



Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Tese de Doutorado

**Ecologia Funcional de Uma Metacomunidade de Formigas no Bioma
Pampa**

Murilo Zanini David

Porto Alegre, dezembro 2023

Murilo Zanini David

Ecologia Funcional de Uma Metacomunidade de Formigas no Bioma Pampa

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título Doutor em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Valério Pillar

Coorientadora: Dra. Luciana Podgaiski

Porto Alegre, novembro 2023

CIP - Catalogação na Publicação

David, Murilo Zanini
Ecologia Funcional de Uma Metacomunidade de
Formigas do Bioma Pampa / Murilo Zanini David. --
2023.
128 f.
Orientador: Valério Pillar.

Coorientadora: Luciana Podgaiski.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de
Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2023.

1. Ecologia Funcional. 2. Mirmecologia. 3. Ecologia
de Comunidades. 4. Pampa. 5. Community Assembly. I.
Pillar, Valério, orient. II. Podgaiski, Luciana,
coorient. III. Título.

**“This is the scientific study of the
structure, behavior, and habitats of living
organisms.”**

Verbete da definição de ecologia (GURPS 4E)

AGRADECIMENTOS

Meu agradecimento aqui cabe a poucas pessoas, pois meu doutorado foi uma jornada majoritariamente solitária, inteiramente imersa em um período conturbado do mundo e da minha vida, onde amadureci como ser humano e aprendi a ser minha melhor versão.

Agradeço à CAPES pela bolsa de doutorado e ao projeto PELD - Campos Sulinos pelo financiamento das minhas saídas de campo.

Agradeço ao professor Valério e a Dra. Luciana Podgaiski pela orientação e pelos valiosos ensinamentos em ecologia quantitativa e mirmecologia, os quais sulcaram minha forma de pensar a ciência ecológica.

Agradeço aos amigos, de dentro da UFRGS, em especial ao Maico, por serem os únicos a entenderem os meus anseios ecológicos em meio ao caos.

Agradeço aos amigos de fora da UFRGS, estes inúmeros, nos meus ciclos sociais de RPG, música e biologia, por tornarem meus dias mais tranquilos, valorizarem minhas conquistas pessoais que em nada tangem à academia, mas que me são inimaginavelmente caras, e necessárias para que eu seja feliz.

Agradeço a minha família, a qual bem como a evolução, a genética e a biogeografia são pilares fundamentais da ciência ecológica, esta da minha vida o é.

Meus pais e irmão, pelo apoio incondicional, cuidados com o Bernardo, amor e tempo dedicado.

Minha esposa Tatiana, companheira de todos os momentos, por estar ao meu lado sendo meu suporte emocional e afetivo, pelo amor dedicado a mim e à nossa família.

Meu filho, Bernardo, por ser minha força, o sorriso que me conforta e o motivo por acreditar mais em mim mesmo.

Obrigado.

1 **Resumo**

2 Esta tese investiga a estrutura funcional de uma metacomunidade de formigas nos
3 Campos Sulinos, mais especificamente no bioma Pampa, explorando detalhadamente o
4 papel dos atributos funcionais, filtros ambientais e padrões de dominância ecológica. O
5 primeiro capítulo explora o impacto de variáveis ambientais na escala de micro-habitat
6 sobre a estrutura funcional dessas comunidades de formigas. Para isso, utilizaram-se
7 atributos como a distância de Weber, o comprimento relativo do fêmur e o formato da
8 cabeça. O estudo utilizou armadilhas de queda para amostrar formigas em uma área de
9 160 hectares de campos naturais sob manejo pastoril. Os dados coletados a partir dessas
10 armadilhas foram utilizados em todos os capítulos subsequentes. Apesar da expectativa
11 de que os filtros ambientais influenciassem a média e diversidade funcional das
12 comunidades de formigas, os resultados revelam uma influência limitada de fatores
13 abióticos (i.e., condição hidrológica, frequência de solo exposto) e estruturais
14 (intensidade de pastejo) que compunham os descritores do gradiente ambiental local.
15 Entretanto, *Eryngium horridum*, uma espécie importante para a estrutura da vegetação
16 campestre, está positivamente correlacionada à diversidade funcional nessa escala,
17 conhecidamente relacionado ao aumento na diversidade de recursos devido à disposição
18 das folhas de sua parte vegetativa. Isso destaca a importância dos processos de filtro
19 ambiental para a estrutura funcional da mirmecofauna na escala de micro-habitat. Esses
20 processos estão diretamente relacionados à disponibilidade de nicho e às estratégias de
21 obtenção de recursos durante a estruturação dessas comunidades, afetando atributos como
22 o formato da cabeça. Essa dinâmica é modulada pelo caráter permanente dos descritores
23 ambientais, que parecem se sobressair em relação àqueles de caráter mais transitório,
24 como a riqueza de espécies de plantas. O segundo capítulo introduz uma metodologia
25 inovadora para inferir as relações entre atributos funcionais e a estruturação de
26 comunidades sem a medição direta de fatores ambientais ou bióticos envolvidos no

1 processo. Testando esse método na presente metacomunidade de formigas, o estudo mede
2 a correlação entre a composição de espécies com base em probabilidades de co-ocorrência
3 e a composição de espécies com base em similaridades funcionais. A forma da cabeça das
4 formigas é identificada como um atributo importante para a estruturação dessas
5 comunidades em escala de micro-habitat, corroborando com os resultados obtidos no
6 capítulo I. Essa metodologia oferece uma ferramenta útil, em especial para comunidades
7 onde há informações limitadas sobre a ecologia da mirmecofauna local, proporcionando
8 um ponto de partida para identificar atributos-chave envolvidos no processo de
9 estruturação de comunidades. O terceiro, e último, capítulo aborda o conceito de
10 dominância ecológica nessa metacomunidade. Considerando a dominância como a
11 proporção de biomassa das espécies na metacomunidade, o estudo vai além do tradicional
12 panorama baseado em competição na construção das hierarquias de dominância,
13 usualmente aferidas via observação de interações em iscas. Investigando a correlação
14 entre dominância e atributos funcionais, a pesquisa revela uma hierarquia funcional entre
15 as espécies de formigas baseadas no atributo de comprimento do fêmur. O estudo também
16 explora a influência dos atributos funcionais nas interações entre espécies, revelando que,
17 uma vez controlados os efeitos do ambiente ambientais, os atributos funcionais medidos
18 não exercem um impacto direto nas associações entre espécies. Em vez disso, a
19 significância das correlações entre as probabilidades condicionais de ocorrência de
20 formigas está positivamente relacionada ao fenômeno da dominância, onde formigas mais
21 dominantes estabelecem relações mais significativas em média, interagindo mais do que
22 espécies subordinadas. Dessa forma, os resultados sugerem que a dominância está mais
23 relacionada às relações atributo-ambiente e não às interações diretas entre espécies. Em
24 conclusão, esta tese representa uma contribuição significativa para o campo da
25 mirmecologia, ampliando o entendimento sobre as relações entre fatores ambientais,

1 atributos funcionais e padrões de dominância na estruturação de comunidades de
2 formigas nos Campos Sulinos.

