UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Danilo Elias de Oliveira

Estrutura espacial da assembleia de cupins (Isoptera) em cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás

Orientador: Prof. Dr. Divino Brandão

Dissertação de Mestrado

Goiânia-GO, 2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Danilo Elias de Oliveira

Estrutura Espacial da assembleia de cupins (Isoptera) em cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás

Orientador: Prof. Dr. Divino Brandão

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução/ UFG como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ecologia e Evolução.

Goiânia-GO, 2009

AGRADECIMENTOS

Sem dúvida alguma tive que me limitar ao máximo na escrita deste item, pois foram várias as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para que este manuscrito fosse escrito após tanto trabalho. Algumas pessoas contribuíram mais, outras menos, mas cada uma a seu modo e ao máximo possível.

Dizem que uma pesquisa começa com o planejamento, mas neste caso, ela começou com um bate-papo com o Diogão, vulgo Diogo Andrade Costa, que, pra variar me encheu de idéias sobre a necessidade de um estudo analítico sobre métodos de amostragem que considerassem a distribuição espacial das colônias. Muito obrigado, Diogo, por isso e por tudo!

Muito obrigado também à minha família, por ser sempre um porto seguro nos momentos de cansaço e tristeza (rotineiros nesse mundo de ciência) e pelas várias orações que certamente valeram muito. Sempre pude contar com vocês, que me ajudaram até na organização da Coleção de Isoptera, num trabalho sem graça de trocar bichos de frascos noite-a-dentro.

Obrigado aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, em especial ao José Alexandre, que contribuiu muito na fase de construção dos objetivos e formulação da metodologia, ao Paulo, Bini e Rogério, que deram sugestões muito úteis durante as apresentações dos projetos individuais.

Obrigado também a toda turma de amigos do EFA 2007, que me faz sentir saudades até hoje. Na escrita desta dissertação percebi o quanto aquele mês foi valioso pra mim e me fez ser um pesquisador melhor. Ainda posso ver os desenhos sarcásticos do Glauco e ouvir o Paulo dizendo “What kind of €¥☻&%$@# is this?”.

Agora vem a parte nostálgica dos agradecimentos, onde agradeço a todo o pessoal do Laboratório de Ecologia de Isoptera (que infelizmente está chegando ao final de sua existência). Muito obrigado a todos você colegas e amigos que desde meu ingresso neste laboratório têm me ensinado a ser um pesquisador e uma pessoa melhor. Obrigado à Hélida pelas conversas sempre agradáveis e úteis, à Mayra pelos momentos de descontração e troca de gentilezas, aos Thiagos pelos momentos de trabalho, aprendizado e, principalmente, de descontração e a todos os membros ou ex-membros do laboratório. Muitíssimo obrigado ao Leonardo, Luciano,

Fred e Thiago Santos que me auxiliaram na coleta dos dados, sem vocês este trabalho não seria possível!

Agradeço à CAPES pela tão importante bolsa de mestrado que viabilizou este trabalho.

Agradeço também aos membros da banca por aceitarem participar desta fase tão importante da minha vida, mesmo tendo pouco tempo para isso.

Por último, e principalmente, agradeço a duas pessoas: a primeira é minha digníssima Marina, não apenas por me amparar e ajudar (inclusive na triagem e catalogação das amostras, crítica às análises, leitura do manuscrito e formatação da versão final), mas também por me manter sempre perseverante e otimista. Muito obrigado, minha amada, por isso e por tudo!

A segunda pessoa é um velhinho barbudo chamado Divino que arrasa os corações das velhinhas do ICB. Divino, Provavelmente você não sabe, mas TODAS as pessoas do laboratório, sem exceção, não conseguem conter um suspiro de tristeza quando conversamos sobre sua aposentadoria e o fim do laboratório. Você se tornou um referencial não apenas como professor e orientador, mas como pessoa humana, digna e ética. Aproveitando um certo adjetivo sarcástico que vocês me deram por “ser botânico e poeta” te digo com todas as letras: Te amo como a um pai! Pois é isso que você se tornou para mim e para muitos outros do laboratório. É uma honra ser seu amigo e orientando! MUITÍSSIMO OBRIGADO, DIVINO!

OBRIGADO A TODOS VOCES!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....III

LISTA DE TABELAS.....VI

LISTA DE FIGURAS.....VII

RESUMO.....1

INTRODUÇÃO.....3

OBJETIVOS.....9

METODOLOGIA.....10

ÁREA DE ESTUDO.....10

MÉTODOS.....11

ANÁLISE DOS DADOS.....15

RESULTADOS.....18

DISCUSSÃO.....26

CONSIDERAÇÕES FINAIS.....40

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....42

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Distribuição em tabuleiro de xadrez de duas espécies hipotéticas em quatro áreas. 0 = ausência; 1 = presença da espécie. A caixa em vermelho delimita uma unidade de tabuleiro de xadrez. 3

Tabela 2 - Lista das espécies de cupins, seus grupos alimentares, abundância de colônias e freqüência relativa do número de parcelas ocupadas em área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. 17

Tabela 3 – Valores de *C-Scores* observados e estimados por 5.000 aleatorizações. p(O≤E): probabilidade do C-score observado ser menor ou igual ao estimado; p(O≥E): probabilidade do C-score observado ser igual ou maior que o estimado. 23

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - PESCAN. No canto superior esquerdo: mapa do Brasil com o estado de Goiás destacado; no canto inferior esquerdo: mapa de Goiás com a localização do PESCAN. Do lado direito: mapa do PESCAN (linha sólida) com o platô no centro (linha pontilhada). As cidades de Caldas Novas e Rio Quente estão em cinza claro e escuro, respectivamente..... 8

Figura 2 - Distribuição das 28 parcelas de um transecto marcadas para amostrar a fauna de cupins no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. As parcelas são os pontos pretos e as linhas indicam as 10 parcelas distantes 100 metros entre si, 10 parcelas distantes 50 metros e 10 parcelas distantes 25 metros. A elipse pontilhada no lado superior esquerdo delimita o trecho do transecto onde estão as 10 parcelas distantes 5 metros entre si. Nos eixos X e Y estão os valores de longitude e latitude, respectivamente, em graus decimais 10

Figura 3 – Distribuição espacial das 123 parcelas (pontos pretos), marcadas para amostrar a fauna de cupins no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. No lado inferior esquerdo, o detalhe da distância entre as parcelas de uma tríade. Nos eixos X e Y estão os valores de longitude e latitude, respectivamente, em graus decimais 11

Figura 4 - Freqüência de espécies em relação ao número de colônias de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás 19

Figura 5 - Distribuição do número de parcelas em função do número de espécies de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás 19

Figura 6 - Proporção das espécies em cada guilda alimentar no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás (PESCAN) e no cerrado de outras cinco localidades. Fontes: Vilhena e Paracatu: Constantino (2005); Roncador: Mathews (1977); Manso: Constantino & Schlemmermeyer (2000); Brasília: Coles (1980) e Constantino (2005) 20

Figura 7 - Curva de acumulação de espécies de cupins coletados em 123 parcelas no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. A curva em azul representa a riqueza média observada (Sobs) enquanto a curva preta representa a riqueza esperada pelo estimador *Bootstrap.* As barras verticais são os Intervalos de Confiança de cada valor estimado 21

Figura 8 - Autocorrelograma espacial de Mantel (r de Mantel) para a composição de cupins no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. Os valores das classes de distância são (em metros): 1 = 0 a 15; 2 = 15 a 30; 3 = 30 a 50; 4 = 50 a 300; 5 = 300 a 500; 6 = 500 a 750; 7 = 750 a 1000; 8 = 1000 a 1500; 9 = 1500 a 2000; 10 ≥ 2500 22

22

Figura 9 - Histograma de freqüência do número observado para cada classe de

distância geográfica. Os valores das classes de distância são (em metros): 1 = 0 a 15; 2 = 15 a 30; 3 = 30 a 50; 4 = 50 a 300; 5 = 300 a 500; 6 = 500 a 750; 7 = 750 a 1000; 8 = 1000 a 1500; 9 = 1500 a 2000; 10 ≥ 2500 .....

Figura 10 - Proporção dos grupos de cupins de 18 áreas no bioma Cerrado comparadas com a fauna de cupins do PESCAN (última coluna). Fontes: Brasília: Coles (1980) e Constantino (2005); Roncador: Mathews (1977); Manso: Constantino & Schlemmermeyer (2000); Paracatu e Vilhena: Constantino (2005); Sete Lagoas: Domingos et al. (1986); São Paulo: Araujo (1958) e Constantino (2005); Alto Paraíso, Aruanã, Cocalzinho, Cristalina, Cristianópolis, Hidrolândia, Iporá, Matrinchã, Nova Crixás, Pontalina e Serranópolis: Cunha *et al.* (2006) 27

Figura 11 - Distribuição de frequência dos 7503 valores de similaridade de Jaccard para a composição de espécies entre as 123 parcelas amostradas no cerrado *sensu stricto* do PESCAN 31

RESUMO

Um dos grandes objetivos da ecologia de comunidades é conhecer os fatores que determinam a distribuição espacial das populações de diferentes espécies pertencentes a uma assembleia. Trabalhos que investigam esses fatores causais na fauna de cupins são raros e, para a região do Cerrado, inexistentes. Objetivei 1) descrever a estrutura espacial da assembleia de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto*, 2) verificar se existe autocorrelação espacial na composição de cupins e 3) se as espécies se distribuem em tabuleiro de xadrez e, em caso afirmativo, qual a causa dessa distribuição. No platô do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN) amostrei os cupins em 123 parcelas de 10 m^2 com distâncias de 5 a 3,5 km entre si dispostas em três transectos de 28 parcelas cada e em 13 tríades distantes 1 km entre si. Identifiquei as espécies e as classifiquei em guildas alimentares. Fiz um autocorrelograma de Mantel com 10 classes de distâncias, para avaliar a similaridade na composição em função do espaço. Comparei o índice *C-score,* utilizando toda a assembleia e cada guilda em particular, com uma distribuição nula (com 5000 aleatorizações) para verificar se existe distribuição em tabuleiro de xadrez na assembleia e qual sua causa. Encontrei 579 colônias de 57 espécies de cupins, sendo que a maioria era humívora. Não houve autocorrelação espacial significativa em nenhuma classe de distância para a composição de espécies, pois os valores do r de Mantel para todas as classes de distância foram próximos a zero e não significativos ($p > 0,05$). O índice *C-score* foi significativo para a assembleia como um todo (*C-score* = 52.01; $p = 0,006$), mas não foi significativo para nenhuma das guildas ($p > 0,05$). O cerrado do PESCAN é uma das áreas com a maior diversidade espécies já registradas para o bioma Cerrado, e isso possivelmente se deve às características do parque, como seu alto grau de preservação, e ao esforço amostral empregado. A ausência de autocorrelação espacial indica que as espécies de cupins se distribuem no espaço independentemente da distribuição das demais. Este é o primeiro estudo que demonstra que a assembleia de cupins se distribui em tabuleiro de xadrez e que isso é devido aos eventos históricos de dispersão e colonização. No cerrado que estudei provavelmente a dispersão dos alados durante as revoadas faz com que as futuras colônias se estabeleçam em uma determinada área formando uma distribuição "embaralhada" e não sobreposta conhecida como distribuição em tabuleiro de xadrez. Estes resultados contradizem a idéia recorrente de que a competição intra e interespecífica é o fator causal da distribuição espacial das colônias de cupins.

Palavras-chave: estrutura espacial, Cerrado, cupins, dispersão, autocorrelação espacial, tabuleiro de xadrez.

ABSTRACT

One of the major community ecology's objectives is to understand the factors that determine the spatial distribution of populations of different species belonging to an assembly. Works that investigate these causal factors on the termite fauna are rare, and to the Cerrado region, non-existent. This work aims to 1) describe the spatial structure of the termite assembly in a cerrado *sensu stricto* area, 2) verify whether there is spatial autocorrelation in the composition of termites and 3) whether the species are distributed on a checkerboard, and if so, what cause this distribution. On the plateau of Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), I sampled the termites on 123 10m^2 plots with distances to each other varying from 5 m to 3.5 km. This plots were divided into two sets, One of those arranged into 3 transects of 28 plots each and the other arranged into 13 triads distant 1 km to the next. I Identified the species and grouped them into food guilds. I made a Mantel's autocorrelogram with 10 distance classes to assess the changes in the similarity of the composition in function of space. I compared the C-score index, using the entire assembly and each guild alone, with a null distribution (with 5000 randomizations) to check whether there is a checkerboard distribution in the assembly and what its cause. I found 579 colonies of 57 species of termites, most of which was humivorous. There was no significant spatial autocorrelation in any distance class concerning the species composition because the values of r of Mantel for all distance classes were close to zero and not significant. The C-score was significant for the assembly as a whole (C-score = 52.01, p = 0.006), but was not significant for any of the guilds. The cerrado of PESCAN is one of the areas with the highest species diversity already registered for the Cerrado biome and possibly this is because of the well preserved condition of the park and the sampling effort employed. The absence of spatial autocorrelation indicates that the species of termites are distributed in space regardless of the distribution of others. This is the first study that shows that the assembly of termites is distributed on a checkerboard and that this is due to historical events of dispersal and colonization. In the area I studied, probably the dispersion of the allates during flight events makes the establishment of future colonies in a field forming a "scrambled" and not superimposed distribution known as checkerboard distribution. These results contradict the recurrent idea that intra and interspecific competition is the causal factor of the colonies spatial distribution of termites.

Key-words: spatial structure, termites, Cerrado, dispersal, spatial autocorrelation, checkerboard distribution.

