples, mas sim uma vantagem ecológica de determinado traço em certas condições ambientais (Wiescher et al., 2012). Pernas grandes dão mais velocidade na busca por recursos e na fuga de predadores (Hurlbert et al., 2008), entretanto essa vantagem é aumentada em habitats com menos obstáculos (Gibb & Parr, 2013). Por outro lado, pernas menores oferecem vantagem para se infiltrarem nos interstícios da liteira na busca por recursos e abrigo (Farji – Brener et al., 2004). Nós sugerimos que a complexidade na estrutura do habitat pode atuar como um “filtro ambiental” selecionando características em particular (pernas curtas ou compridas), não como um reflexo de outros atributos (corpo pequeno ou grande), mas como resposta a vantagem oferecida pelo ambiente a determinado traço.

De acordo com nossas previsões, formigas em áreas mais densas tiveram olhos menores e mandíbulas maiores. Duas hipóteses descrevem bem essa relação com formigas: II - Hipótese do Tamanho do Olho, dependendo da disponibilidade de luz e III - Hipótese da Especialização Predatória (Schofield et al., 2016). A Hipótese do Tamanho do Olho afirma que ambientes com uma alta condição de luminosidade, as formigas podem se orientar e navegar melhor através da visão. De maneira contrária, em locais com baixa condição de luminosidade a utilidade de orientação pela visão se torna menor de modo que outros sentidos podem ser favorecidos (olfato ou tátil, por exemplo). Com isso a pressão seletiva para olhos maiores é menor nas florestas, levando a assembleia a exibir, em média, olhos menores. Relação semelhante já tinha sido sugerida entre espécies de formigas que forrageiam na superfície e no interior da liteira (Weiser & Kaspari, 2006), dessa maneira, os sítios com um grande acúmulo de liteira podem favorecer espécies que habitam esse microclima. Além disso, muitas espécies que forrageiam nesse ambiente são predadoras (Silva & Brandão, 2010; Weiser & Kaspari, 2006), logo, isto sugere

que florestas densas podem suportar mais espécies predadoras com essas características do que savanas por conta da maior disponibilidade de micro habitat para essas espécies. Por outro lado, espécies predadoras que exibem olhos extremamente grandes, como é o caso da *Gigantiops destructor* (Fabricius, 1804), ocorrem predominantemente em ambientes florestados. Futuras comparações entre formigas que forrageiam entre períodos distintos do dia (diurna ou noturna) podem explicar ainda mais como a capacidade visual das formigas é influenciada pelo grau de luminosidade do hábitat.

A relação positiva do comprimento da mandíbula com o aumento da complexidade do ambiente provavelmente está associado com a especialização predatória das formigas. Em ambientes mais produtivos, a disponibilidade de recurso é maior, logo, a possibilidade de encontrar presas de tamanhos variados é maior. Dessa forma, o investimento na construção de uma mandíbula grande para presas maiores torna-se um fator importante para às espécies predadoras (Fowler et al., 1991). Além disso, análises da classificação com base na morfologia de formigas têm mostrado que espécies de generalistas exibem mandíbulas pequenas (Silva & Brandão, 2010), e esse comportamento tem sido relacionado à habitats simples e abertos (Bishop et al., 2015; Schofield et al., 2016). O investimento na especialização a determinado hábito alimentar, podendo ser carnívoro ou herbívoro, não parece valer apenas em habitats improdutivos por conta da imprevisibilidade na disponibilidade de alimento. Desse modo, formigas onívoras, saprófagas ou granívoras, pertencentes à guilda de generalistas (Silva & Brandão, 2010), pode representar a melhor estratégia para sobreviver em condições ambientais menos estáveis. Foi encontrada uma relação fraca entre o comprimento do pecíolo e a complexidade do ambiente. Nós hipotetizamos que formigas com pecíolos maiores seriam mais abundantes em ambientes produtivos devido a maior disponibilidade de recurso (presas). Embora o tamanho do pecíolo possa influenciar o desempenho de espécies predadoras (Fowler et al., 1991), essa guilda de formigas é separada em predadoras especializadas e generalistas (Fowler et al., 1991; Silva & Brandão, 2010) onde o tamanho e a forma do pecíolo são distintos (Silva & Brandão, 2010) e por isso, possivelmente, não detectamos uma relação mais expressiva.