3 **Palavras-chave:**

4 Ecologia de Comunidades; Ecologia Funcional; Mirmecologia; Dominância; Campos
5 Sulinos

1 **Abstract**

2 This thesis investigates the functional structure of an ant metacommunity in South
3 Brazil grasslands, specifically in the Pampa biome, providing a detailed exploration of
4 the roles of functional traits, environmental filters, and ecological dominance patterns.
5 The first chapter examines the impact of environmental variables at the microhabitat scale
6 on the functional structure of these myrmecological communities. Traits such as Weber
7 length, relative femur length, and head shape were utilized in this study, which employed
8 pitfall traps to sample ants in a natural grassland area of 160 hectares under grazing
9 management. Despite the expectation that environmental filters would influence the
10 functional diversity of ant communities, the results reveal a limited influence of abiotic
11 factors (i.e., hydrological condition, bare soil) and structural factors (grazing intensity)
12 that comprised the descriptors of the local environmental gradient. However, *Eryngium*
13 *horridum*, an important species for grassland vegetation structure, is positively correlated
14 with functional diversity at this scale, a correlation known to be related to an increase in
15 resource diversity due to the overlaid leaf disposition of its vegetative parts. This
16 underscores the importance of environmental filtering for the functional structure of the
17 myrmecofauna at the microhabitat scale. These processes are directly related to niche
18 availability and resource acquisition strategies during community assembly, affecting
19 traits such as head shape. This dynamic seems to be modulated by the permanent nature
20 of the environmental descriptors, which seem to prevail over more transient factors, such
21 as plant species richness. The second chapter introduces a novel methodology to infer
22 relationships between functional traits and community assembly without direct
23 measurement of environmental or biotic factors involved in the process. Testing this
24 method on the present ant metacommunity, the study measures the correlation between
25 species composition based on co-occurrence probabilities and species composition based

1 on functional similarities. The head shape of ants configures an important trait for the
2 community assembly at the microhabitat scale, in consonance with the results obtained
3 in Chapter I. This methodology provides a useful tool, especially for communities with
4 limited information on the ecology of the local ant fauna, offering a starting point to
5 identify key-traits involved in the community assembly process. The final chapter
6 addresses the concept of ecological dominance in this metacommunity. Considering
7 dominance as the proportion of species biomass in the metacommunity, the study goes
8 beyond the traditional framework of competition-based dominance hierarchies, typically
9 assessed by observing interactions at baits. Investigating the correlation between
10 dominance and functional traits, the research reveals a trait-hierarchy among ant species
11 based on the femur length. The study also explores the influence of functional traits on
12 species interactions, revealing that, once environmental effects are controlled, the
13 measured functional traits do not exert a direct impact on species associations. Instead,
14 the significance of correlations between conditional occurrence probabilities of ants is
15 positively related to the dominance phenomenon, where more dominant ants establish
16 more significant relationships on average, interacting each other more than subordinate
17 species. Thus, the results suggest that dominance is more related to trait-environment
18 relationships than to direct interactions between species. In conclusion, this thesis
19 represents a significant contribution to the field of myrmecology, expanding our
20 understanding of the relationships between environmental factors, functional traits, and
21 dominance patterns in the structuring of ant communities in the South Brazil Grasslands.

22 **Keywords:**

23 Community Ecology; Functional Ecology; Myrmecology; Dominance; South
24 Brazil Grasslands.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
2	<i>Atributos Funcionais e Community Assembly</i>	13
3	<i>Community Assembly em Mirmecologia</i>	14
4	<i>O Uso de Atributos Funcionais em Mirmecologia</i>	17
5	<i>Formigas e os Campos Sulinos</i>	18
6	<i>Objetivos e Estrutura da Tese</i>	18
7	<i>Motivações da Tese</i>	20
8	Referências	21
9	Capítulo I	26
10	Article Information	27
11	Title (Oecologia)	27
12	Abstract	27
13	Introduction	Erro! Indicador não definido.
14	Methods	Erro! Indicador não definido.
15	Results	Erro! Indicador não definido.
16	Discussion	Erro! Indicador não definido.
17	References	Erro! Indicador não definido.
18	Figures	Erro! Indicador não definido.
19	Tables	Erro! Indicador não definido.
20	Appendix	Erro! Indicador não definido.
21	Capítulo II	29
22	Article Information	30
23	Title (Mirmecological News)	30
24	Abstract	31
25	Introduction	Erro! Indicador não definido.
26	Materials and methods	Erro! Indicador não definido.
27	Results	Erro! Indicador não definido.
28	Discussion	Erro! Indicador não definido.
29	References	Erro! Indicador não definido.
30	Table and Figure Captions	Erro! Indicador não definido.
31	Figures	Erro! Indicador não definido.
32	Tables	Erro! Indicador não definido.
33	Capítulo III	32
34	Article Information	33
35	Title (Oecologia)	33

1	Abstract	33
2	Introduction	Erro! Indicador não definido.
3	Methods	Erro! Indicador não definido.
4	Results	Erro! Indicador não definido.
5	Discussion	Erro! Indicador não definido.
6	References	Erro! Indicador não definido.
7	Figures	Erro! Indicador não definido.
8	Tables	Erro! Indicador não definido.
9	Appendix	Erro! Indicador não definido.
10	CONSIDERAÇÕES FINAIS	35

INTRODUÇÃO GERAL

Atributos Funcionais e Community Assembly

A estruturação de comunidades, também conhecida como *community assembly*, refere-se ao processo em que fatores bióticos e abióticos influenciam os padrões de coexistência dos organismos ao longo do tempo, resultando na formação das comunidades biológicas conforme as observamos (Diamond 1975; Götzenberger et al. 2012). Nessa perspectiva, de forma determinística, alguns desses fatores podem ser conceitualmente equiparados a "filtros ecológicos", uma metáfora útil para compreender como esses elementos restringem quais espécies são incluídas em uma comunidade específica, selecionando-as a partir de um conjunto (*pool*) de espécies capazes de dispersarem-se até ela (Zobel 1997; Kraft et al. 2015; Ovaskeinen et al. 2017).

Dessa forma, denominamos filtros ambientais, aqueles fatores que representam para a comunidade as condições abióticas do ambiente (Kraft et al. 2015) e filtros bióticos, que resultam das interações intraespecíficas e interespecíficas, sejam elas competitivas ou não (Chesson 2000; Garnier et al. 2016; Cadotte and Tucker 2017). É importante ressaltar que esses fatores interagem entre si, e não são facilmente separáveis em estudos observacionais (Cadotte & Tucker 2017; Pillar et al. 2023) o que leva à utilização do termo filtros ambientais de forma mais ampla na literatura, compreendendo os fatores bióticos (filtros bióticos) deles derivados e *vice-versa*. Além disso, fatores estocásticos também permeiam essas relações adicionando camadas de complexidade ao processo de estruturação de comunidades (Hubbel 2001).

Padrões de coexistência observados em comunidades podem ser, em boa medida, mediados por características dos organismos, sejam elas morfológicas, fisiológicas, comportamentais ou fenológicas, as quais denominamos atributos funcionais (McGill et al. 2006; Violle et al. 2007; Pillar et al. 2021). As respostas desses organismos aos filtros

1 bióticos e abióticos dependem, em boa medida, de características das espécies,
2 conhecidas como atributos de resposta (Lavorel & Garnier 2002). Dependendo da
3 natureza desses atributos, estes podem estar associados a diferentes fatores ecológicos,
4 resultantes de diferentes processos e mecanismos (D'Amen et al. 2017). Além disso, o
5 uso de atributos funcionais oferece uma vantagem em relação à abordagem taxonômica
6 clássica nos estudos em ecologia de comunidades. Através da ecologia funcional,
7 resultados gerados em ecossistemas semelhantes podem ser comparáveis, mesmo com
8 outras espécies em diferentes lugares do mundo (McGill et al. 2006).