INTRODUÇÃO

A estrutura de uma comunidade depende da influência de fatores ambientais, como clima; de interações bióticas e de fatores em larga escala espacial (no nível de paisagem) e temporal (Morin, 1999). A estrutura espacial de uma dada comunidade pode ser influenciada por 1) eventos históricos como dispersão e colonização, 2) por características do ambiente e 3) pela interação das espécies entre si, além do sinergismo desses fatores (Putman, 1994). A dispersão, ou distanciamento dos indivíduos entre si, pode ser ativa ou passiva e visa minimizar as interações negativas, como competição entre indivíduos que partilham a mesma área e os mesmos recursos (Fortin & Dale, 2005). A colonização de habitats não ocupados tende a aumentar a diversidade local (alfa) e diminuir a diversidade beta (Hill *et al.,* 2002; Magurran, 2004).

Características ambientais são extremamente importantes na estrutura espacial das comunidades e muitos estudos têm discutido seus efeitos (Davies *et al.*, 2003a; Diniz-Filho *et al.*, 2002; Summerville *et al.*, 2008; Duckworth *et al.*, 2008). Osler *et al.* (2006) afirmam que a massa de serrapilheira afeta fortemente a estrutura de ácaros oribatídeos; Davis *et al.* (2008) afirmam que o clima e características do solo são importantes determinantes do padrão espacial da assembleia de besouros em uma área de ecótone na África do Sul. Carrijo *et al.* (2008), analisando o efeito da implantação de pastagens na fauna de cupins em uma área de Cerrado, encontraram mudanças significativas na diversidade, abundância e proporção de guildas alimentares entre uma área perturbada e não perturbada.

O último fator fundamental na estruturação espacial das comunidades são as interações bióticas. Segundo Hutchinson (1957), toda espécie interage com outras e isso afeta de algum modo seu nicho fundamental restringindo-o a um subconjunto, denominado nicho realizado (termo usado após Hutchinson, 1957). Tais interações, como competição, predação e parasitismo, impedem que as espécies em questão explorem toda a gama possível de condições e recursos. Esses tipos de interações são amplamente estudadas ao longo da história e todo livro texto de ecologia traz inúmeros exemplos, principalmente de competição (e.g. Begon *et al.,* 2007). Por outro lado, existem interações que tendem a fazer com que o nicho realizado de

uma dada espécie seja tão grande ou até maior que seu nicho fundamental. Bruno *et al.* (2003) chamam essas interações de facilitação e existem muitos casos reportados na literatura, apesar da facilitação não ser historicamente tão estudada, como a competição, predação e parasitismo. Wilmers *et al.* (2003) observaram que a reintrodução do lobo cinzento em uma área melhorou a disponibilidade de alimento para animais carniceiros. Badano *et al.* (2007) afirmam que espécies nativas de plantas que são engenheiras de ecossistemas podem facilitar o estabelecimento de espécies vegetais exóticas por diminuírem o estresse ambiental. Segundo Kistner (1969), Redford (1984) e Mahaney *et al.* (1999), certas espécies de cupins fornecem abrigo, alimento, refúgio de predadores e melhoria das condições ambientais a várias outras espécies de cupins e outros animais devido à construção de seus cupinzeiros.

Todos esses fatores discutidos acima (eventos históricos, ambiente e interações bióticas) geram os padrões de distribuição espacial das espécies em uma comunidade e a importância relativa de cada um deles faz com que as populações de cada espécie se distribuam de formas diferentes nas comunidades. Essa dependência espacial pode ser devido a respostas das espécies a processos exógenos (como gradientes ambientais) ou à autocorrelação espacial das espécies devido a fatores endógenos (Fortin & Dale, 2005). Adoto aqui a definição de autocorrelação de Legendre & Legendre (1998): “Autocorrelação espacial pode ser definida como uma propriedade de variáveis aleatórias que apresentam valores, em pares de locais afastados a certa distância, que são mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) do que o esperado para pares de observações associados aleatoriamente”. Ou seja, a similaridade na composição de espécies de dois locais próximos é maior (autocorrelação positiva) ou menor (autocorrelação negativa) que a esperada ao acaso.

Fortin & Dale (2005) afirmam que comunidades podem apresentar valores positivos de autocorrelação espacial se, por exemplo, a abundância das espécies for espacialmente autocorrelacionada devido a restrições de mobilidade e dispersão. Isso é extremamente comum e bem reportado na literatura para plantas e animais sésseis ou de baixa capacidade de dispersão (Karl & Kühn, 2007; Goslee, 2006; Tobin, 2004; Papadopoulos *et al.,* 2003; para mais exemplos de dispersão em

plantas, vide Cousens *et al.,* 2008). Por outro lado, valores negativos de autocorrelação espacial podem ser devidos, dentre outros fatores, a competição interespecífica (Griffith, 2006; Montgomery & Chazdon, 1982).

Em uma comunidade em que seja intensa a competição entre espécies com mesmos requerimentos ecológicos pode haver um cenário espacial de distribuição, conhecido como distribuição em tabuleiro de xadrez (em inglês, usa-se o termo *checkerboard distribution*), devido à exclusão competitiva (Simberlof, 1984; Gotelli & Graves, 1996). Neste caso, considerando uma matriz de presença/ausência de espécies por localidades, observa-se o padrão de distribuição não aleatório exemplificado abaixo, que a partir daqui recebe o nome de unidade de tabuleiro de xadrez (Tabela 1).

Tabela 1 – Distribuição em tabuleiro de xadrez de duas espécies hipotéticas em quatro áreas. 0 = ausência; 1 = presença da espécie. A caixa em vermelho delimita uma unidade de tabuleiro de xadrez.

	Espécie 1	Espécie 2
Área A	1	0
Área B	0	1
Área C	1	0
Área D	1	1

Caso o número de unidades de tabuleiro de xadrez, ou algum índice baseado nesse número, como o *C-score*, (Stone & Roberts, 1990, veja explicação no item "Métodos") seja significativamente maior que o esperado ao acaso, pode-se dizer que as espécies da comunidade em questão se distribuem em tabuleiro de xadrez. Essa distribuição pode ser gerada por três mecanismos distintos, mas não excludentes: 1) distribuição em mosaico das espécies no hábitat devido a eventos históricos de dispersão e colonização, 2) competição interespecífica ou 3) distribuição do hábitat em tabuleiro de xadrez (Connor & Simberloff, 1979). A existência desse padrão tem sido investigada para comunidades de aves e morcegos (Stone & Roberts, 1990), microorganismos (Horner-Devine *et al.,* 2007), macrófitas aquáticas (Boschilia *et al.,* 2008), ervas (Rooney, 2008) e formigas (Badano *et al.*, 2005). A falta de mais estudos em determinados grupos taxonômicos, como os invertebrados, e ecológicos, como os decompositores, faz

com que generalizações ainda sejam difíceis e que estudos com esses grupos sejam de grande importância.

Sendo assim, meu grupo de estudo são os cupins, insetos sociais que desempenham um importante papel na natureza atuando na decomposição da matéria orgânica do solo e na ciclagem de nutrientes, nos processos de descompactação, aeração e movimentação de partículas no solo (Badawi *et al.*, 1982; Bignell & Eggleton, 2000; Holt & Lepage, 2000). Também estão relacionados com a liberação de metano e de dióxido de carbono provenientes da digestão da celulose (Sugimoto *et al.,* 2000). Muitas espécies de cupins são consideradas chaves em certas comunidades por facilitarem outros organismos, fornecendo alimento, abrigo e melhorando as condições ambientais (Redford, 1984; Mahaney *et al.,* 1999). Algumas também são consideradas bioindicadoras de conservação ambiental (Cunha, 2006). Por outro lado, são também importantes pragas rurais e urbanas provocando sérios prejuízos econômicos em praticamente todos os países (Brandão & Souza, 1999; Brandão *et al.*, 2002; Constantino & Dianese, 2001; Constantino, 2002; Costa-Leonardo, 2002).

Apesar dos cupins atuarem na degradação da matéria orgânica em todos os estágios de decomposição, existem grupos distintos formados por espécies que exploram a mesma classe de recursos e de maneira similar, a esses grupos denomina-se guildas alimentares (Bignell & Eggleton, 2000). A classificação das espécies de cupins em guildas alimentares auxilia no entendimento das características do ambiente em que ocorrem. Bignell & Eggleton (2000) afirmam que existem gradientes de disponibilidade de recursos entre os ecossistemas, enquanto regiões áridas apresentam uma grande quantidade de material vegetal bastante lignificado e pouco decomposto, como troncos secos de árvores, nas florestas tropicais a taxa de decomposição é alta e há um predomínio de matéria orgânica bem decomposta e misturada ao componente inorgânico do solo. Com isso, espera-se que em regiões áridas haja um predomínio de espécies que se alimentam de madeira seca enquanto as espécies que se alimentam de húmus sejam mais frequentes nas florestas.

As diferentes espécies de cupins, de modo geral, forrageiam nas adjacências de suas colônias e tendem a se distribuir por toda a área nos locais que apresentam

condições e recursos que lhe são favoráveis (Traniello & Leuthold, 2000). Durante os eventos reprodutivos de revoadas, seus alados voam por uma curta distância e fundam novas colônias nas proximidades daquelas já existentes (Nutting, 1969), fazendo com que haja diferentes agregados de colônias de várias espécies. Nestes agregados, as áreas de forrageamento das colônias da mesma espécie muitas vezes estão sobrepostas, o que pode levar à competição intraespecífica. Além disso, os agregados de espécies diferentes também podem se sobrepor e, caso sejam espécies com preferências similares, além da competição intraespecífica, pode haver uma competição interespecífica por alimento e sítios de nidificação (Brandão, 1991; Traniello & Leuthold, 2000). Surge então uma demanda conflitante: de um lado estão as restrições biológicas à dispersão dos alados e das colônias como um todo que induzem à agregação e à autocorrelação espacial positiva e, de outro lado, os efeitos negativos da competição intra- e interespecífica induzindo ao distanciamento das colônias entre si (autocorrelação espacial negativa) e à exclusão competitiva. Essa demanda conflitante não é bem entendida para o grupo dos cupins, constituindo um campo de estudo de alta relevância.

Caso a competição interespecífica e a exclusão competitiva sejam intensas espero que as espécies de cupins apresentem uma distribuição em tabuleiro de xadrez (explicada acima). Também espero que quanto mais similares forem as preferências alimentares entre as espécies, mais intenso será o padrão de distribuição em tabuleiro de xadrez. É possível ainda que a baixa mobilidade e dispersão das colônias resultem em um padrão de distribuição espacial positivamente autocorrelacionado e mantenedor da distribuição em tabuleiro de xadrez. É importante lembrar que, como discutido anteriormente, caso seja encontrado um padrão de distribuição em tabuleiro de xadrez nas espécies de cupins de uma assembleia, isso não significa que o fator causal seja a competição interespecífica. A existência desse padrão necessita ser cuidadosamente investigada a fim de descobrir seu verdadeiro fator causal, como salientam Stone & Roberts (1992) e Gotelli & McCabe (2002).

Estudos da diversidade local e da estrutura espacial das assembleias de cupins são importantes por descreverem os tipos de padrões existentes e suas causas. Também possibilitam generalizações acerca de como as espécies de

invertebrados decompositores estão distribuídas no espaço, como exploram o ambiente e como interagem entre si. Além disso, o conhecimento da distribuição das espécies de cupins possibilita o estabelecimento de estratégias realmente efetivas de conservação de áreas naturais e, por outro lado, auxiliam no manejo e controle de espécies consideradas pragas.

OBJETIVOS

Objetivo neste trabalho responder às seguintes questões:

- Qual a estrutura da assembleia de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas?
- Existe autocorrelação espacial na composição de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto*? Minha hipótese é de haja uma autocorrelação positiva significativa, ou seja, que unidades amostrais (parcelas) mais próximas possuem uma composição de espécies mais similar do que a esperada ao acaso.
- Qual o padrão de distribuição espacial das espécies de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto*? Minha hipótese é de que as espécies se distribuem no espaço de acordo com o modelo de distribuição em tabuleiro de xadrez.
- Caso a hipótese anterior seja corroborada, qual a causa da distribuição em tabuleiro de xadrez das espécies? Existem três hipóteses que, segundo Stone & Roberts (1992) e Gotelli & Entsminger (2001), explicam a distribuição em tabuleiro de xadrez para a assembleia de cupins como um todo: 1) competição interespecífica, ou 2) eventos históricos, ou 3) distribuição do habitat em tabuleiro de xadrez.

METODOLOGIA

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN). O PESCAN localiza-se a nordeste da cidade de Caldas Novas e a noroeste da cidade de Rio Quente, na região sudeste do Estado de Goiás, Brasil. O parque situa-se entre as coordenadas geográficas 17º 43' e 17º 53' Sul e 42º 39' e 42º 46' Oeste.

O parque possui 125 km^2 em formato elíptico, incluindo o sopé da serra, que faz divisão com fazendas e loteamentos urbanos, as laterais com encostas que formam muralhas naturais e o topo que é constituído de um grande platô, onde fiz as coletas. A altura máxima da serra é em torno de 1.043 m, com desníveis de 150 m em relação às áreas do entorno (Almeida & Sarmento, sd.). A coleta de dados foi realizada no centro do platô da serra, que é caracterizado por solos do tipo latossolo vermelho-escuro e vermelho-amarelo (Lacerda Filho *et al.*, 2000), cobertura vegetal do tipo cerrado *sensu stricto* e relevo plano.