Um padrão que se repetiu em todos os traços investigados foi que a diferença entre as assembleias ao longo do gradiente de complexidade ambiental foi predominantemente entre a vegetação mais simples (no caso, savana amazônica) e as vegetações intermediárias (entre Floresta de campinarana e Florestas estacionais) fazendo com que a relação entre os traços e complexidade fosse melhor representada por uma curva. Em média, as assembleias exibiram traços similares entre as florestas. Um ponto importante que precisa ser levantado sobre essa questão é que o tipo de vegetação floresta ombrófila densa, que representa um grande número de parcelas (37%), exibe uma variação acentuada na vegetação entre áreas baixas (baixios) e áreas altas (platôs). Platôs são áreas com vegetação bem fechada, solo argiloso e maior volume de liteira, baixios são áreas com vegetação mais aberta, solo arenoso e percolação de água (Luizão et al., 2004; Castilho et al., 2006). Dada à escala do nosso trabalho, essas diferenças aumentaram a heterogeneidade de florestas densas, e conseqüentemente, formigas nesses locais acabaram exibindo traços mais variáveis.

Embora haja essa distinção nas condições ambientais dentro do mesmo tipo de vegetação, formigas ocupam uma variedade muito maior de nichos em florestas do que em qualquer outro tipo de hábitat (Bihn et al., 2010; Yates & Andrew, 2011; Schofield et al., 2016) e isso pode fazer com que a proporção de espécies com determinadas características sejam melhor distribuídas nessas condições ambientais. Mensurar a variação do acúmulo de liteira entre e dentro dos tipos de florestas pode esclarecer melhor se o padrão de mudança fenotípica e funcional das formigas se mantém em escalas espaciais menores.

Em geral, este trabalho mostra como o ambiente pode selecionar traços dos organismos, ressaltando a diferença na estrutura funcional em nível de assembleia. Estudos futuros investigando se a complexidade ambiental pode alterar os traços morfológicos em nível de população podem ser usados para inferir se essas diferenças no hábitat podem atuar como um mecanismo evolutivo selecionando os traços relacionados ao tipo de habitat em que vivem.

5. AGRADECIMENTOS

D. R. G. e A. C. são gratos à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal e Nível Superior (CAPES) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Amazonas (FAPEAM) pelo fornecimento de bolsas de estudo durante este estudo. Agradecemos a Coleção de Invertebrados do INPA pela disponibilidade do estereomicroscópio para as medidas das formigas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baccaro, Fabricio Beggiato, Jorge Luiz P. De Souza, Elizabeth Franklin, V. I. C. T. O. R. Lemes Landeiro, and William E. Magnusson. "Limited effects of dominant ants on assemblage species richness in three Amazon forests." *Ecological Entomology* 37, no. 1 (2012): 1-12.
- Barton, Kamil, and Maintainer Kamil Barton. "Package 'MuMIn'." (2018).
- Bihn, Jochen H., Gerhard Gebauer, and Roland Brandl. "Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests." *Ecology* 91, no. 3 (2010): 782-792.
- Bishop, Tom R., Mark P. Robertson, Berndt J. Rensburg, and Catherine L. Parr. "Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages." *Journal of Biogeography* 42, no. 9 (2015): 1776-1786.
- Bishop, Tom R., Mark P. Robertson, Heloise Gibb, Berndt J. Van Rensburg, Brigitte Braschler, Steven L. Chown, Stefan H. Foord et al. "Ant assemblages have darker and larger members in cold environments." *Global Ecology and Biogeography* 25, no. 12 (2016): 1489-1499.
- Breheny, Patrick, and Woodrow Burchett. "Visualization of regression models using visreg." *R package* (2013): 1-15.
- Castilho, Carolina V., William E. Magnusson, R. Nazaré O. de Araújo, Regina CC Luizao, Flávio J. Luizao, Albertina P. Lima, and Niro Higuchi. "Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography." *Forest ecology and management* 234, no. 1-3 (2006): 85-96.