9 Community Assembly em Mirmecologia

10 As formigas, o superorganismo de Edward O. Wilson, possuem características
11 únicas que lhes conferem o *status* de insetos sociais. Uma delas é sem dúvida a
12 organização em colônias (Hölldobler & Wilson, 1990). Nesta perspectiva, o sedentarismo
13 foi fundamental para o desenvolvimento da organização colonial na história evolutiva de
14 Formicidae. Uma vez que há poucos indivíduos reprodutivos em suas populações, a
15 condição residente se tornou a base para o surgimento da eusocialidade no grupo, que
16 determinou muitas de suas características ecológicas atuais (Lach et al., 2010). A
17 eusocialidade possibilitou manter os membros da colônia espacialmente próximos,
18 criando dependência mútua entre as diferentes castas (e.g., rainhas reproduzem, enquanto
19 operárias obtém recursos), sendo esse modo de vida imprescindível para a evolução das
20 interações desses artrópodes com o ambiente (Wilson 2008). Devido à organização social,
21 estrutura reprodutiva, bem como sua forma de forrageamento e territorialidade, as
22 formigas possuem características compatíveis com organismos que se estruturam por
23 competição interespecífica (Hölldobler & Wilson 1990, Lach et al. 2010). No entanto,
24 apesar de sua inquestionável relevância, a competição não pode ser vista como o único, e

1 nem sequer o principal, processo na estruturação de comunidades de formigas (Ribas &
2 Schoereder 2002; Cerdá et al. 2013).

3 Formigas formam mosaicos territoriais no ambiente, sobrepondo áreas de
4 forrageamento de diferentes espécies por recursos muitas vezes bastante similares (Arnan
5 et al. 2011). Apesar disso, frequentemente as comunidades permanecem diversas, mesmo
6 sob níveis altos de dominância ecológica (Andersen 1995). Nesta perspectiva, Andersen
7 (2008) habilmente elencou alguns princípios gerais que caracterizam a coexistência de
8 espécies de formigas em comunidades biológicas: 1) devido à modularidade, i.e.,
9 módulos de reprodução (rainhas) e forrageio (operárias) são indivíduos diferentes, e
10 organização do grupo, colônias de formigas são altamente resistentes uma vez
11 estabelecidas, de forma que raramente uma colônia exclui a outra por processos
12 competitivos após o estabelecimento, dando peso à dispersão, filtro ambiental e seleção
13 de habitat; 2) apesar do sedentarismo, mesmo as espécies de formigas mais dominantes
14 no ambiente exercem uma dominância bastante inconstante devido ao caráter móvel de
15 seu módulo de forrageamento (i.e., operárias), de modo que sempre há espaço para
16 sobreposição de territórios e coexistência com espécies menos dominantes; 3) a
17 competição é limitada por processos de não-equilíbrio (i.e., *trade-offs* fisiológicos,
18 variação ambiental, dispersão) portanto a dominância de uma espécie é quase sempre
19 condicional. Assim, processos de não equilíbrio podem ser vistos como análogos aos
20 mecanismos equalizadores propostos por Chesson (2000), uma vez que tendem a diminuir
21 o *fitness* médio das espécies, reduzindo assim os efeitos da competição interespecífica na
22 comunidade.

23 Entre os fenômenos desse tipo mais recorrentes na literatura em ecologia de
24 formigas estão os *trade-offs* fisiológicos e evolutivos como o *trade-off* entre tolerância
25 térmica e a dominância (Bestelmeyer 2000). Nele, as espécies dominantes forrageariam

1 preferencialmente em temperaturas moderadas, enquanto as demais, com maior
2 tolerância térmica, forrageariam em espaços temporais termicamente menos favoráveis,
3 mas também “menos competitivos”, mantendo assim, a diversidade localmente. Também
4 há o *trade-off* entre dominância e descobrimento, que sugere que exista uma relação
5 inversamente proporcional entre a capacidade de descobrir recursos e de monopolizá-los,
6 o que acarretaria uma maior diversidade de nichos ecológicos, evitando a competição
7 (Fellers 1987). Entretanto, o efeito desses mecanismos está longe de ser uma constante
8 ao longo da miríade de ambientes ocupados por Formicidae (Parr & Gibb 2010).

9 Na perspectiva de filtros ambientais, condições locais como temperatura,
10 pluviosidade e tipo de solo são determinantes para o tipo de vegetação predominante.
11 Para formigas, a abertura de habitat (i.e., tipo e quantidade de cobertura vegetal) é um
12 fator-chave na diferenciação das comunidades (e.g., diferenças marcantes entre
13 comunidades de campos e florestas) (Andersen 2018). Dessa forma, distúrbios que
14 modificam a estrutura de habitat e a biomassa vegetal disponível também podem ser
15 muito importantes na estruturação da mirmecofauna e o manutenção de sua
16 biodiversidade (Folgarait 1998). De forma geral, esses distúrbios afetam indiretamente
17 essas comunidades através de variações no microclima, recursos disponíveis e estrutura
18 de habitat (van Klink et al. 2015; Andersen 2018). O fogo, por exemplo, modifica as
19 comunidades de formigas após sua ocorrência, causando variações na riqueza de espécies
20 (Barbosa et al. 2022), bem como alterando aspectos funcionais dessas comunidades
21 (Bishop et al. 2021). Outros fatores, como o pastejo, atuam constantemente no ambiente
22 através da remoção da biomassa vegetal, seleção alimentar, pisoteio e deposição de fezes
23 e urina (Lezama & Paruelo 2016), podendo afetar diferencialmente as comunidades de
24 formigas de acordo com a intensidade do manejo pastoril (Dröse et al. 2021).

1 Portanto, de acordo com essas perspectivas, a coexistência das espécies de
2 formigas parece depender tanto de fatores ambientais quanto das interações entre espécies
3 presentes na mirmecofauna. No entanto, a importância relativa de cada um desses fatores
4 pode variar de acordo com a escala de estudo. Em escalas regionais, os fatores ambientais
5 parecem ter um impacto mais significativo, quando comparados às interações entre as
6 espécies, mais proeminentes em escalas locais (Retana et al., 2015). Essas descobertas
7 destacam a complexidade dos processos envolvendo a estruturação de comunidades de
8 formigas, enfatizando a interpolação entre fatores ambientais e interações entre
9 organismos na determinação da composição e estrutura dessas comunidades.

10 *O Uso de Atributos Funcionais em Mirmecologia*

11 A utilização de atributos funcionais tem sido amplamente adotada em estudos
12 ecológicos envolvendo formigas (Arnan et al., 2014). Seu uso dentro da ecologia de
13 formigas já foi aplicado em diferentes escalas geográficas no estudo de gradientes
14 ambientais, desde escalas continentais (Arnan et al. 2015), regionais (Wiescher et al.
15 2012; Arnan et al. 2014a) ou mesmo locais (Arnan et al. 2013; Bishop et al. 2021a;
16 Barbosa et al. 2022). No entanto, o tipo de atributo utilizado, bem como o tipo de processo
17 ecológico que se deseja investigar são importantes na delimitação da escala geográfica de
18 estudo, e *vice-versa* (Boet et al. 2020).

19 Embora o uso de atributos funcionais seja frequente na área da mirmecologia, são
20 escassas as pesquisas que estabelecem uma relação direta entre esses atributos e a
21 estrutura de coexistência das espécies (Boet et al. 2020; Menezes and Schmidt 2020;
22 Wong et al. 2021). Tal lacuna é surpreendente, considerando-se que estudos abordando a
23 estrutura de coexistência das espécies são frequentes nesse campo de pesquisa (Gotelli et
24 al. 2012; Volp and Lach, 2019; Antoniazzi et al., 2020; Law and Parr, 2020).

1 Formigas e os Campos Sulinos

2 Os Campos Sulinos são ecossistemas que contemplam uma grande biodiversidade
3 em termos mirmecológicos. Nos campos do Rio Grande do Sul, que englobam o bioma
4 Pampa brasileiro e os campos de altitude do bioma Mata Atlântica, são 192 espécies de
5 formigas, sendo 86 apenas para o bioma Pampa (Dröse et al. 2017; Feitosa et al. 2022;
6 Andrade et al. 2023). Dessa forma, embora exista algum esforço para descrever essas
7 comunidades, trabalhos que visem diretamente o estudo da ecologia desses organismos,
8 apesar do crescente aumento nos últimos anos, ainda são mais raros (Staude et al. 2018;
9 Dröse et al. 2019; da Silva et al. 2020; Dröse et al. 2021), especialmente no que se refere
10 à ecologia funcional (Barbosa et al. 2022).