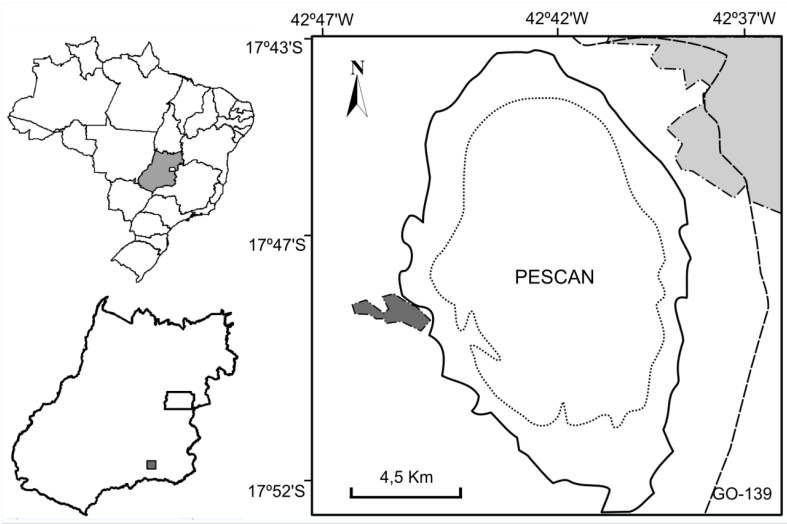

Figura 1 - Localização do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - PESCAN. No canto superior esquerdo: mapa do Brasil com o estado de Goiás destacado; no canto inferior esquerdo: mapa de Goiás com a localização do PESCAN. Do lado direito: mapa do PESCAN (linha sólida) com o platô no centro (linha pontilhada). As cidades de Caldas Novas e Rio Quente estão em cinza claro e escuro, respectivamente.

MÉTODOS

Para a coleta de cupins, padronizei o tamanho das parcelas em 2 m de largura x 5 m de comprimento x 2 m de altura, pois inúmeros estudos encontraram resultados satisfatórios com este tamanho de parcela (Jones e Eggleton, 1999; Bignell & Eggleton, 2000; Davies, 2002; Davies *et al*., 2003a; Davies *et al*., 2003b; Sena *et al*., 2003; Roisin & Leponce, 2004; Espírito-Santo Filho, 2005; Lima Filho, 2005, Carrijo *et al.,* 2008). Além disso, D. A. Costa (comunicação pessoal) utilizou dois tamanhos de parcelas (2x5 e 5x5 m) e recomenda a utilização de parcelas de 2x5 m, pois esse é um tamanho adequado a aumentar ao máximo o número de espécies amostradas e, ao mesmo tempo, diminuir a probabilidade de coletar duas ou mais colônias de uma mesma espécie em uma parcela. Desta forma, sempre que encontrei indivíduos da mesma espécie em dois locais da mesma parcela, estes foram considerados como pertencentes à mesma colônia, a fim de evitar uma superestimação da abundância de colônias.

Utilizei duas metodologias que diferiram no número e disposição espacial das parcelas para minimizar o efeito do tipo de método empregado. Primeiro coletei em parcelas dispostas em transectos, detalhados abaixo, que é o método comumente utilizado em estudos de cupins. No outro método, que explicarei posteriormente, utilizei grupos de parcelas distribuídos irregularmente no espaço.

Inicialmente, coletei em 84 parcelas dispostas em três transectos (cada um com 28 parcelas) de um quilômetro cada, utilizando uma modificação do protocolo de Jones & Eggleton (1999). Estes autores basearam-se no trabalho de DeSouza & Brown (1994), que utilizaram um transecto de 110 x 3 m dividido em 22 parcelas contíguas de 3 x 5 m. No protocolo de Jones & Eggleton (1999), o transecto media 100 x 2 m e era dividido em 20 parcelas contíguas de 2 x 5 m. Brandão & Souza (1998), Cunha *et al.* (2006) e Carrijo *et al.* (2008) fizeram modificações no protocolo de Jones & Eggleton (1999) ao coletarem em parcelas distantes 30 metros entre si, para evitar problemas de pseudoreplicação da abundância de colônias. Este procedimento também foi utilizado em vários outros trabalhos, porém com diferentes valores de distância entre as parcelas: 100 m (Brandão, 1998), 50 m (Oliveira, 2003; Lima Filho, 2005) e 10 m (Sena *et al.,* 2003).

Porém, os valores de distância utilizados em todos esses trabalhos foram arbitrários e, por isso, decidi utilizar distâncias de 5, 25, 50 e 100 metros entre as parcelas e verificar o efeito da distância na probabilidade de pseudoreplicação. Os detalhes de um transecto em particular estão representados na Figura 2 e a disposição espacial dos transectos pode ser verificada no lado superior esquerdo da Figura 3.

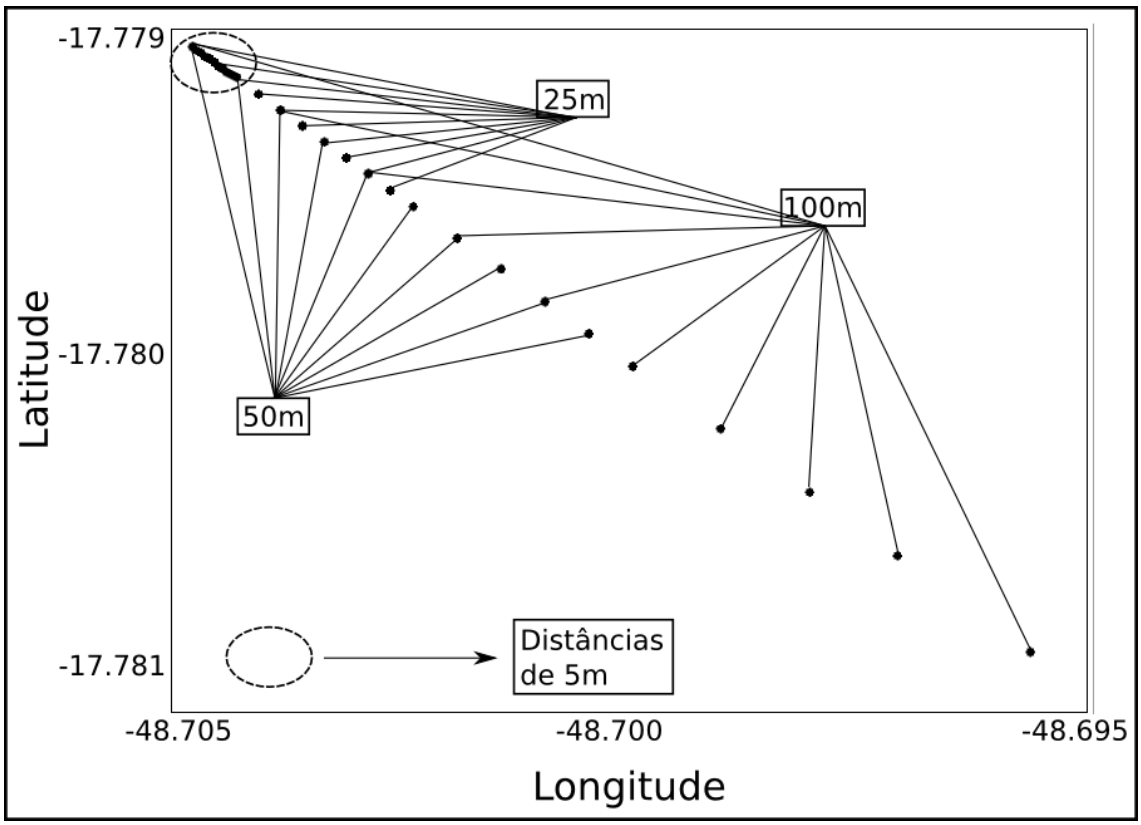

Figura 2 – Distribuição das 28 parcelas de um transecto marcadas para amostrar a fauna de cupins no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. As parcelas são os pontos pretos e as linhas indicam as 10 parcelas distantes 100 metros entre si, 10 parcelas distantes 50 metros e 10 parcelas distantes 25 metros. A elipse pontilhada no lado superior esquerdo delimita o trecho do transecto onde estão as 10 parcelas distantes 5 metros entre si. Nos eixos X e Y estão os valores de longitude e latitude, respectivamente, em graus decimais.

Posteriormente coletei em outras 39 parcelas agrupadas em 13 tríades. Em seis tríades as parcelas distavam 10 e 25 m entre si e, nas outras sete, distavam 10 e 50 m entre si. Distribuí as tríades de maneira irregular mantendo uma distância mínima de um quilômetro entre elas (Figura 3).

No total coletei em 123 parcelas, totalizando 1230 m^2, espacialmente distribuídas de forma a permitir que seja possível obter valores de autocorrelação

espacial em pequenas distâncias (de 5 a 100 m) e em grandes distâncias (de um a três mil metros).

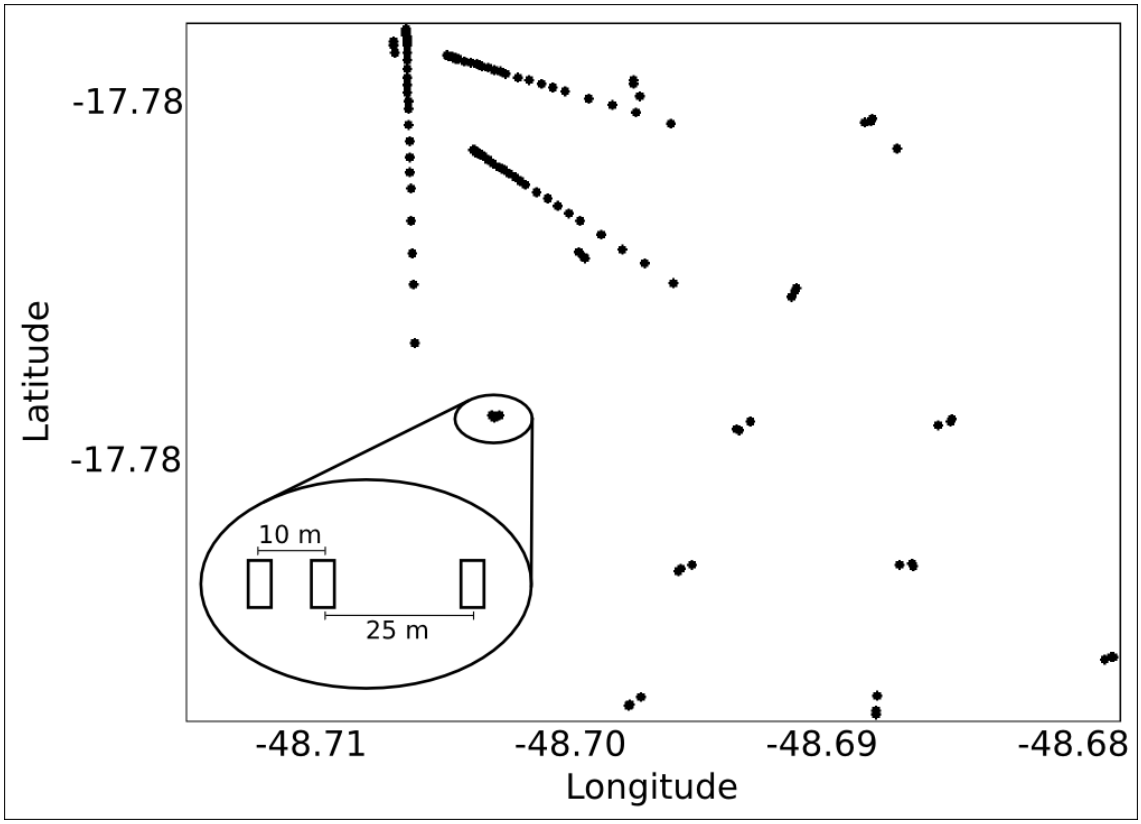

Figura 3 – Distribuição espacial das 123 parcelas (pontos pretos), marcadas para amostrar a fauna de cupins no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. No lado inferior esquerdo, o detalhe da distância entre as parcelas de uma tríade. Nos eixos X e Y estão os valores de longitude e latitude, respectivamente, em graus decimais.

Amostrei a fauna de cupins em todos os possíveis habitats no interior das parcelas utilizando o protocolo sugerido por Jones & Eggleton (1999), descrito abaixo. Cada parcela foi examinada por duas pessoas durante 30 minutos, sendo feita procura de cupins na seguinte ordem: em cupinzeiros epígeos e arborícolas a uma altura máxima de 2 m do solo, na madeira de troncos caídos, secos ou com sinais de ataque, nas galerias externas construídas pelos cupins nos troncos e galhos das árvores, em meio à serrapilheira e solo imediatamente abaixo e em qualquer microhábitat passível de se encontrar cupins. Após esse exame, escavamos várias trincheiras com 30 cm de profundidade, buscando detectar a

presença de cupins subterrâneos. Também coletamos algumas amostras no entorno das parcelas, porém não as incluí nas análises, apenas na lista geral de espécies.

Coletamos amostras de todas as colônias encontradas e as mantenho em frascos contendo álcool a 70%, devidamente separadas quanto à parcela e registradas as características dos locais e/ou ninhos onde as encontramos. No Laboratório de Ecologia de Isoptera fiz a triagem e identificação das amostras com auxílio de chaves dicotômicas, revisões e descrições de espécies (Constantino, 1990, 1992, 1995, 1998, 1999, 2000, 2002a; Constantino *et al.*, 2006; Constantino & DeSouza, 1997; Cancello, 1986, 1989; Fontes, 1985; Krishna & Araújo, 1968; Mathews, 1977; Rocha & Cancello, 2007) ou por comparação com o material da Coleção de Isoptera da UFG. Depositei as amostras de todas as espécies coletadas na Coleção Termitológica da UFG.