Cornwell, William K., Dylan W. Schilck, and David D. Ackerly. "A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume." *Ecology* 87, no. 6 (2006): 1465-1471.

Costa, Flávia Regina Capelotto, and William Ernest Magnusson. "The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity? the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia." (2010).

Farji-Brener, Alejandro G., Gilbert Barrantes, and Adriana Ruggiero. "Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants." *Oikos* 104.1 (2004): 165-171.

Feener Jr, D. H., J. R. B. Lighton, and G. A. Bartholomew. "Curvilinear allometry, energetics and foraging ecology: a comparison of leaf-cutting ants and army ants." *Functional Ecology* (1988): 509-520.

Fowler, H.G., Forti, L.C., Brandão, C.R.F., Delabie, J.H.C. & Vasconcelos, H.L. 1991: Ecologia nutricional de formigas. In: Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. (Eds.): Ecologia nutricional de insetos. – Editora Manule, Sao Paulo, Brazil, pp. 131-223.

Gibb, Heloise, and Catherine L. Parr. "Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents." *PLoS One* 8, no. 5 (2013): e64005.

Graça, Marlon B., Pedro ACL Pequeno, Elizabeth Franklin, Jorge LP Souza, and Jose W. Morais. "Taxonomic, functional, and phylogenetic perspectives on butterfly spatial assembly in northern Amazonia." *Ecological Entomology* 42, no. 6 (2017): 816-826.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The ants*. Springer, Berlin.

Hurlbert, Allen H., Ford Ballantyne, and Scott Powell. "Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants." *Ecological Entomology* 33, no. 1 (2008): 144-154.

Kaspari, Michael. "Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants." *Oecologia* 96, no. 4 (1993): 500-507.

Kaspari, Michael. "Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest." *Oecologia* 105, no. 3 (1996): 397-404.

Kaspari, M., and M. D. Weiser. "The size–grain hypothesis and interspecific scaling in ants." *Functional ecology* 13, no. 4 (1999): 530-538.

Keddy, Paul A. "Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology." *Journal of Vegetation Science* 3, no. 2 (1992): 157-164.

Kuznetsova, Alexandra, Per Bruun Brockhoff, and Rune Haubo Bojesen Christensen. "Package 'lmerTest'." *R package version 2*, no. 0 (2015).

Levin, Simon A. "The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture." *Ecology* 73, no. 6 (1992): 1943-1967.

Luizão, Regina CC, Flávio J. Luizão, Romilda Q. Paiva, Terezinha F. Monteiro, Lucinéia S. Sousa, and Bart Kruijt. "Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest." *Global Change Biology* 10, no. 5 (2004): 592-600.

McGill, Brian J. "Matters of scale." *Science* 328.5978 (2010): 575-576.

Oliveira, Pollyana Yvonica de, Jorge Luiz Pereira de Souza, Fabricio Beggiato Baccaro, and Elizabeth Franklin. "Ant species distribution along a topographic gradient in a "terra-firme" forest reserve in Central Amazonia." *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 44, no. 8 (2009): 852-860.

Parr, Z. J. E., C. L. Parr, and S. L. Chown. "The size-grain hypothesis: a phylogenetic and field test." *Ecological Entomology* 28, no. 4 (2003): 475-481.

Peters, Marcell K., Jasmin Peisker, Ingolf Steffan-Dewenter, and Bernhard Hoiss. "Morphological traits are linked to the cold performance and distribution of bees along elevational gradients." *Journal of biogeography* 43, no. 10 (2016): 2040-2049.