11 Nesta perspectiva, alguns padrões ecológicos são conhecidos para a
12 mirmecofauna da região. O histórico de uso da terra, por exemplo, é determinante na
13 composição das espécies atuais, mesmo após a conversão, de forma que áreas com
14 histórico de silvicultura e agricultura são, em geral, menos diversas em espécies (Dröse
15 et al. 2021). Além disso, a perda de habitat devido à conversão é um problema recorrente
16 nesses ecossistemas campestres. A redução da matriz de campos naturais homogeneíza a
17 diversidade taxonômica, causando também perda de diversidade evolutiva de plantas.
18 Essa erosão da diversidade também perpassa níveis tróficos superiores, reduzindo a
19 riqueza de gêneros de formigas (Staude et al. 2018).

20 Objetivos e Estrutura da Tese

21 O presente trabalho é um estudo detalhado sobre ecologia funcional de uma
22 metacomunidade de formigas do bioma Pampa, em uma escala bastante reduzida
23 geograficamente. Tal abordagem permite compreender as nuances existentes no menor
24 nível de organização geográfica possível em comunidades ecológicas, o micro-habitat.
25 Dessa forma, busco compreender aspectos da ecologia funcional que operem na escala de

1 forrageamento dessas espécies de formigas, investigando como esses organismos se
2 relacionam com características abióticas do ambiente, com a vegetação, bem como entre
3 si. Esta tese é composta por um conjunto de estudos pioneiros na descrição e análise
4 funcional da mirmecofauna dos Campos Sulinos em nível de comunidade. No entanto,
5 apesar da reduzida abrangência geográfica, por se tratarem de estudos em ecologia
6 funcional, os processos aqui investigados podem ser aplicados em ecossistemas similares,
7 em especial aos campos do bioma Pampa. Assim, como respectivamente estruturados nos
8 capítulos subsequentes, são objetivos gerais desta tese:

9 1) Apresentar uma descrição funcional detalhada sobre uma metacomunidade
10 mirmecológica do bioma Pampa, fornecendo subsídios para estudos futuros.

11 (Capítulos I, II e III)

12 2) Compreender as relações ecológicas que esses artrópodes possuem com o
13 ambiente na escala de micro-habitat, como se relacionam com aspectos da
14 vegetação campestre, bem como com as condições abióticas operantes nessa
15 escala. (Capítulo I)

16 3) Estudar a estrutura de coexistência dessas espécies, investigando como
17 relacionam-se com os aspectos funcionais dessas comunidades. (Capítulos II e III)

18 Além disso, é importante destacar os recentes avanços analíticos no campo da
19 ecologia funcional, os quais podem provocar mudanças substanciais na compreensão
20 existente sobre análises que façam uso de abordagens mais clássicas, como as métricas
21 de média e a diversidade funcional (Hawkins et al. 2017; Peres-Neto et al. 2017). Sem
22 um modelo nulo adequado para testar possíveis relações entre essas métricas funcionais
23 e variáveis do ambiente, por exemplo, pode-se aumentar consideravelmente o erro tipo I
24 (quando efeitos inexistentes são detectados erroneamente) devido à influência da
25 composição de espécies em seu cálculo (Zelený 2018).

1 Métricas convencionais em ecologia funcional, como a média ponderada da
2 comunidade (CWM) e a diversidade funcional (FD) são afetadas por esse problema que
3 causa inflação de erro tipo I, e são amplamente utilizadas em ecologia de formigas para
4 testar relações entre aspectos funcionais das comunidades e as variáveis ambientais
5 (Wiescher et al. 2012; Arnan et al. 2013; Martello et al. 2018; Bishop et al. 2021; Barbosa
6 et al. 2022). Entretanto, na ecologia de formigas não há trabalhos que contemplem
7 modelos nulos adequados, evidenciando a necessidade, bem como a oportunidade, de
8 testar muitas das relações funcionais já conhecidas para esses organismos.

9 Motivações da Tese

10 Desde 2012, quando ingressei na vida acadêmica estou envolvido com os Campos
11 Sulinos e o projeto de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) nos Campos
12 Sulinos. Esse projeto ecológico de longa duração, possibilitou-me uma formação
13 continuada de pesquisa em biodiversidade do bioma Pampa. O experimento de manejo
14 pastoril em Aceguá era uma oportunidade única de compreender um ecossistema natural
15 que se perpetua dentro de uma lógica de produtividade pecuária, essencial tanto para a
16 conservação quanto para a economia do estado do Rio Grande do Sul. Para aliar essa
17 oportunidade aos meus interesses pessoais, resolvi estudar as comunidades de formigas
18 do Pampa, descobrindo no processo, relações ecológicas fascinantes, parca-
19 mentemente estudadas e que a cada dia se perdem em meio à degradação ambiental do bioma causada
20 pela conversão agrícola. A singularidade dessa oportunidade torna-se ainda mais
21 acentuada quando olhamos para o estado de conservação dos nossos campos. Menos de
22 3% da área do bioma Pampa está protegida em unidades de conservação (IBGE 2019).
23 Assim, os remanescentes naturais desses ecossistemas encontram-se sobretudo em áreas
24 privadas e sob regime de pastejo, dependendo dele para a manutenção de sua
25 biodiversidade (Overbeck et al. 2015; Baggio et al. 2021).

1 Assim, segui essa trajetória na UFRGS trilhando o caminho da ecologia: TCC,
2 Dissertação e por fim, Tese. A grande lacuna de conhecimento ecológico do nosso bioma
3 é ainda um desafio a ser vencido por ecólogos jovens e antigos, mas que é abraçado com
4 muito entusiasmo pelos colegas da academia. Quanto as formigas, motivo-me para esta
5 tese, tendo esperança de que o conhecimento produzido aqui, ajude a não perdermos de
6 vista a mirmecofauna que ainda nos resta, pois as formigas nos encontrarão, de uma forma
7 ou de outra.

8 Por fim, abro esta tese afirmando que formigas são organismos incríveis, e que
9 desde criança elas sempre me fascinaram. Formigas trazem consigo lições de vida
10 inestimáveis àqueles que têm olhos para ver. A resiliência desses organismos frente a
11 distúrbios é empiricamente testável por uma criança ao derrubar um formigueiro e vê-lo
12 se erguer dos escombros, nos ensinando sobre perseverança. É também fascinante ver
13 que, quando organizadas em comunidades, mantêm-se diversas, mesmo sob competição,
14 mesmo quando parece não haver explicação, mostrando como sempre há espaço para algo
15 novo, para inventar, ressignificar e encontrar outras formas de ser.