Utilizei minhas observações de campo e os dados da literatura (Bandeira, 1989; Brandão & Souza, 1998; Constantino, 1999; Cunha, 2006; Espírito-Santo Filho, 2005; Mathews, 1977) para classificar as espécies em grupos alimentares, daqui em diante chamados guildas alimentares. Apesar de existir grande discussão e controvérsias sobre as classificações existentes, adotei como válidas quatro guildas alimentares que, segundo Bignell & Eggleton (2000), são as mais comumente utilizadas. **Humívoros**: cupins que se alimentam da matéria orgânica já muito decomposta e misturada ao solo com alto teor de sílica; **Xilófagos:** cupins que se alimentam de madeira, incluindo árvores vivas ou mortas, troncos ou galhos; **Comedores de serrapilheira**: cupins que se alimentam de serrapilheira, folhas e raízes de gramíneas, geralmente na superfície do solo; e **Intermediários**: cupins que se alimentam de madeira em alto grau de decomposição, como raízes, troncos e galhos caídos misturados ao solo ou na superfície. Neste grupo ainda estão aqueles que não se encaixam propriamente às demais guildas alimentares.

ANÁLISE DOS DADOS

Para verificar se a coleta foi satisfatória e para saber o número mínimo necessário de parcelas, fiz uma curva de acumulação de espécies em função do número de parcelas utilizando o programa EstimateS (Cowell, 2005) com 10000 aleatorizações sem reposição (Krebs, 1989; Magurran, 2004). Utilizei o estimador de riqueza *Bootstrap,* que é um dos estimadores mais utilizados e bem aceitos (vide Colwell & Coddington, 1994 e Magurran, 2004), calculado pelo EstimateS e obtive o Intervalo de confiança usando o programa R (R Development Core Team, 2009) com o pacote "stats" carregado. Esta curva representa o número total de espécies registradas durante a coleta de dados quando novos indivíduos ou amostras são adicionados de forma cumulativa (Gotelli & Colwell, 2001). Desta forma, verifiquei a quantidade de parcelas necessária para uma amostragem suficiente.

Avaliei os níveis de autocorrelação espacial entre as parcelas através do correlograma multivariado de Mantel (Legendre & Legendre, 1998). Para isso, fiz uma matriz de similaridade de Jaccard da composição de espécies entre as parcelas. Esta matriz foi correlacionada com as matrizes de classes de distância euclideanas entre as parcelas e, para cada classe de distância, obtive um valor da estatística de Mantel (r_M). Em outras palavras, fiz uma correlação entre a composição de espécies das parcelas e a distância entre as parcelas, a fim de verificar se parcelas próximas são mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) que o esperado ao acaso (Legendre & Legendre, 1998). O objetivo desta análise é encontrar a distância entre parcelas e entre transectos em que seja mínima a autocorrelação espacial, além de verificar o efeito da autocorrelação espacial na probabilidade de erro tipo I (Diniz-Filho *et al.,* 2003).

Para verificar se os cupins se distribuem em tabuleiro de xadrez, utilizei a matriz de presença e ausência das espécies nas parcelas e, utilizando o programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2001), calculei o índice *C-score* de co-ocorrência (Stone & Roberts, 1990). Esse índice é baixo quando as espécies co-ocorrem, isto é, quando estão nos mesmos locais e tanto mais alto quando suas ocorrências são mutuamente excludentes, ou seja, uma espécie está presente no local A e ausente no local B e outra espécie está ausente no local A e presente no local B.

Foram geradas 5000 matrizes aleatórias a partir da minha matriz original e construído um modelo nulo de distribuição de freqüência dos valores do *C-score*. Estas matrizes aleatórias são construídas mantendo-se fixas as linhas e as colunas. Neste procedimento, as espécies raras continuam sendo raras e as abundantes continuam sendo abundantes nas simulações e o número de espécies de cada parcela é mantido. Posteriormente comparei o valor de *C-score* observado com a distribuição de freqüência dos valores estimados pelas aleatorizações. Se o valor observado for significativamente maior que os valores gerados pelas aleatorizações, pode-se afirmar que as espécies se distribuem em tabuleiro de xadrez.

Caso as espécies se distribuam em tabuleiro de xadrez, resta saber se isso é devido à competição interespecífica, a eventos históricos que promoveriam uma distribuição em mosaico das espécies ou a distribuição do habitat em tabuleiro de xadrez. Em relação a esta última possibilidade, convém lembrar, como descrito no item "Área de Estudo", que toda a área das coletas apresenta o mesmo tipo de solo (latossolo vermelho-escuro), o mesmo tipo de vegetação (cerrado *sensu stricto*), a mesma topografia e, devido à pequena escala espacial do estudo, o mesmo clima. Além disso, Stone & Roberts (1992) e Gotelli & McCabe (2002) afirmam que uma distribuição das espécies em tabuleiro de xadrez causada pela distribuição do ambiente em tabuleiro de xadrez acontece quando não há ligação (através de eventos de migração) entre os ambientes. Em meu estudo as unidades amostrais (parcelas) são ambientes cujo interior é igual à matriz e, portanto, as parcelas não estão isoladas entre si. Todas essas considerações feitas acima me permitem descartar *a priori* a possibilidade de estrutura do ambiente em tabuleiro de xadrez como causa do tabuleiro de xadrez na composição de espécies de cupins no PESCAN, restando apenas as outras duas hipóteses (competição e eventos históricos) para serem investigadas.

Para verificar se a distribuição em tabuleiro de xadrez é devida à competição ou a eventos históricos fiz o mesmo procedimento descrito acima para a obtenção do índice *C-score*, porém usando as espécies de apenas uma guilda alimentar. Caso houvesse valores significativos de *C-score* para uma guilda, eu compararia o número médio de unidades de tabuleiro de xadrez para a comunidade como um todo

e para a guilda em específico. Faria isso para todas as guildas através de um teste t pareado (Zar, 1999).

Caso o número médio de unidades de tabuleiro de xadrez da comunidade inteira fosse significativamente menor que a média de unidades de tabuleiro de xadrez de cada guilda, isso significaria que as espécies tendem a não co-ocorrerem e esse comportamento seria mais intenso entre as espécies da mesma guilda alimentar, o que seria um forte indício de que a comunidade estaria estruturada por competição. Por outro lado, se a média de unidades de tabuleiro de xadrez da comunidade inteira não diferisse significativamente da média das guildas, poderia deduzir que espécies pertencentes à mesma guilda não se distribuem de forma diferente da comunidade toda. Neste segundo cenário o fator que estruturaria a comunidade de cupins não seria a competição, e sim os eventos históricos de dispersão e fundação das colônias.

RESULTADOS

Coletei um total de 57 espécies pertencentes a 37 gêneros de três famílias de cupins: Termitidae (55 espécies), Rhinotermitidae (uma espécie) e Kalotermitidae (uma espécie) conforme a Tabela 1. Duas espécies, *Neotermes* sp. Holmgren 1911 e *Cyranotermes timuassu* Araujo 1970, foram encontradas apenas ao lado das parcelas e, conforme expliquei em "Métodos", elas estão incluídas na relação da Tabela 1, mas não nas análises estatísticas. A subfamília com o maior número de espécies foi Nasutitermitinae, com 29 espécies, seguida por Apicotermitinae e Termitinae, com 14 e 12 espécies respectivamente (Tabela 1).

Encontrei 579 colônias das 55 espécies de cupins, o que equivale a uma média de dez colônias por espécie. Houve, contudo, uma grande variação na distribuição da abundância de colônias entre as espécies, havendo algumas muito abundantes, como *Anoplotermes* sp. 3 Fr. Müller, *Anoplotermes* sp. 1 Fr. Müller e *Nasutitermes kemneri* Snyder & Emerson (com 98, 56 e 48 colônias respectivamente) e outras com apenas uma ou duas colônias cada. Nessa última situação, encontrei 22 espécies (cerca de 40% do total) (Figura 4). Com relação à freqüência de espécies nas parcelas, não houve parcelas sem cupins, porém uma delas continha apenas alguns operários que não puderam ser identificados até espécie (mas que pertenciam à família Termitidae) e, portanto, eu a considerei como tendo riqueza igual a zero. Das 123 parcelas coletadas, 98 (80%) continham de três a sete espécies, em 17 parcelas (14%) havia de zero a duas espécies e em apenas oito parcelas (6%) a riqueza de espécies foi maior que sete (Figura 5). A família Termitidae foi encontrada em todas as parcelas (inclusive na parcela considerada vazia, como explicado acima). Conforme a Tabela 1, a subfamília Apicotermitinae foi a mais freqüente, ocorrendo em 95% das parcelas, seguida por Nasutitermitinae, Termitinae e Rhinotermitidae (que ocorreram em 84%, 46% e 23% das parcelas, respectivamente).

Tabela 2 - Lista das espécies de cupins, seus grupos alimentares, abundância de colônias e freqüência relativa do número de parcelas ocupadas em área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.

Espécie	Guilda alimentar	Nº de colônias	Freq. Rel. (%)
KALOTERMITIDAE		*	*
Neotermes sp. Holmgren 1911*	Xilófago	*	*
RHINOTERMITIDAE		**28**	**22,76**
Heterotermes tenuis (Hagen) 1958	Xilófago	28	22,76
TERMITIDAE		**551**	**99,19**
Apicotermitinae		**257**	**95,12**
Anoplotermes sp. 1 Fr. Müller 1873	Humívoro	56	45,53
Anoplotermes sp. 2 Fr. Müller 1873	Humívoro	1	0,81
Anoplotermes sp. 3 Fr. Müller 1873	Humívoro	98	79,67
Anoplotermes sp. 4 Fr. Müller 1873	Humívoro	33	26,83
Anoplotermes sp. 5 Fr. Müller 1873	Humívoro	4	3,25
Aparatermes sp. 1 Fontes 1986	Humívoro	18	14,63
Aparatermes sp. 2 Fontes 1986	Humívoro	3	2,44
Aparatermes sp. 3 Fontes 1986	Humívoro	2	1,63
Aparatermes sp. 4 Fontes 1986	Humívoro	2	1,63
Grigiotermes sp. 1 Mathews 1977	Humívoro	32	26,02
Grigiotermes sp. 2 Mathews 1977	Humívoro	1	0,81
Ruptitermes sp. 1 Mathews 1977	Comedor de serrapilheira	1	0,81
Ruptitermes sp. 2 Mathews 1977	Comedor de serrapilheira	1	0,81
Tetimatermes sp. Fontes 1986	Humívoro	5	4,07
Nasutitermitinae		**218**	**83,74**
Armitermes cerradoensis Mathews 1977	Intermediário	2	1,63
Armitermes euamignathus Silvestri 1901	Intermediário	16	13,01
Armitermes sp. Wasmann 1897	Intermediário	2	1,63
Atlantitermes stercophilus Constantino & DeSouza 1997	Humívoro	3	2,44
Coatitermes sp. Fontes 1982	Intermediário	2	1,63
Constrictotermes cyphergaster (Silvestri) 1901	Xilófago (†)	11	8,94
Cornitermes bequaerti Emerson 1952	Comedor de serrapilheira	7	5,69
Cornitermes cumulans (Kollar) 1832	Comedor de serrapilheira	2	1,63
Curvitermes aff. minor (Silvestri) 1901	Intermediário	2	1,63
Cyranotermes timuassu Araujo 1970*	Humívoro	*	*
Cyrilliotermes cupim Fontes 1985	Humívoro	1	0,81
Diversitermes diversimiles Silvestri 1901	Comedor de serrapilheira	4	3,25
Embiratermes festivellus (Silvestri) 1901	Intermediário	9	7,32
Embiratermes silvestrii (Emerson) 1949	Intermediário	9	7,32
Ereymatermes sp. Constantino 1991	Humívoro	1	0,81
Labiotermes brevilabius Emerson & Banks 1965	Humívoro	3	2,44
Nasutitermes aff. ephratae Holmgren 1910	Xilófago	4	3,25
Nasutitermes aff. minor (Holmgren) 1906	Xilófago	4	3,25
Nasutitermes kemneri Snyder & Emerson 1949	Xilófago	48	39,02
Parvitermes bacchanalis Mathews 1977	Comedor de serrapilheira	1	0,81

(continua)

Tabela 2 (continuação) - Lista das espécies de cupins, seus grupos alimentares, abundância de colônias e freqüência relativa do número de parcelas ocupadas em área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.

Espécie	**Guilda alimentar**	**Nº de colônias**	**Freq. Rel. (%)**
Procornitermes araujoi Emerson 1952	Comedor de serrapilheira	6	4,88
Rhynchotermes cf. diphyes Mathews 1977	Comedor de serrapilheira	3	2,44
Rhynchotermes nasutissimus (Silvestri) 1901	Comedor de serrapilheira	14	11,38
Subulitermes microsoma (Silvestri) 1903	Humívoro	17	13,82
Syntermes cf. nanus Constantino 1995	Comedor de serrapilheira	5	4,07
Velocitermes heteropterus (Silvestri) 1901	Comedor de serrapilheira	26	21,14
Velocitermes paucipilis Mathews 1977	Comedor de serrapilheira	5	4,07
Velocitermes sp. Holmgren 1912	Comedor de serrapilheira	2	1,63
Velocitermes velox (Holmgren) 1906	Comedor de serrapilheira	9	7,32
Termitinae		**76**	**45,53**
Cavitermes parmae Mathews 1977	Humívoro	1	0,81
Crepititermes verruculosus (Emerson)1925	Humívoro	1	0,81
Cylindrotermes caata Rocha & Cancello 2007	Intermediário	3	2,44
Dentispicotermes globicephalus (Silvestri) 1901	Intermediário	35	28,46
Dentispicotermes sp. Emerson 1949	Intermediário	1	0,81
Dihoplotermes inusitatus Araujo 1961	Humívoro	4	3,25
Inquilinitermes fur (Silvestri) 1901	Intermediário	1	0,81
Inquilinitermes microcerus (Silvestri) 1901	Intermediário	1	0,81
Neocapritermes talpoides Krishna & Araujo 1968	Intermediário	1	0,81
Orthognathotermes sp. *5*	Humívoro	2	1,63
Spinitermes trispinosus (Hagen & Bates) 1858	Humívoro	14	11,38
Termes sp. Linnaeus 1758	Intermediário	12	9,76
TOTAL		**579**	

***** Espécies coletadas apenas no entorno das parcelas e não incluídas nas análises.

† Existem indícios de que *C. cyphergaster* é raspador de casca tenra de árvore (Fontes, 1980).