Quesada, C. A., J. Lloyd, L. O. Anderson, N. M. Fyllas, M. Schwarz, and C. I. Czimczik. "Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites." (2011): 1415-1440.

R version 3.4.3 (2017-11-30) -- "Kite-Eating Tree". Copyright (C) 2017 The R Foundation for Statistical Computing.

Rodríguez, Miguel Á., Miguel Á. Olalla-Tárraga, and Bradford A. Hawkins. "Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere." *Global Ecology and Biogeography* 17, no. 2 (2008): 274-283.

Saatchi, Susan S., R. A. Houghton, R. C. Dos Santos Alvala, João Viane Soares, and Yifan Yu. "Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin." *Global Change Biology* 13, no. 4 (2007): 816-837.

Schofield, Sophie F., Tom R. Bishop, and Catherine L. Parr. "Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes." *Myrmecological News* 23 (2016): 129-137.

Schmerler, J., R. Vásquez, R. Paiva, N. M. Fyllas, A. Peña Cruz, M. Silveira, H. Ramírez et al. "Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate." (2012).

Silva, Rogério R. "Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages." *Ecological Monographs* 80, no. 1 (2010): 107-124.

Sobral, Fernando Landa, and Marcus Vinicius Cianciaruso. "Estrutura filogenética e funcional de assembléias:(re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais." (2012).

Souza, Jorge Luiz Pereira, Fabricio Beggiato Baccaro, Victor Lemes Landeiro, Elizabeth Franklin, and William Ernest Magnusson. "Trade-offs between

complementarity and redundancy in the use of different sampling techniques for ground-dwelling ant assemblages." *Applied Soil Ecology* 56 (2012): 63-73.

Souza, Jorge Luiz Pereira, Fabricio Beggiato Baccaro, Victor Lemes Landeiro, Elizabeth Franklin, William Ernest Magnusson, Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno, and Itanna Oliveira Fernandes. "Taxonomic sufficiency and indicator taxa reduce sampling costs and increase monitoring effectiveness for ants." *Diversity and Distributions* 22, no. 1 (2016): 111-122.

Sommer, Brigitte, Peter L. Harrison, Maria Beger, and John M. Pandolfi. "Trait-mediated environmental filtering drives assembly at biogeographic transition zones." *Ecology* 95, no. 4 (2014): 1000-1009.

Weiher, Evan, Deborah Freund, Tyler Bunton, Artur Stefanski, Tali Lee, and Stephen Bentivenga. "Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366, no. 1576 (2011): 2403-2413.

Weiser, Michael D., and Michael Kaspari. "Ecological morphospace of New World ants." *Ecological Entomology* 31, no. 2 (2006): 131-142.

Wiescher, Philipp T., Jessica MC Pearce-Duvet, and Donald H. Feener. "Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering." *Oecologia* 169, no. 4 (2012): 1063-1074.

Yates, Michelle L., Nigel R. Andrew, Matthew Binns, and Heloise Gibb. "Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale." *PeerJ* 2 (2014): e271.

Yates, Michelle, and Nigel R. Andrew. "Comparison of ant community composition across different land-use types: assessing morphological traits with more common methods." *Austral Entomology* 50, no. 2 (2011): 118-124.

7. INFORMAÇÃO DE SUPORTE

Apêndice S1. Táxons e quantidade total de espécies/morfoespécies estritamente arborícolas ou que eventualmente descem ao solo para forragear que foram coletadas nas armadilhas e foram retiradas das análises.

Apêndice S2. Informações usadas como critérios para ordenar a vegetação em níveis de complexidade ambiental.

Apêndice S3. Quantidade total de espécies/morfoespécies coletadas, táxon e quantidade de indivíduos medidos de cada espécie e quantidade total de formigas medidas.

Apêndice S4. Táxons e riqueza de espécies em cada local de coleta.