16 Referências

- 17
18 Andersen AN (2008) Not enough niches: Non-equilibrial processes promoting species
19 coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecol* 33:211–220.
20 <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01810.x>
- 21 Andersen AN (1995) A Classification of Australian Ant Communities, Based on
22 Functional Groups Which Parallel Plant Life-Forms in Relation to Stress and
23 Disturbance. *J Biogeogr* 22:15–29. <https://doi.org/10.2307/2846070>
- 24 Andersen AN (2019) Responses of ant communities to disturbance: five principles for
25 understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *J*
26 *Anim Ecol* 0:1–13. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907>
- 27 Andrade BO, Dröse W, de Aguiar CA, et al (2023) 12,500+ and counting: biodiversity
28 of the Brazilian Pampa. *Front Biogeogr* 15:0–14.
29 <https://doi.org/10.21425/F5FBG59288>
- 30 Antoniazzi R, García-Franco J, Janda M, et al (2020) Diurnal foraging ant–tree co-
31 occurrence networks are similar between canopy and understorey in a Neotropical
32 rain forest. *Biotropica* 52:717–729. <https://doi.org/10.1111/btp.12773>

- 1 Arnan X, Cerdá X, Retana J (2014) Ant functional responses along environmental
2 gradients. *J Anim Ecol* 83:1398–1408. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12227>
- 3 Arnan X, Cerdá X, Retana J (2015) Partitioning the impact of environment and spatial
4 structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic
5 diversity in European ants. *PeerJ* 3:e1241. <https://doi.org/10.7717/peerj.1241>
- 6 Arnan X, Cerdá X, Rodrigo A, Retana J (2013) Response of ant functional composition
7 to fire. *Ecography (Cop)* 36:1182–1192. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00155.x>
- 9 Arnan X, Gaucherel C, Andersen AN (2011) Dominance and species co-occurrence in
10 highly diverse ant communities: A test of the interstitial hypothesis and discovery
11 of a three-tiered competition cascade. *Oecologia* 166:783–794.
12 <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1919-y>
- 13 Baggio R, Overbeck GE, Durigan G, Pillar VD (2021) To graze or not to graze: A core
14 question for conservation and sustainable use of grassy ecosystems in Brazil.
15 *Perspect Ecol Conserv* 19:256–266. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.06.002>
- 16 Barbosa GG, Ferrando CPR, Mendonça M de S, Podgaiski LR (2022) How do patch
17 burnings affect ant communities and seed removal in a subtropical grassland?
18 *Perspect Ecol Conserv* 20:322–329. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2022.07.002>
- 19 Bestelmeyer BT (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural
20 dominance in a subtropical south american ant community. *J Anim Ecol* 69:998–
21 1009. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00455.x>
- 22 Bishop TR, Tomlinson A, McNeice T, et al (2021) The effect of fire on ant assemblages
23 does not depend on habitat openness but does select for large, gracile predators.
24 *Ecosphere* 12:. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3549>
- 25 Boet O, Arnan X, Retana J (2020) The role of environmental vs. Biotic filtering in the
26 structure of European ant communities: A matter of trait type and spatial scale.
27 *PLoS One* 15:1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228625>
- 28 Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should Environmental Filtering be Abandoned?
29 *Trends Ecol Evol* 32:429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- 30 Cerdá X, Arnan X, Retana J (2013) Is competition a significant hallmark of ant
31 (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News* 18:131–147.
32 <https://doi.org/1994-4136>
- 33 Chesson P (2000) General theory of competitive coexistence in spatially-varying
34 environments. *Theor Popul Biol* 58:211–237.
35 <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1486>
- 36 D’Amen M, Rahbek C, Zimmermann NE, Guisan A (2017) Spatial predictions at the
37 community level: from current approaches to future frameworks. *Biol Rev* 92:169–
38 187. <https://doi.org/10.1111/brv.12222>
- 39 da Silva CVC, da Silva Goldas C, Dáttilo W, et al (2020) Effects of time-since-fire on
40 ant-plant interactions in southern Brazilian grasslands. *Ecol Indic* 112:.
41 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106094>
- 42 Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and evolution of*

- 1 communities. pp 342–444
- 2 Dröse W, Podgaiski LR, Cavalleri A, et al (2017) Ground-Dwelling and Vegetation Ant
3 Fauna in Southern Brazilian Grasslands. *Sociobiology* 64:381–392.
4 <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v64i4.1795>
- 5 Dröse W, Podgaiski LR, Dias CF, De M (2019) Local and regional drivers of ant
6 communities in forest-grassland ecotones in South Brazil : A taxonomic and
7 phylogenetic approach. *PLoS One* 1–20
- 8 Feitosa RM, Camacho GP, Silva TSR, et al (2022) Ants of Brazil: an overview based on
9 50 years of diversity studies. *Syst Biodivers* 20:1–27.
10 <https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2089268>
- 11 Fellers JH (1987) Interference and Exploitation in a Guild of Woodland Ants. *Ecol Soc*
12 *Am* 68:1466–1478
- 13 Folgarait JP (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a
14 review. *Biodivers Conserv* 7:1221–1244.
15 <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1008891901953>
- 16 Garnier E, Navas M-L, Grigulis K (2016) Plant Functional Diversity Organism traits,
17 community structure, and ecosystem properties
- 18 Gotelli NJ, Ulrich W (2012) Statistical challenges in null model analysis. *Oikos*
19 121:171–180. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x>
- 20 Götzenberger L, de Bello F, Bräthen KA, et al (2012) Ecological assembly rules in plant
21 communities-approaches, patterns and prospects. *Biol Rev* 87:111–127.
22 <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- 23 Hawkins BA, Leroy B, Miguel A, et al (2017) Structural bias in aggregated species-
24 level variables driven by repeated species co-occurrences : a pervasive problem in
25 community and assemblage data. *J Biogeogr* 1–13.
26 <https://doi.org/10.1111/jbi.12953>
- 27 Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. Harvard University press
- 28 Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*.
- 29 IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2019). *Biomass e sistema costeiro-*
30 *marinho do Brasil: compatível com a escala 1:250.000*. Rio de Janeiro,
31 *Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais*.
- 32 Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, et al (2015) Community assembly, coexistence and the
33 environmental filtering metaphor. *Funct Ecol* 29:592–599.
34 <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- 35 Lach L, Parr CL, Abbott KL (2010) *Ant Ecology*, 1st edn. OXFORD university press,
36 New York
- 37 Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and
38 ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol*
39 16:545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- 40 Law SJ, Parr C (2020) Numerically dominant species drive patterns in resource use
41 along a vertical gradient in tropical ant assemblages. *Biotropica* 52:101–112.

- 1 <https://doi.org/10.1111/btp.12743>
- 2 Lezama F, Paruelo JM (2016) Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and
3 urine deposition. *Appl Veg Sci* 19:557–566. <https://doi.org/10.1111/avsc.12250>
- 4 Martello F, De Bello F, De Castro Morini MS, et al (2018) Homogenization and
5 impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus
6 plantations. *Sci Rep* 8:1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20823-1>
- 7 McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology
8 from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21:178–185.
9 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- 10 Menezes AS, Schmidt FA (2020) Mechanisms of species coexistence and functional
11 diversity of ant assemblages in forest and pasture habitats in southwestern
12 Brazilian Amazon. *Sociobiology* 67:33–40.
13 <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v67i1.4552>
- 14 Ovaskainen O, Tikhonov G, Norberg A, et al (2017) How to make more out of
15 community data? A conceptual framework and its implementation as models and
16 software. *Ecol Lett* 20:561–576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>
- 17 Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, et al (2015) Conservation in Brazil needs to
18 include non-forest ecosystems. *Divers Distrib* 21:1455–1460.
19 <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>
- 20 Parr C, Gibb H (2009) Competition and the Role of Dominant Ants. In: *Ant ecology*. pp
21 77–96
- 22 Peres-Neto PR, Dray S, ter Braak CJF (2017) Linking trait variation to the environment:
23 critical issues with community-weighted mean correlation resolved by the fourth-
24 corner approach. *Ecography (Cop)* 40:806–816
- 25 Retana J, Arnan X, Cerdá X (2015) A multidimensional functional trait analysis of
26 resource exploitation in European ants A multidimensional functional trait analysis
27 of resource exploitation in European ants. *Ecology* 96:2781–2793.
28 <https://doi.org/10.1890/14-2326.1>
- 29 Ribas CR, Schoereder JH (2002) Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia*
30 131:606–611. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0912-x>
- 31 Staude IR, Vélez-Martin E, Andrade BO, et al (2018) Local biodiversity erosion in
32 south Brazilian grasslands under moderate levels of landscape habitat loss. *J Appl*
33 *Ecol* 55:1241–1251. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13067>
- 34 van Klink R, van der Plas F, van Noordwijk CGET, et al (2015) Effects of large
35 herbivores on grassland arthropod diversity. *Biol Rev* 90:347–366.
36 <https://doi.org/10.1111/brv.12113>
- 37 Volp TM, Lach L (2019) An Epiphytic Ant-Plant Mutualism Structures Arboreal Ant
38 Communities. *Environ Entomol* 48:1056–1062. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz083>
- 39 Wiescher PT, Pearce-Duvet JMC, Feener DH (2012) Assembling an ant community:
40 Species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia* 169:1063–1074.
41 <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2262-7>
- 42 Wilson EO (2008) *One Giant Leap: How Insects Achieved Altruism and Colonial Life*.