A maioria das espécies encontradas no PESCAN pertencia à guilda dos humívoros (23 espécies), seguida pelos comedores de serrapilheira e intermediários (14 espécies cada) e pelos xilófagos (com seis espécies) (Figura 6). A subfamília Nasutitermitinae foi a única que apresentou espécies das quatro guildas. Kalotermitidae e Rhinotermitidae possuem apenas espécies xilófagas, Apicotermitinae possui apenas humívoros e comedores de serrapilheira e Termitinae possui apenas espécies humívoras e intermediárias (Tabela 1).

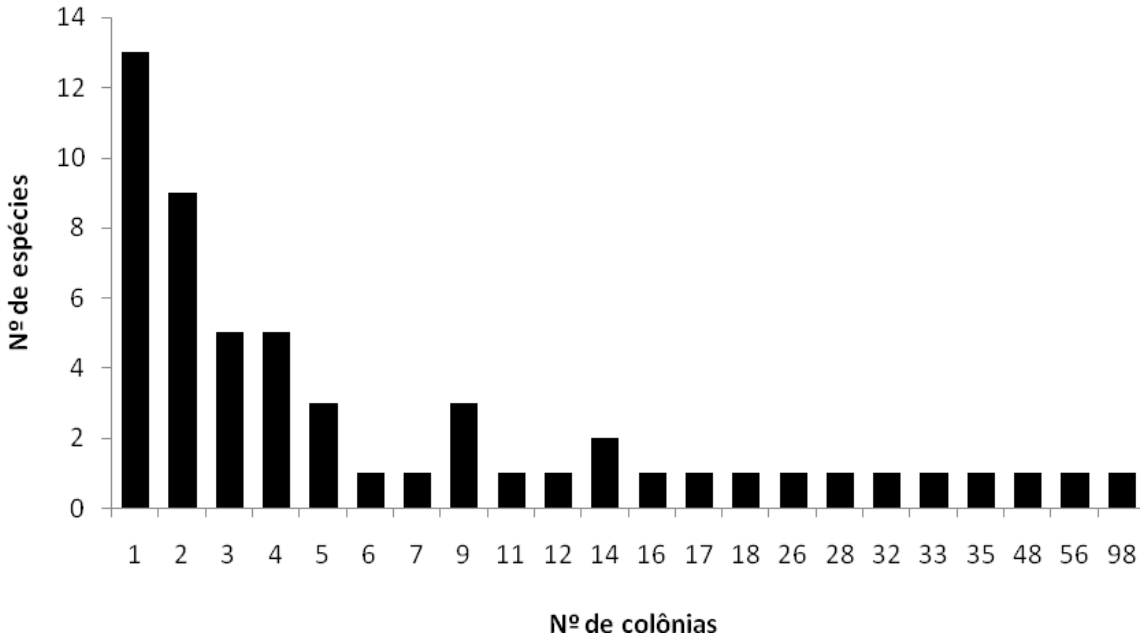

Figura 4 - Freqüência de espécies em relação ao número de colônias de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.

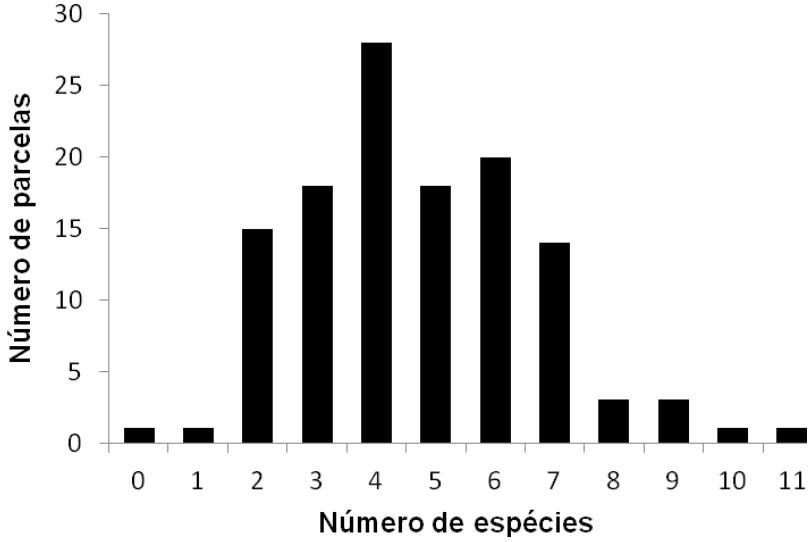

Figura 5 - Distribuição do número de parcelas em função do número de espécies de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.

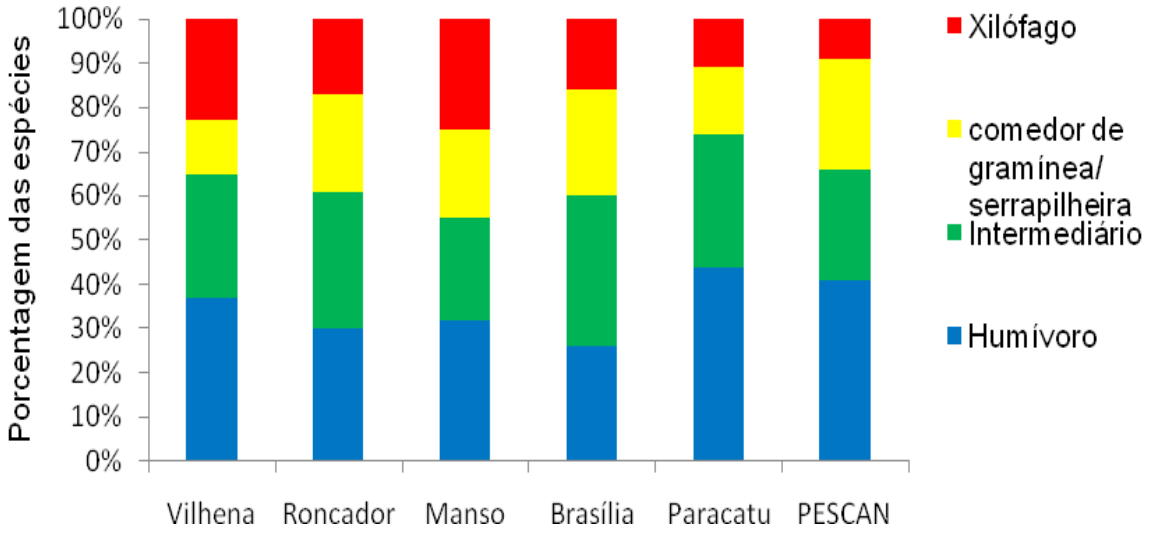

Figura 6 - Proporção das espécies em cada guilda alimentar no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás (PESCAN) e no cerrado de outras cinco localidades. Fontes: Vilhena e Paracatu: Constantino (2005); Roncador: Mathews (1977); Manso: Constantino & Schlemmermeyer (2000); Brasília: Coles (1980) e Constantino (2005).

A curva do coletor começa a indicar sinais de estabilização a partir de aproximadamente 35 parcelas, que, portanto seria o número mínimo de parcelas necessário a uma boa amostragem da fauna de cupins de cerrado no PESCAN (Figura 7). O número de espécies estimado pelo *Bootstrap* foi 61, que equivale a seis espécies (11%) a mais que o total coletado nas parcelas. Com dois terços do esforço amostral obtido, ou seja, com 82 parcelas, apenas seis espécies (11%) em média deixariam de ser coletadas.

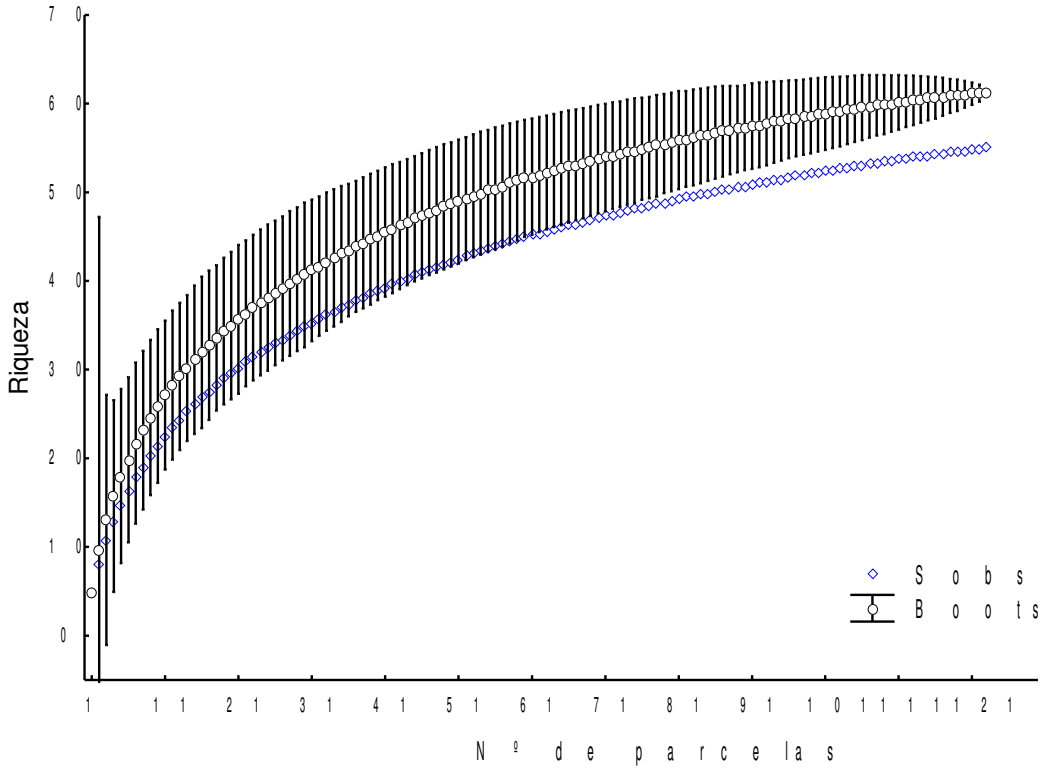

Figura 7 - Curva de acumulação de espécies de cupins coletados em 123 parcelas no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. A curva em azul representa a riqueza média observada (Sobs) enquanto a curva preta representa a riqueza esperada pelo estimador *Bootstrap.* As barras verticais são os Intervalos de Confiança de cada valor estimado.

Não encontrei autocorrelação espacial significativa na composição de cupins no PESCAN, pois os valores do r de Mantel para todas as classes de distância foram próximos a zero e não significativos ($p > 0,05$) (Figura 8). Isso significa que a composição de cupins em uma unidade amostral é independente da distância geográfica de outra unidade amostral. Estatisticamente, a ausência de autocorrelação espacial sugere que não houve problemas de pseudoreplicação e superestimação dos graus de liberdade. Em outras palavras, cada parcela é uma unidade amostral independente das demais. Apesar da grande diferença entre a freqüência das três primeiras classes de distância e das demais, considero que esses resultados são robustos e pouco influenciados por esse fato (Figura 9). Assumo essa posição porque mesmo alterando o intervalo de cada classe de distância e, conseqüentemente, suas freqüências, os resultados foram os mesmos.

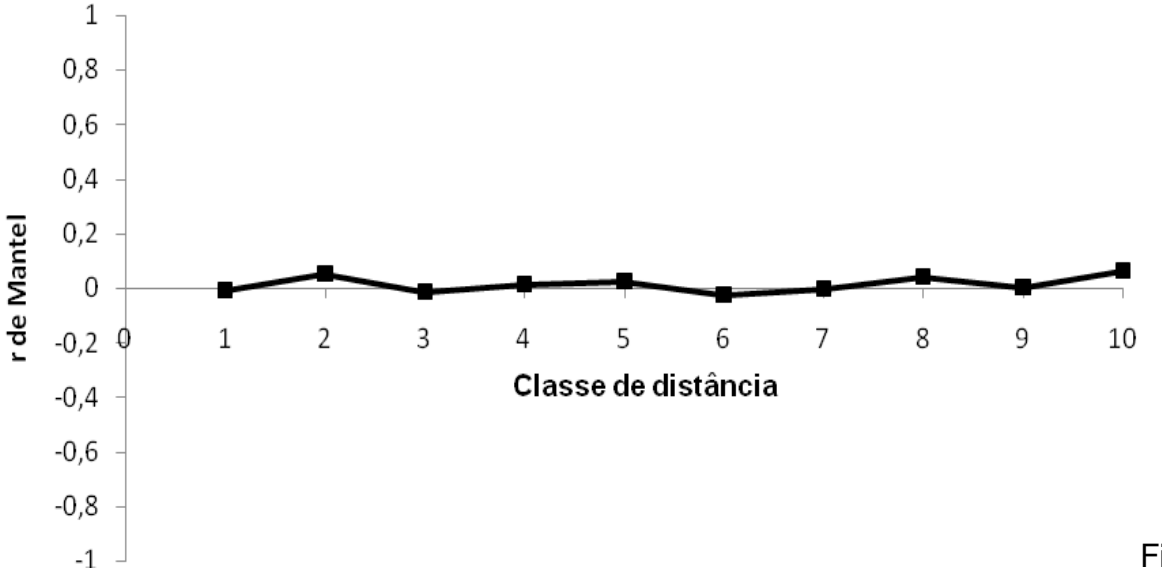

Figura 8 - Autocorrelograma espacial de Mantel (r de Mantel) para a composição de cupins no cerrado *sensu stricto* do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. Os valores das classes de distância são (em metros): 1 = 0 a 15; 2 = 15 a 30; 3 = 30 a 50; 4 = 50 a 300; 5 = 300 a 500; 6 = 500 a 750; 7 = 750 a 1000; 8 = 1000 a 1500; 9 = 1500 a 2000; 10 ≥ 2500.