- 1 Bioscience 58:17. <https://doi.org/10.1641/B580106>
- 2 Wong MKL, Tsang TPN, Lewis OT, Guénard B (2021) Trait-similarity and trait-
3 hierarchy jointly determine fine-scale spatial associations of resident and invasive
4 ant species. *Ecography (Cop)* 44:589–601. <https://doi.org/10.1111/ecog.05505>
- 5 Zelený D (2018) *Journal of Vegetation Science* Which results of the standard test for
6 community- - weighted mean approach are too optimistic ? *J Veg Sci* 953–966.
7 <https://doi.org/10.1111/jvs.12688>
- 8 Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness:
9 An alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol Evol* 12:266–269.
10 [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3)

1 Capítulo I

Trait-based ant community assembly in natural grasslands: how important is environmental filtering at the microhabitat scale?



Este capítulo será submetido ao periódico *Oecologia*

1 **Article Information**

2

3 **Title (Oecologia)**

4 Trait-based ant community assembly in natural grasslands: how important is environmental
5 filtering at the microhabitat scale?

6 **Authors**

7 Murilo Zanini David ¹

8 Luciana R. Podgaiski ¹

9 Valério D. Pillar ¹

10 **Affiliation**

11 ¹ Universidade Federal do Rio Grande do Sul

12 **Abstract**

13 Environmental filtering is postulated as an important mechanism in community assembly. Ants
14 are resident organisms; thus, local scale filtering may affect the functional structure of
15 myrmecological communities. Traits can be used to assess ant species relation to the environment
16 through functional descriptors such as trait average and functional diversity. Here we investigate
17 trait-based assembly patterns in ant communities and their relations to environmental variables at
18 the microhabitat scale. We sampled ant communities using pitfall traps in a 160-ha natural
19 grassland in southern Brazil, which was under grazing management. At each community unit we
20 assessed the following environmental variables: hydrological condition, bare soil proportion,
21 grazing intensity, plant species richness and *Eryngium horridum* proportion (a keystone/important
22 species for grassland structure). Sampled ants were identified and described for morphological
23 attributes of Weber length, relative femur length and head shape. Our findings reveal that
24 environmental filtering at the scale of the study has limited influence on the functional structure
25 of ants, considering abiotic factors, i.e., hydrological conditions and bare soil, as well as habitat
26 structural descriptors, i.e., vegetation height, and biotic factors indicated by plant species richness.
27 However, a significant insight emerges from our investigation of *E. horridum*. We observe
28 compelling evidence for its role in enhancing ant functional diversity at the microhabitat scale.
29 This may stem from *E. horridum*'s contribution to community assembly as it provides resources
30 and environmental heterogeneity to the local fauna, directly affecting ant communities. The study

1 highlights the environmental filters operating at this scale, which are related to foraging niche and
2 to availability of permanent resources in the present metacommunity.

3 **Key-words**

4 Myrmecology; Pampa; Microhabitat; Grazing; *Eryngium horridum*

5 **Corresponding author informations**

6 E-mail: zanini.murilo@gmail.com

7 Telephone: +55 51 981339075

8 Address: Avenida Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

9 **Funding**

10 M.Z.D received PhD scholarships and L.R.P received Post-doc grants from the Coordenação de
11 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001. This work
12 is part of a long-term ecological research (PELD) project funded to V.D.P. by CNPq (grants
13 403750/2012-1, 441570/2016-0, 441753/2020-5), FAPERGS (grants 003122-2551/12-7,
14 16/2551-0000102-2, 21/2551-0000776-1) and CAPES (23038.000452/2017-16).

15 **Author contributions**

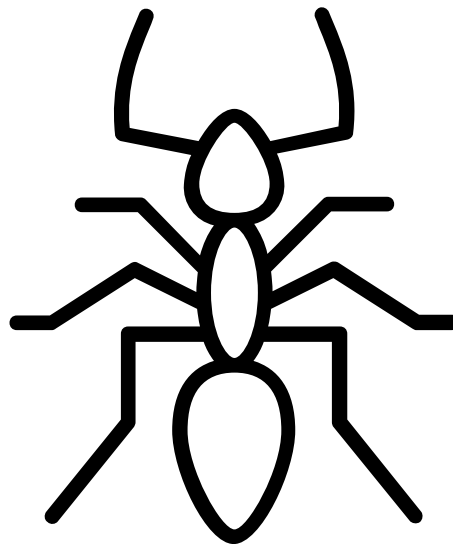
16 All the authors conceived the study. M.Z.D. and L.R.P. designed the sampling of ants. M.Z.D.
17 and V.D.P. conceived and run the analyses. All authors wrote the manuscript.

1 **Capítulo II**

Searching for ants' functional traits: an empirical test of hidden factors analysis to determine important traits related to community assembly process.

2

3



4

5

6

7

8

Este capítulo será submetido ao periódico Myrmecological News

Article Information

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

Title (Myrmecological News)

Searching for ants' functional traits: an empirical test of hidden factors analysis to determine important traits related to community assembly process.

Name(s) of author(s)

Murilo DAVID, Luciana R. PODGAISKI, Valério D. PILLAR

Key words: Ants, Functional Ecology, Cooccurrence, Community Assembly, Hidden Factors

Address(es) of author(s)

Murilo David (contact author), Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Porto Alegre, Brazil. E-mail: zanini.murilo@gmail.com

Number of pages: 10

Number of figures: 2

Number of tables: 1

1 **Abstract**

2

3 Ants' functional traits are easy to obtain with relatively well-established functional relationships
4 to community assembly processes. However, the importance of species traits to community
5 assembly varies with the strength of environmental and biotic factors acting on it. Therefore,
6 determining which traits are functional require the measurement and empirical testing of
7 possible environmental and biotic factors related to the studied communities, which demands
8 time and resources. Here, we tested the method proposed by Pillar et al. (2021) on a data set of
9 ant communities described by functional traits. The methodology consists in measuring the
10 matrix correlation $\rho(XY)$ between the Beals transformed species composition (matrix **Y**), which
11 is based on species cooccurrences probabilities, and fuzzy-weighted species composition (matrix
12 **X**), which is based on the species' functional similarities. Thus, it is possible to infer if the
13 functional traits defining **X** reflect the species cooccurrences probabilities in **Y** without direct
14 measuring the environmental or biotic factors mediating community assembly. The empirical
15 application of the method on ant communities revealed similar patterns of those already
16 described for the studied ant metacommunity, indicating ant head shape as an important trait
17 for community assembly at the microhabitat scale, although other known weak trait-
18 environment relationships were not detected. As an additional feature, we also highlight the
19 possibility to account for multiple trait combinations. Therefore, we recommend the use of the
20 methodology, especially on communities which there is few information on ecology of the
21 resident myrmecofauna, providing a starting guideline of functional traits involved in community
22 assembly.

23

24

1

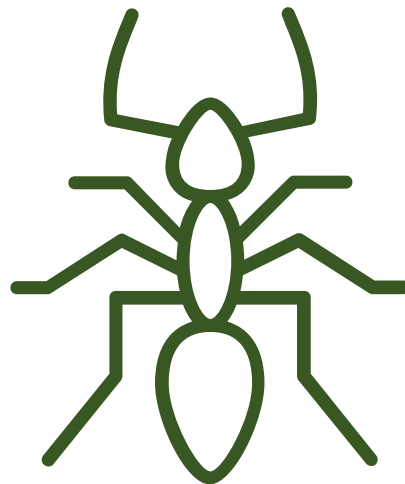
2 **Capítulo III**

Dominance and Species Interactions in South Brazil Grasslands Ant Communities: Is It Related to Functional Traits?

3

4

5



6

7

8

9

10

Este capítulo será submetido ao periódico Myrmecological News ou Oecologia

1 **Article Information**

2

3 **Title (Oecologia)**

4 Dominance and Species Interactions in South Brazil Grasslands Ant Communities: Are They
5 Related to Functional Traits?

6 **Authors**

7 Murilo Zanini David ¹

8 Luciana R. Podgaiski

9 Valério Pillar ¹

10

11 **Affiliation**

12 ¹ Universidade Federal do Rio Grande do Sul

13 **Abstract**

14 This study delves into the ecological dominance of ant metacommunities in South Brazil
15 Grasslands, emphasizing the role of functional traits in understanding community assembly.

16 Ecological dominance, viewed as the proportion of species biomass in the metacommunity, is
17 explored beyond traditional competition-based frameworks, usually seen in myrmecology. The
18 complexity of ant community structure, influenced by environmental factors and neutral
19 assembly, challenges exclusive reliance on dominance hierarchies rooted in competitive
20 interactions. Adopting a broader concept of ecological dominance, based on species biomass
21 proportion, the research investigates the functional ecology of ant communities, emphasizing
22 dominance phenomenon and its impact on species coexistence. Functional traits, including Weber
23 length, relative femur length, and head shape, are scrutinized for their correlation with dominance.

24 The results reveal a trait hierarchy among ant species associated with relative femur length in
25 addition to a small but significant association between dominance and Weber length. Thus,
26 dominant species tend to differ more among themselves than from subordinate species. The
27 research also investigates the influence of functional traits on species interactions, as measured
28 through the conditioned occurrences probabilities between ant species within communities,
29 assessed via path analysis and partial correlations. Interestingly, the findings indicate that, once
30 environmental effects are controlled, the measured functional traits do not exert a direct impact

1 on species associations. Additionally, the strength and significance of associations between the
2 conditioned occurrence probabilities of ants is directly correlated with the dominance
3 phenomenon. This observation can be rationalized by the higher abundance of foraging
4 individuals in dominant species, potentially leading to more frequent interactions among them
5 compared to subordinate species. Thus, the study presented evidence that dominance phenomenon
6 is linked to ants' functional traits. However, it is mostly related to trait-environment relationships
7 rather than direct interactions between species.

8 **Key-words**

9 Myrmecology; Pampa; Dominance; Interactions; Functional Ecology

10 **Corresponding author informations**

11 E-mail: zanini.murilo@gmail.com

12 Telephone: +55 51 981339075

13 Address: Avenida Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

14 **Funding**

15 M.Z.D received PhD scholarships and L.R.P received Post-doc grants from the Coordenação de
16 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001. This work
17 is part of a long-term ecological research (PELD) project funded to V.D.P. by CNPq (grants
18 403750/2012-1, 441570/2016-0, 441753/2020-5), FAPERGS (grants 003122-2551/12-7,
19 16/2551-0000102-2, 21/2551-0000776-1) and CAPES (23038.000452/2017-16).

20 **Author contributions**

21 All the authors conceived the study. M.Z.D. and L.R.P. designed the sampling of ants. M.Z.D.
22 and V.D.P. conceived and run the analyses. All authors wrote the manuscript.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

1
2
3 Esta tese é a primeira investigação detalhada sobre ecologia funcional em
4 comunidades de formigas dos Campos Sulinos. Através desse estudo, integramos os
5 principais aspectos da estruturação de comunidades ecológicas envolvidas em nossa
6 escala de estudo, a metacomunidade. Ao estudar uma única metacomunidade de formigas,
7 esse trabalho permitiu-nos compreender detalhes sobre os processos que permeiam esse
8 fenômeno tão complexo, bem como abordar alguns paradigmas bem estabelecidos no
9 campo da ecologia de formigas, como a relação da competição com a estruturação de
10 comunidades (Cerdá et al. 2013) e as hierarquias de dominância (Stuble et al. 2017). Nesta
11 perspectiva, o trabalho avança na compreensão de dois diferentes aspectos da ecologia
12 funcional dentro do campo da mirmecologia: 1) o estudo das relações atributo-ambiente
13 e 2) o estudo das relações atributo-dominância.

14 Relações Atributo-ambiente

15 Encontramos comunidades de formigas particularmente resistentes às mudanças
16 no gradiente ambiental de escala local. A mirmecofauna mostrou-se funcionalmente
17 pouco responsiva, sobretudo em relação a fatores locais como a complexidade e abertura
18 de habitat e às condições sazonais de alagamento, muito comuns em solos de caráter
19 vértico como os da região estudada (dos Santos et al. 2011). Isso é reforçado pela baixa
20 variação do gradiente ambiental, mesmo na escala de metacomunidade. A resposta
21 funcional limitada em atributos-chave, como o tamanho do corpo, sugere que
22 ecossistemas similares no bioma Pampa possam ser interpretados como ambientes
23 permanentemente abertos para a mirmecofauna. E visto que a literatura pregressa sugere
24 que, mesmo em variações maiores da estrutura vegetal esses fatores não são o suficiente
25 para induzir mudanças na estrutura funcional (Bestelmeyer & Wiens 2001), essa pode ser

1 uma condição relativamente comum no bioma. Dessa forma, as espécies estariam
2 adaptadas à alta incidência solar, bem como às flutuações da vegetação no gradiente
3 ambiental local, que podem ser promovidas pelo pastejo (Lezama & Paruelo 2016) ou por
4 diferenças topográficas.

5 Entretanto, alguns padrões puderam ser descritos ao investigar a disponibilidade
6 de recursos que o ambiente possui para a micromecofauna. Em primeiro lugar,
7 evidenciamos que a diversidade funcional dessas formigas não é regulada por recursos
8 transitórios, mas sim por aqueles de caráter permanente. Embora a riqueza de espécies de
9 plantas esteja correlacionada com a riqueza de espécies de formigas (Dröse et al. 2021),
10 é crucial ressaltar que essa correlação não se estende à diversidade funcional. Os Campos
11 Sulinos, sujeitos a padrões sazonais de crescimento vegetal e de florescimento,
12 apresentam variações na disponibilidade de recursos para as espécies (Pinheiro et al.
13 2008). Assim, os resultados sugerem que a riqueza de espécies de plantas, embora
14 represente a diversidade de recursos, não reflita diretamente a sua disponibilidade. Nesse
15 contexto, surge a constatação de que as diferenças funcionais entre as espécies de
16 formigas são moduladas pela presença de recursos permanentes, exemplificados por
17 casos como *E. horridum*, que promove o aumento da diversidade funcional de nichos
18 alimentares na metacomunidade. Hipoteticamente, outras espécies de plantas poderiam
19 desempenhar papéis semelhantes nesse contexto, configurando um campo fértil para
20 futuros estudos dessas comunidades.

21 Relações Atributo-dominância

22 Adentrando o paradigma da competição como processo-chave na estruturação de
23 comunidades de formigas, estudamos o fenômeno da dominância ecológica e sua relação
24 com a ecologia funcional desses organismos. Evidenciamos, em consonância com outros
25 trabalhos no campo (Cerdá et al. 2013, Stuble et al. 2017), que a hierarquia de dominância

1 em uma comunidade de formigas nem sempre é resultante da interação direta entre duas
2 espécies, seja ela competitiva ou não. Nas comunidades campestres de formigas aqui
3 abordadas, a dominância parece ser influenciada pela interação entre atributos funcionais
4 e fatores ambientais. Essa interação determina quais são as espécies dominantes,
5 configurando uma hierarquia funcional na metacomunidade. Entretanto, quando
6 controlamos a influência do ambiente e de outras espécies, observamos que as associações
7 diretas entre pares de espécies não são afetadas pelos atributos. Isso sugere que a dinâmica
8 da dominância é complexa e depende da interação entre características funcionais e
9 condições ambientais e não de interações diretas entre espécies, comumente aferidas em
10 estudos sobre dominância em formigas.