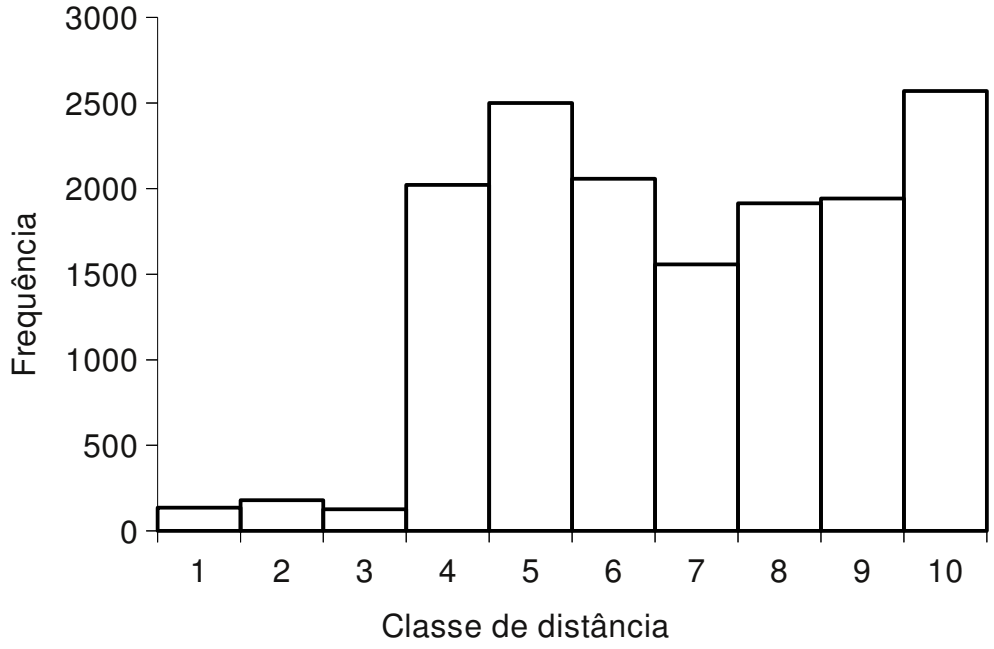

Figura 9 - Histograma de freqüência do número observado para cada classe de distância geográfica. Os valores das classes de distância são (em metros): 1 = 0 a 15; 2 = 15 a 30; 3 = 30 a 50; 4 = 50 a 300; 5 = 300 a 500; 6 = 500 a 750; 7 = 750 a 1000; 8 = 1000 a 1500; 9 = 1500 a 2000; 10 ≥ 2500.

O valor do *C-score* obtido a partir dos dados originais foi de 52,01 (Tabela 3). Analisando os valores gerados pelas aleatorizações, posso afirmar que o *C-score* observado para a assembleia como um todo não é ao acaso (p = 0,006). Portanto a assembleia de cupins no cerrado do PESCAN se distribui de acordo com o modelo de distribuição em tabuleiro de xadrez. Porém o padrão não se manteve quando as guildas foram analisadas isoladamente. Os valores do *C-score* para todas as guildas foram iguais ao esperado pelo acaso, ou seja, as espécies da mesma guilda não se distribuem em tabuleiro de xadrez. Esse resultado exclui a possibilidade de que o fator causal da distribuição espacial das espécies de cupins no PESCAN seja a competição interespecífica. Por outro lado, os resultados corroboram a hipótese de que o padrão de distribuição espacial seja devido a eventos históricos de colonização de habitats.

Tabela 3 – Valores de *C-Score* observados e estimados por 5.000 aleatorizações. p(O≤E): probabilidade do C-score observado ser menor ou igual ao estimado; p(O≥E): probabilidade do C-score observado ser igual ou maior que o estimado.

Guilda	**C-score observado**	**C-score estimado**	**Variância estimada**	**p(O≤E)**	**p(O≥E)**
Humívoros	54,70	54,04	0,902	0,749	0,253
Intermediários	26,88	26,26	0,395	0,846	0,157
Comedores de Serrapilheira	30,75	31,02	0,134	0,237	0,772
Xilófagos	136,80	138,24	13,453	0,392	0,621
TODOS	**52,01**	**51,39**	**0,101**	**0,995**	**0,01**

DISCUSSÃO

A análise do padrão de distribuição das espécies de uma assembleia é importante por possibilitar o melhor entendimento de suas características ecológicas. Também fornece pistas sobre os fatores que influenciam o sucesso adaptativo das populações e espécies em questão (e.g. competição, facilitação, estresse ambiental). Através destes estudos podemos entender como as espécies se relacionam entre si e com o ambiente (Bignell & Eggleton, 2000), detectar padrões recorrentes que nos permitem fazer generalizações (Eggleton, 2000), descobrir as causas de mudanças na estrutura das assembleias (Souza & Brown, 1994; Davies *et al.*, 2003a, 2003b; Roisin & Leponce, 2004; Gathorne-Hardy *et al.*, 2006), além de tornar mais eficazes e efetivas as ações de conservação e manejo de áreas protegidas (Constantino, 2005; Cunha *et al.*, 2006; Carrijo *et al.*, 2008).

Apesar de existirem inúmeros trabalhos descrevendo a estrutura de assembleias de cupins, a maioria se concentra em ambientes de florestas (e.g. Souza & Brown, 1994; Bandeira *et al.*, 1998; Ferreira Junior, 1999; Jones & Eggleton, 2000; Davies *et al.*, 2003a; Roisin & Leponce, 2004; Galbiati *et al.*, 2005; Donovan *et al.*, 2007). Existem poucos estudos sobre a estrutura de formações abertas, como o cerrado (e.g. Brandão & Souza, 1998; Dawes-Gromadzki, 2003; Oliveira, 2003; Sena *et al.*, 2003; Lima Filho, 2005; Cunha *et al.*, 2006; Carrijo *et al.,* 2008) e mais raros ainda são os trabalhos que buscam os fatores causais do padrão espacial dessas assembleias (Brandão & Souza, 1998; Oliveira, 2003; Lima Filho, 2005; Carrijo *et al.,* 2008).

Encontrei 57 espécies de cupins no cerrado *sensu stricto* do PESCAN, o que corresponde a 41% do total de espécies de cupins em áreas abertas (ou seja, excluindo-se as matas) descritas para a região do Cerrado, conforme Constantino (2005). Considerando-se que Constantino (2005) afirma que a diversidade local em áreas de cerrado está em torno de 40 a 60 espécies, posso afirmar que o PESCAN é uma das áreas com a maior diversidade de cupins na região do Cerrado. Cunha *et al.* (2006) encontraram 77 espécies de cupins em várias fitofisionomias de várias regiões do estado de Goiás. Porém este resultado é a soma da riqueza de vários locais diferentes sendo que em cada um deles, a diversidade foi inferior a 40

espécies. Sena *et al.* (2003) encontraram 14 espécies em um fragmento de cerrado na costa do estado da Paraíba. Domingos *&* Gontijo (1996) encontraram 47 espécies de cupins em termiteiros em um cerrado de Sete Lagoas, estado de Minas Gerais. Mathews (1977) estudou a fauna de cupins em áreas de campo, cerrado, cerradão e floresta no norte do estado de Mato Grosso e identificou 62 espécies. Coles (1980) identificou 37 espécies de cupins no cerrado do Distrito Federal. Brandão & Souza (1999) encontraram 33 espécies em cerrado *sensu stricto,* floresta mesofítica e pastagem na região de Goiânia. Oliveira (2003) estudou a variação na composição de espécies e no padrão de riqueza e abundância de cupins ao longo de uma transição cerrado-campo rupestre em Hidrolândia, estado de Goiás, e identificou 22 espécies. Lima Filho (2005) coletou 32 espécies de cupins ao longo de um gradiente de altitude no Pico dos Pirineus, estado de Goiás. Carrijo *et al.* (2008) encontraram 21 espécies de cupins em uma área de cerrado *sensu stricto* no Parque Estadual da Serra de Jaraguá, estado de Goiás. Essa alta diversidade de cupins que encontrei no cerrado do PESCAN provavelmente está relacionada às características do parque, que é uma área grande (125 km^2) e muito bem preservada há muito tempo.

Além disso, existe o efeito do esforço amostral que empreguei neste estudo que foi maior que o observado na maioria dos demais trabalhos. Por ter amostrado 1230 m^2 divididos em parcelas pequenas e distantes até três quilômetros ou mais entre si, consegui coletar uma grande proporção das espécies de cupins existentes. Isso é demonstrado pela curva de acumulação de espécies (Figura 7), que já dá sinais de estabilização em apenas um terço do esforço amostral empregado (por volta de 35 parcelas) e pela riqueza estimada pelo *Bootstrap*, de apenas seis espécies além do coletado.

Muitas espécies não puderam ser identificadas provavelmente por algumas serem espécies novas para a ciência. Dentre essas destacam-se as espécies da subfamília Apicotermitinae, que ainda carece de revisões taxonômicas por tratar-se de um grupo difícil de se identificar. De acordo com o catálogo de Constantino (1998) e Constantino (2005), existem apenas três espécies descritas do gênero *Anoplotermes* na região do Cerrado, sendo que neste estudo encontrei ao menos cinco espécies distintas. O gênero *Aparatermes* possui apenas uma espécie descrita

para a Argentina e neste estudo encontrei quatro espécies deste gênero. Também encontrei uma espécie do gênero *Tetimatermes*, que é descrito apenas para a localidade-tipo em Macatuba, São Paulo. *Ereymatermes* sp., *Velocitermes* sp. e Dentispicotermes sp. não são espécies registradas para o Cerrado, provavelmente também são espécies novas ou novas ocorrências, como é o caso de *Neocapritermes talpoides,* que é uma espécie reportada como amazônica (Constantino, 1998, 2005). Porém vale ressaltar que o catálogo de Constantino (1998) foi elaborado a dez anos atrás e nesse intervalo de tempo muitos desses gêneros têm sido reportados para outras localidades além das citadas pelo autor.

O padrão de riqueza que encontrei no PESCAN é similar ao de várias outras áreas (Constantino, 2005 e Cunha *et al.,* 2006), com o predomínio da subfamília Nasutitermitinae (Figura 11). Porém neste estudo encontrei uma quantidade de espécies das subfamílias Apicotermitinae superior a muitos dos demais trabalhos o que provavelmente reflete apenas um maior conservadorismo nos outros trabalhos durante a identificação e separação das morfoespécies. Além disso, existe uma forte influência das características ambientais da área de estudo: Apicotermitinae constrói ninhos difusos no solo e provavelmente tem uma maior diversidade em áreas com latossolos (como o PESCAN) em relação àquelas de neossolos litólicos ou litossolos, por exemplo. Os latossolos são solos profundos e com temperatura cada vez mais constante à medida que aumenta a profundidade (Coutinho, 1978; Miranda *et al.*, 1993) isso proporciona habitat para o estabelecimento de colônias de cupins que nele nidificam ou o utilizam para forragear, possibilitando que as espécies se abriguem em profundidades maiores ou menores de acordo com suas preferências de temperatura e umidade. Por possuírem baixo teor de silte e argila, são solos bem drenados (Reatto *et al.,* 1998), o que reduz o efeito negativo do excesso de umidade além de tornar mais fácil a construção de galerias.

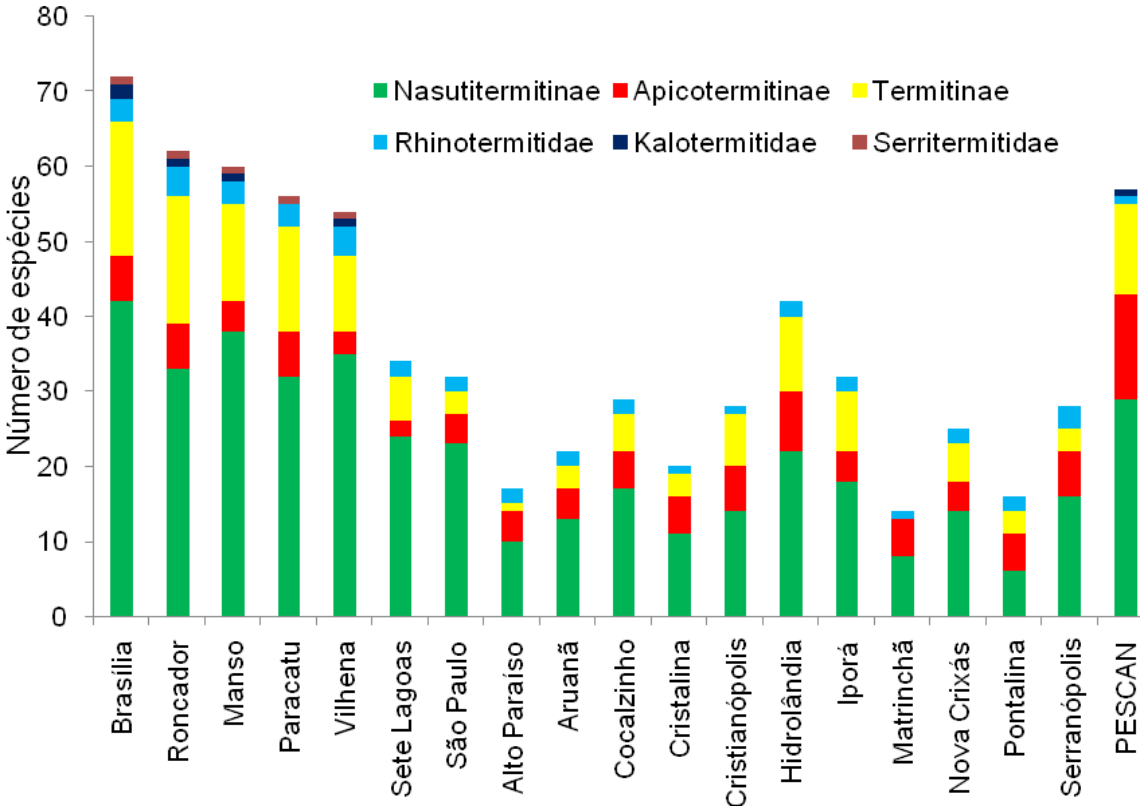

Figura 10 - Proporção dos grupos de cupins de 18 áreas no bioma Cerrado comparadas com a fauna de cupins do PESCAN (última coluna). Fontes: Brasília: Coles (1980) e Constantino (2005); Roncador: Mathews (1977); Manso: Constantino & Schlemmermeyer (2000); Paracatu e Vilhena: Constantino (2005); Sete Lagoas: Domingos et al. (1986); São Paulo: Araujo (1958) e Constantino (2005); Alto Paraíso, Aruanã, Cocalzinho, Cristalina, Cristianópolis, Hidrolândia, Iporá, Matrinchã, Nova Crixás, Pontalina e Serranópolis: Cunha *et al.* (2006).