11 *Sobre Metodologias em Ecologia Funcional e Mirmecologia*

12 A partir desta pesquisa, explorei metodologias alinhadas com as mais recentes
13 tendências na ecologia funcional de comunidades. Infelizmente, muitas dessas
14 abordagens ainda não foram plenamente integradas à ecologia de formigas, tornando esta
15 tese uma contribuição significativa nesse sentido. Especificamente, a aplicação de
16 modelos nulos ao avaliar a influência de fatores ambientais sobre métricas funcionais
17 clássicas, como CWM e FD (Botta-Dukát 2005; Ricotta 2005b; Lepš et al. 2006b), pode
18 impactar as interpretações de padrões frequentemente descritos na ecologia funcional de
19 formigas. Isso ocorre devido à correlação entre essas métricas e o ambiente, que acaba
20 por ser influenciada não apenas pelos atributos, mas também pela composição de
21 espécies, resultando em um aumento do erro do tipo I (Hawkins et al. 2017; Zelený 2018).
22 Dessa forma, se faz necessária uma avaliação cautelosa dessas relações na literatura
23 pregressa em ecologia funcional no campo da mirmecologia.

24 Além disso, a tese possibilitou a utilização de novas ferramentas metodológicas
25 na avaliação do processo de estruturação funcional de comunidades de formigas, como o

1 Beals *Smoothing* (Beals 1984; de Cáceres & Legendre 2008) e a correlação $\rho(XY)$ (Pillar
2 et al. 2021). Essas metodologias, bem como muitas outras antes delas, foram
3 desenvolvidas visando o estudo de comunidades vegetais, encontrando aplicações na
4 ecologia animal *a posteriori*. Dessa forma, tendo em vista a semelhança ecológica que
5 existe entre plantas e formigas, como seu caráter sedentário e a capacidade de influenciar
6 outras espécies ao seu redor através de modificações nos recursos e condições ambientais
7 (Andersen 1991), há muito o que aprender através da ecologia vegetal, e essa é uma
8 provocação que faço a todos os mirmecólogos que leiam essa tese.

9 Limitações, Desafios e Oportunidades Futuras

10 Como todo trabalho científico, essa pesquisa possui limitações. Acredito que as
11 principais presentes nessa tese sejam em relação ao conhecimento ecológico progresso da
12 mirmecofauna dos Campos Sulinos, em especial do bioma Pampa. Por serem
13 comunidades pouco conhecidas em relação a seu aspecto funcional, muitos atributos de
14 história de vida como tamanho da colônia, estratégia de forrageamento e guilda são
15 limitados para as espécies desses ecossistemas campestres, restringindo-nos às relações
16 morfométricas. Apesar dessas relações serem informativas do ponto de vista ecológico,
17 acredito que isso seja, de certa forma, um obstáculo para a elaboração de hipóteses mais
18 complexas bem como à exploração de outros aspectos ecológicos dessas comunidades.

19 Entretanto, isso é simultaneamente uma limitação e uma oportunidade, uma vez
20 que há um vasto campo de pesquisa a ser desenvolvido. Nesta perspectiva, grandes
21 projetos ecológicos de longa duração e abrangência como o PELD-Campos Sulinos, o
22 Nexus Pampa e o PPBio são fundamentais para uma pesquisa continuada e coesa nesses
23 ecossistemas campestres, permitindo-nos avançar em temas importantes tanto no campo
24 da ecologia de formigas, como na ecologia de forma geral. É de particular importância
25 nesse sentido, salientar que esses projetos, bem como muitos outros no Brasil, são

1 financiados com dinheiro público através de órgãos como a CAPES e o CNPq,
2 evidenciando o papel crucial do poder público na execução e manutenção da pesquisa
3 em biodiversidade no país.

4 Encerro essa tese com a expectativa de que o trabalho aqui desenvolvido seja
5 importante para as gerações futuras de ecólogos e mirmecólogos dos Campos Sulinos e,
6 como de praxe em ecologia de comunidades, abra mais perguntas do que encerre
7 respostas, para assim continuar nos fascinando ao longo dos anos vindouros.

8 **Referências:**

- 9 Andersen AN (1991) Parallels between ants and plants: implications for community
10 ecology. In: Huxley CR, Cutler DF (eds) *Ant-Plant Interactions*. Oxford University
11 Press, Oxford, pp 539–558
- 12 Beals EW (1984) Bray-Curtis Ordination: An Effective Strategy for Analysis of
13 Multivariate Ecological Data. pp 1–55
- 14 Bestelmeyer BT, Wiens JA (2001) Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: The
15 consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecol Appl* 11:1123–1140.
16 [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1123:ABISLM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1123:ABISLM]2.0.CO;2)
- 17 Botta-Dukát Z (2005) Rao ' s quadratic entropy as a measure of functional diversity
18 based on multiple traits. *J Veg Sci* 16:533–540
- 19 Cerdá X, Arnan X, Retana J (2013) Is competition a significant hallmark of ant
20 (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News* 18:131–147.
21 <https://doi.org/1994-4136>
- 22 De Cáceres M, Legendre P (2008) Beals smoothing revisited. *Oecologia* 156:657–669.
23 <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1017-y>
- 24 dos Santos HG, Carvalho Junior W de, Dart R de O, et al (2011) O novo mapa de solos
25 do Brasil: legenda atualizada. Embrapa Solos-Documents (INFOTECA-E)
- 26 Dröse W, Podgaiski LR, Gossner MM, et al (2021) Passive restoration of subtropical
27 grasslands leads to incomplete recovery of ant communities in early successional
28 stages. *Biol Conserv* 264:109387. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109387>
- 29 Hawkins BA, Leroy B, Miguel A, et al (2017) Structural bias in aggregated species-
30 level variables driven by repeated species co-occurrences : a pervasive problem in
31 community and assemblage data. *J Biogeogr* 1–13.
32 <https://doi.org/10.1111/jbi.12953>
- 33 Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006) Quantifying and interpreting functional
34 diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia* 78:481–
35 501

- 1 Lezama F, Paruelo JM (2016) Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and
2 urine deposition. *Appl Veg Sci* 19:557–566. <https://doi.org/10.1111/avsc.12250>
- 3 Pillar VD, Sabatini FM, Camiz S, Bruelheide H (2021) *Journal of Vegetation Science*
4 Revealing the functional traits linked to hidden environmental factors in
5 community assembly. *J Veg Sci* 32:1–15. <https://doi.org/10.1111/jvs.12976>
- 6 Pinheiro M, De Abrão BE, Harter-Marques B, Miotto STS (2008) Floral resources used
7 by insects in a grassland community in Southern Brazil. *Rev Bras Bot* 31:469–489.
8 <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300011>
- 9 Ricotta C (2005) A note on functional diversity measures. *Basic Appl Ecol* 6:479–486.
10 <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.02.008>
- 11 Stuble KL, Jurić I, Cerdá X, Sanders NJ (2017) Dominance hierarchies are a dominant
12 paradigm in ant ecology (Hymenoptera: Formicidae), but should they be? and what
13 is a dominance hierarchy anyways? *Myrmecological News* 24:71–81
- 14 Zelený D (2018) *Journal of Vegetation Science* Which results of the standard test for
15 community- - weighted mean approach are too optimistic ? *J Veg Sci* 953–966.
16 <https://doi.org/10.1111/jvs.12688>
- 17
- 18