A abundância média de colônias que encontrei foi de 10 colônias/espécie, número relativamente alto, se comparada à assembleia de cupins de cerrado no Parque Estadual da Serra de Jaraguá, onde Carrijo *et al.* (2008) encontraram uma média de apenas 3 colônias/espécie. Meus resultados são análogos aos de Cunha *et al.* (2006) e Domingos & Gontijo (1996), que encontraram, em média, nove e 10 colônias/espécie, respectivamente. Em relação à densidade de colônias, a assembleia de cupins do PESCAN (com 4691 colônias/ha) apresenta uma densidade maior que a encontrada por Cunha *et al.* (2006) e por Domingos & Gontijo (1996) (de 2844 e 1800 colônias/ha, respectivamente), mas menor que a densidade encontrada por Carrijo *et al.* (2008) (de 6400 colônias/ha). Além disso, em 98% das parcelas encontrei duas ou mais espécies e as parcelas apresentaram uma alta similaridade na composição de espécies (Figura 12), o que demonstra que os cupins

além de abundantes, conseguem se distribuir ao longo de toda a área de estudo. Essa grande quantidade de colônias no PESCAN provavelmente deve-se ao elevado estado de preservação do parque, às características ambientais, discutidas anteriormente, e ao grande esforço amostral empregado.

A análise da Figura 4 deixa clara a grande dominância em número de colônias de algumas espécies na assembleia de cupins do PESCAN. Neste trabalho demonstrei que existem poucas espécies com uma grande prevalência numérica e, do outro extremo, uma alta porcentagem das espécies são raras. Esse padrão de dominância é o mais comumente encontrado nos diversos grupos de organismos (vide exemplos e discussão em Magurran, 2004) e pode ser devido a vários fatores, como restrições metodológicas (e.g. uma amostragem insuficiente em assembleias espacialmente estruturadas em manchas), características ambientais, atributos intrínsecos das espécies ou ao acaso. Em estudos de cupins, resultados semelhantes foram encontrados por Cunha *et al.* (2006), Domingos & Gontijo (1996), Carrijo *et al.* (2008) e Bandeira *et al.* (1998). Obviamente a interação desses fatores, como a distribuição não-homogênea de determinado recurso, competição, facilitação, limitações fisiológicas, eventos aleatórios de colonização e processos em escalas maiores determinam o padrão de abundância e impossibilitam o discernimento da importância relativa de cada um desses fatores. Para tanto, são necessários estudos testando o efeito de cada um desses fatores no padrão de abundância de assembleias de cupins.

A guilda dos humívoros no PESCAN foi a mais importante em termos de abundância, frequência e riqueza de espécies, sendo que em apenas seis parcelas essas espécies não foram encontradas. Metade das espécies de humívoros pertence à subfamília Apicotermitinae e as demais às outras subfamílias de Termitidae. Estes resultados, de modo geral, estão de acordo com o observado para as assembleias de cupins de Jaraguá (Carrijo *et al.,* 2008), Vilhena (Constantino, 2005), Roncador (Mathews, 1977), Manso (Constantino & Schlemmermeyer, 2000), Paracatu (Constantino, 2005) e de outras onze áreas estudadas por Cunha (2006). A grande quantidade de espécies humívoras é explicada por seu papel como decompositores da matéria orgânica do solo, de modo especial, aquela já bastante mineralizada e misturada ao componente inorgânico do solo (Brauman *et al.*, 2000).

Bignell & Eggleton (2000) afirmam que existem gradientes de ecossistemas nos quais ocorre uma mudança gradual na dominância das guildas, sendo que em regiões áridas e semi-áridas há um predomínio de espécies xilófagas e comedoras de serrapilheira, passando por savanas até florestas tropicais, onde predominam espécies humívoras. Nesse sentido, apesar de certas características xéricas do cerrado *sensu stricto* do PESCAN, a produção de húmus já é grande o suficiente para manter uma grande abundância e riqueza de espécies humívoras. Já a baixa riqueza de espécies xilófagas certamente se deve à pouca produção de madeira seca, pois o componente arbóreo do cerrado *sensu stricto*, como o do PESCAN, além de esparso, é formado por árvores de baixa estatura e pequeno diâmetro (Einten, 1994).

Outro aspecto que é interessante ser discutido é a razão entre riqueza de espécies da família Termitidae e das demais famílias. Eu encontrei uma razão de 28/1, ou seja, no cerrado *sensu stricto* do PESCAN existem 28 espécies da família Termitidae para cada espécie de outras famílias (Kalotermitidae e Rhinotermitidae). Krishna (1970) e recentemente Kambhampati & Eggleton (2000) fizeram uma meta-análise para a riqueza de cupins no mundo e encontraram razões muito parecidas entre si, de 3/1 e 2,5/1, respectivamente. Em áreas de cerrado Domingos *et al.* (1986), Brandão & Souza (1998), Cunha (2006) e Carrijo *et al.* (2008) encontraram razões de 22,5/1, 11/1, 16/1 e 9,5/1, respectivamente. Sena *et al.* (2003) encontraram 20 espécies, todas da família Termitidae. Isso demonstra que Termitidae realmente é o grupo predominante na assembleia do PESCAN e que esse predomínio em número de espécies é muito alto, se comparado a estes outros trabalhos. Provavelmente isso acontece, novamente, pelo sucesso das espécies humívoras (todas Termitidae) nessa área de estudo e provavelmente esse sucesso seja devido às características ambientais já mencionadas no texto, particularmente ao tipo de solo. Além disso, no cerrado *sensu stricto* existem menos recursos para as espécies que não são Termitidae (que são em sua maioria espécies xilófagas (Constantino, 1999)), se comparado às formações florestais. Isso é corroborado pelo fato de que a guilda dos xilófagos, mesmo somando as espécies da família

Termitidae é a que apresenta menos espécies (apenas seis) no cerrado *sensu stricto* do PESCAN.

A composição de cupins no cerrado *sensu stricto* do PESCAN não está espacialmente autocorrelacionada (Figura 8), isso significa que as espécies se distribuem aleatoriamente no espaço. Tendo em vista que a distribuição espacial das espécies de cupins é determinada por restrições ambientais e por suas atividades de forrageamento e reprodução (Nutting, 1969; Lepage & Darlington, 2000; Traniello & Leuthold, 2000), a ausência de autocorrelação espacial pode estar relacionada a: 1) facilidade de dispersão dos alados; 2) pouca influência das interações interespecíficas; e/ou 3) problemas de escala espacial do estudo.

A distribuição espacial das colônias de cupins está principalmente condicionada à habilidade de dispersão dos alados durante os eventos de reprodução que, no Cerrado, se concentram no período chuvoso (Nutting, 1969; Brandão, 1996). O sucesso da atividade de revoada e estabelecimento de uma nova colônia depende das restrições ambientais à dispersão dos alados e de sua capacidade de vôo, encontro do parceiro e escolha do local de nidificação (Nutting, 1969). Barreiras à dispersão dos alados e/ou alados de espécies com baixa capacidade de dispersão tendem a formar colônias espacialmente agregadas ou não conseguirem estabelecer uma nova colônia (Brandão, comunicação pessoal). A vegetação ao redor de uma colônia constitui-se em uma barreira à dispersão dos alados e estes podem optar por voar entre a vegetação ou acima dela. Nutting (1969) afirma que os cupins tendem a voar baixo, próximo ao solo, mas também afirma que os alados não controlam muito bem o vôo e permanece a dúvida sobre como um indivíduo que não voa muito bem consegue se esquivar dos obstáculos impostos pela vegetação ao seu redor. Em contrapartida este autor revisou vários estudos sobre dispersão de alados de cupins e afirma que os alados de determinadas espécies alcançam até mais de 100 m de altitude e conseguem se dispersar horizontalmente desde algumas dúzias de metros até a mais de um quilometro. Em áreas de cerrado *sensu stricto* é comum observar espécies voando acima das copas das árvores (a 10 m de altitude ou mais) sendo dispersas pelo vento por distâncias relativamente grandes (observação pessoal). Esse tipo de comportamento sugere que a vegetação é uma barreira à dispersão e que as

espécies, ao voarem acima das copas das árvores, conseguem se dispersar por grandes distâncias (Noirot & Bodot, 1964 apud Nutting, 1969; Brandão, comunicação pessoal). A conseqüência dessa alta capacidade de dispersão em áreas abertas é a formação de uma assembleia de cupins com uma composição mais homogênea.

O cerrado *sensu stricto* do PESCAN é um ambiente bastante homogêneo, seu relevo é plano e sua vegetação predominantemente arbustiva, com árvores esparsas que não excedem 10 m de altura (Eiten, 1994). Essas características provavelmente permitem aos alados de cupins se distribuírem livremente no espaço à procura de local adequado para fundar suas colônias. Em decorrência, cada espécie se distribui ampla e aleatoriamente, tornando a composição de espécies similar entre as unidades amostrais. Mais de 90% dos 7503 valores de similaridade na composição de espécies, entre as parcelas em que coletei, foi maior ou igual a 0,7 (Figura 12). Provavelmente a facilidade de dispersão dos alados das diferentes espécies devido às condições ambientais favoráveis, seja um dos fatores causais da alta similaridade entre as unidades amostrais levando à ausência de autocorrelação espacial.

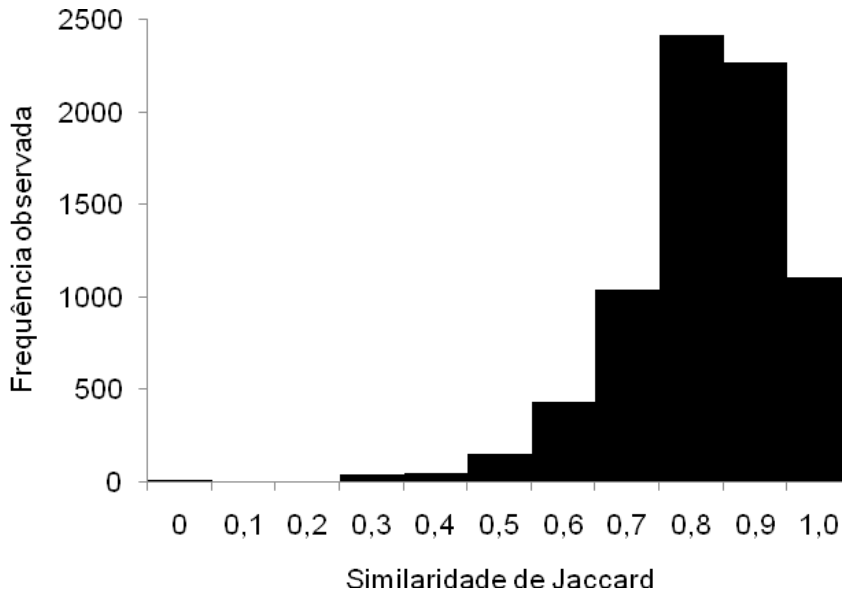

Figura 11 - Distribuição de frequência dos 7503 valores de similaridade de Jaccard para a composição de espécies entre as 123 parcelas amostradas no cerrado *sensu stricto* do PESCAN.

Outro fator associado à distribuição independente entre as espécies de cupins encontradas é a baixa influência das interações interespecíficas na assembleia de

cupins do PESCAN. Diversos estudos demonstram que a maneira com que as colônias de cupins são fundadas e o modo com que forrageiam minimiza o contato, e seus efeitos, entre diferentes espécies. Mathews (1977) afirma que na maioria das espécies de cupins que estão separadas por suas galerias, quando entram em contato, ocorrem agressões por um curto período de tempo até os operários de ambas as espécies isolarem novamente suas colônias. Tais observações foram corroboradas em vários outros trabalhos (Thorne, 1982; Levings & Adams, 1984; Traniello & Beshers, 1985; Adams & Levings, 1987; mais exemplos em Traniello & Leuthold, 2000). Spain *et al.* (1986) afirmam que a competição intra e interespecífica pode promover a super-dispersão de colônias incipientes de cupins. É possível que o cerrado *sensu stricto* do PESCAN apresente uma grande disponibilidade de recursos, o que minimizaria os efeitos da competição intra e interespecífica na distribuição espacial das espécies (Lepage & Darlington, 2000). Além da competição, existem interações de facilitação entre as espécies que influenciam suas distribuições espaciais, porém, a facilitação é mais freqüente em ambientes com alto estresse ou forte pressão de predação (Bruno *et al.*, 2003). Desse modo, são necessários estudos específicos que verifiquem e quantifiquem a intensidade das interações de facilitação para, então, relacioná-la à distribuição espacial das espécies de cupins.

Por último, a ausência de autocorrelação espacial pode ser um problema de escala espacial do estudo. Supondo que a área amostrada esteja no meio de uma mancha de distribuição das espécies, estas se distribuiriam de forma independente dentro dessas manchas. Mas com o aumento da escala geográfica o padrão de distribuição em manchas das espécies poderia ser detectado. Porém alguns autores têm conseguido detectar um padrão espacial agregado na assembleia de cupins em uma escala muito menor que a utilizada por mim neste estudo. Donnovan *et al.* (2007) observaram um padrão espacial de distribuição em manchas tanto de espécies de cupins humívoras quanto para as não humívoras utilizando uma malha de 4096 m^2 (64 x 64 m) em florestas da Malásia.

Fortin & Dale (2005) afirmam que existem dois aspectos que influenciam a escala espacial de um estudo: o tamanho da área estudada (*extent*) e o tamanho da unidade amostral (*grain*). O tamanho da área estudada deve ser grande o suficiente

para captar o padrão de distribuição espacial das colônias, enquanto a unidade amostral, neste estudo, deve ser pequena o suficiente a garantir que os indivíduos ali encontrados pertencem à mesma colônia. Como o tamanho das colônias varia muito entre as espécies e como não temos essa informação para a maioria delas, o ideal é que o tamanho da área estudada seja o maior possível. Neste estudo, amostrei a fauna de cupins em uma área total de cerca de 5,6 km^2, considerando um polígono contornando todas as unidades amostrais, que eram de 10 m^2 cada. Lepage e Darligton (2000) compilaram dados na literatura acerca do tamanho das colônias de diversas espécies, que variaram entre 12,5 m^2, para *Heterotermes aureus*, e 7851 m^2, para o cupim africano *Macrotermes michaelseni*. Para cupins que nidificam dentro de troncos ou pedaços de madeira e dele se alimentam (como as espécies da família Kalotermitidae), o forrageamento em áreas adjacentes é virtualmente inexistente (Noirot & Darlington, 2000). Considerando esses tamanhos das colônias e que amostrei em uma área total de cerca de 700 a 450000 vezes maior que o tamanho das colônias das espécies citadas acima, a possibilidade de ausência de autocorrelação espacial devido a problemas de escala é altamente improvável. Portanto, a ausência de autocorrelação espacial na assembleia de cupins do PESCAN parece estar relacionada às restrições ambientais à dispersão das espécies durante os eventos de fundação de novos ninhos, mas a possibilidade de haver pouca influencia das interações interespecíficas não é descartada. Vale ressaltar que tanto os eventos de dispersão de alados e fundação de novas colônias, quanto as interações bióticas como competição, facilitação e predação necessitam ser melhor investigadas.

Neste trabalho demonstrei que o padrão de distribuição espacial da assembleia de cupins como um todo em cerrado *sensu stricto* no PESCAN segue o modelo de distribuição em tabuleiro de xadrez. Para saber se essa distribuição é devido à competição interespecífica ou a eventos históricos de colonização, re-analisei os dados, porém utilizando o conjunto de espécies de cada guilda isoladamente. Como não houve distribuição em tabuleiro de xadrez em nenhuma das guildas, concluí que o fator que causou a distribuição em tabuleiro de xadrez na comunidade como um todo foram os eventos históricos de colonização, e não a competição interespecífica. A maneira pela qual as espécies colonizam o ambiente

forma uma distribuição em mosaico em que uma dada espécie coloniza um local e outra coloniza outro local.

Esse modelo de distribuição em tabuleiro de xadrez tem sido reportado para assembleias de aves em arquipélagos (Gilpin & Diamond, 1982; Stone & Roberts, 1990, 1992), morcegos em arquipélagos (Stone & Roberts, 1990), formigas em ilhas fluviais (Badano *et al.*, 2005), em floresta tropical (Requena *et al.,* dados não publicados), macrófitas aquáticas em planície de inundação (Boschilia *et al.*, 2008), plantas em florestas temperadas (Bell, 2005; Rooney, 2008) e microorganismos de solo (Horner-Devine *et al.*, 2007). Gotelli & McCabe (2002) realizaram uma meta-análise de 96 matrizes de presença/ausência de vários grupos taxonômicos. Estes autores encontraram padrões altamente não-aleatórios de distribuição, sendo que os valores de *C-score* foram mais elevados em plantas e animais homeotérmicos que em animais poikilotérmicos. A única exceção foi o grupo das formigas, que apresentou alto valor de *C-score.* Gotelli & McCabe (2002) afirmam que isso se deve à característica social deste grupo, que o torna altamente complexo e aumenta a intensidade de competição interespecífica.

Apesar da distribuição em tabuleiro de xadrez ser bem documentada na literatura, ainda restam muitas dúvidas acerca dos fatores que a causam (Stone & Roberts, 1992; Gotelli & McCabe, 2002). Por exemplo, Gilpin & Diamond (1982) afirmam que a assembleia de aves em um arquipélago é estruturada pela competição interespecífica. Mas Stone & Roberts (1990), utilizando o mesmo conjunto de dados, afirmam que não é possível atribuir a causa dessa distribuição à competição. Em outro artigo, estes autores reforçam a crítica às conclusões de Gilpin & Diamond (1982) e afirmam que a agregação, ao invés da competição, é o fator com maior probabilidade de causar uma distribuição em tabuleiro de xadrez naquela assembleia de aves. Apesar das críticas feitas por Stone & Roberts (1992) e por Gotelli & McCabe (2002) a trabalhos que prontamente atribuem à competição a causa da distribuição em tabuleiro de xadrez, isso ainda é muito comum na literatura (e.g. Badano *et al.,* 2005; Boschilia *et al.*, 2008) e em meu trabalho procurei ser mais cauteloso em minhas conclusões.

Além da competição, outros fatores, como os eventos históricos, podem gerar um padrão em tabuleiro de xadrez, como o observado neste estudo. Nesse caso, um

conjunto de espécies ocupa uma determinada área, através de eventos de dispersão e fundação de novas colônias pelos reprodutores, enquanto outro conjunto de espécies ocupa outra área. Esses eventos casuísticos de dispersão e ocupação de novos habitats fazem com que haja uma distribuição em tabuleiro de xadrez sem, necessariamente, qualquer interação entre as espécies (Stone & Roberts, 1992; Gotelli & McCabe, 2002).

Para verificar a distribuição mutuamente excludente entre as espécies de cupins que encontrei, procurei como exemplo um par de espécies que apresentasse um alto valor de unidades de tabuleiros de xadrez. Escolhi as espécies *Grigiotermes* sp.1 e *Nasutitermes kemneri* que, somando suas ocorrências, foram encontradas em 71 parcelas. Estas espécies apresentam ocorrência altamente excludente, sendo que *Grigiotermes* sp.1 ocorreu sozinha em 23 parcelas (32% das 71 parcelas), *N. kemneri* ocorreu sozinha em 39 parcelas (50%) e ambas ocorreram juntas em apenas nove parcelas (13%). *Grigiotermes* sp.1 alimenta-se de húmus e ocorre em galerias difusas no solo enquanto *N. kemneri* alimenta-se de madeira seca e nidifica em termiteiros epígeos de outras espécies, principalmente *Cornitermes* spp. e *Armitermes cerradoensis* (Mathews, 1977 e observações pessoais). Por estas características é improvável que estas espécies tenham uma distribuição mutuamente excludente devido à competição, pois não compartilham recursos ou locais de forrageamento e nidificação. A hipótese mais lógica que explica esse padrão de exclusão mútua é a mesma para a assembleia como um todo: eventos históricos de dispersão e colonização de habitats. Nesse caso provavelmente os alados de *Grigiotermes* sp.1 se dispersariam e fundariam colônias em alguns lugares no solo enquanto os alados de *N. kemneri* fundariam colônias em ninhos de outras espécies em outros lugares. Com o decorrer do tempo, isso geraria um padrão em distribuição em mosaico dessas duas espécies, sem que elas tenham que interagir entre si.

Apesar de eventos de co-ocorrência das espécies de cupins não serem significativamente mais frequentes que o esperado pelo acaso, existe algumas espécies cuja ocorrência é limitada à ocorrência de outras espécies. Isso é extremamente comum em espécies inquilinas, que habitam os ninhos construídos

por outras espécies sem, necessariamente, terem contato físico. Existem espécies cujo inquilinismo é obrigatório e específico, ou seja, só ocorrem como inquilinas de determinadas espécies, não sendo encontradas em outros locais (Noirot, 1970). Dentre as espécies que encontrei no PESCAN, destacam-se como inquilinas *Inquilinitermes microcerus* e *Inquilinitermes fur,* que são inquilinos de ninhos de *Constrictotermes cyphergaster,* e se alimentam do húmus depositado nos ninhos pelo construtor (Noirot, 1970; Cunha *et al.,* 2003). *Cornitermes cumulans* constrói ninhos que podem abrigar até 25 espécies diferentes de inquilinos (Redford, 1984; Costa, 2005), como *Anoplotermes* spp., *Armitermes cerradoensis, Atlantitermes stercophilus, Crepititermes verruculosus, Curvitermes minor, Dihoplotermes inusitatus, Embiratermes festivellus, Grigiotermes* spp., *Heterotermes tenuis, Orthognathotermes* sp.5, *Spinitermes trispinosus, Termes* sp. e *Velocitermes heteropterus,* todas encontradas no cerrado do PESCAN.

Um evento de co-ocorrência que merece nota é o de *Cylindrotermes caata* que, em todas as amostras coletadas, ocorreu juntamente com *Aparatermes* sp.1 em galhos secos em alto estágio de decomposição. Encontrei apenas soldados de *C. caata*, sem os operários, misturados aos operários de *Aparatermes* sp.1 (espécie sem a casta dos soldados), inclusive tendo contato físico (às vezes um operário até passava por cima do soldado, e vice-versa). Não observei nenhum comportamento agonístico entre as duas espécies, que pareciam se reconhecer como pertencentes à mesma colônia. A princípio cogitei a possibilidade das colônias de *Aparatermes* sp.1 sequestrarem alguns soldados de *C. caata* para auxiliarem na defesa da colônia, mas esse comportamento necessita ser melhor investigado, pois caso essa possibilidade seja verdadeira, será o primeiro caso de escravagismo registrado para uma espécie de cupim em todo o mundo.

Um dos grandes objetivos da ecologia de comunidades é conhecer os fatores que determinam a distribuição espacial das populações de diferentes espécies pertencentes a uma assembleia. Trabalhos que investigam esses fatores causais na fauna de cupins são raros e, para a região do Cerrado, inexistentes. Além de inéditos, os resultados que encontrei são importantes por descreverem a estrutura de uma assembleia de cupins, com um esforço amostral suficiente e uma

metodologia comparável, levantar hipóteses acerca dos processos que levam aos resultados observados e testá-las. Busquei neste trabalho reduzir a escassez de estudos sobre a estrutura espacial de cupins no cerrado e fornecer informações acerca das relações entre as espécies de cupins e, generalizando, entre as espécies componentes da fauna de insetos decompositores em ambientes terrestres.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Além de inéditos, os resultados que encontrei são importantes por descreverem a estrutura de uma assembleia de cupins, com um esforço amostral suficiente e uma metodologia comparável, levantar hipóteses acerca dos processos que levam aos resultados observados e testá-las. Busquei neste trabalho reduzir a escassez de estudos sobre a estrutura espacial de cupins no cerrado e fornecer informações acerca das relações entre as espécies de cupins e, generalizando, entre as espécies componentes da fauna de insetos decompositores em ambientes terrestres.

Neste trabalho encontrei uma alta diversidade na assembleia de cupins no cerrado *sensu stricto* do PESCAN, provavelmente devido às características ambientais do parque e ao grande esforço amostral empregado. Savanas com solos do tipo latossolo, como a que estudei, são um ambiente favorável à alta riqueza e abundância principalmente de espécies humívoras, que apresentam um papel notadamente importante na decomposição da matéria orgânica do solo. A ausência de autocorrelação espacial devido à distribuição aleatória das espécies pode estar relacionada à facilidade de dispersão dos alados durante os eventos de revoadas, propiciando uma alta similaridade na composição de espécies. Também pode ser devida a pouca influência das interações interespecíficas, como competição e facilitação. Porém são necessários mais estudos verificando o efeito de cada um desses fatores na distribuição espacial das espécies. As espécies de cupins no PESCAN se distribuem de acordo com o modelo de distribuição em tabuleiro de xadrez e isso é devido aos eventos históricos de dispersão dos alados e fundação de novas colônias. Essa alta capacidade de dispersão pode estar relacionada às características da vegetação, que é de baixo porte, fazendo com que os alados voem acima das copas e, por consequência, sejam transportados pelo vento por grandes distâncias.

Sugiro que em trabalhos futuros sobre estrutura de assembleias de cupins sejam coletados dados sobre o clima, solo, tipo e quantidade de recursos disponíveis para as espécies e características da vegetação local. Além disso, reforço a necessidade de trabalhos que verifiquem o comportamento de dispersão

dos alados durante os eventos de revoada relacionando-o ao estabelecimento e distribuição das futuras colônias. É importante ressaltar que a generalidade dos meus resultados necessita ser mais bem investigada em outras áreas com características ambientais diferentes, como tipo de vegetação, solo e clima, e em outras áreas de cerrado *sensu stricto*, para sabermos a recorrência do padrão observado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS; LEVINGS. Territory size and population limits in mangrove termites. **Journal of Animal Ecology**, 56: 1069-1081. 1987.

ALMEIDA, A.F.; SAMENTO, F.N.M. (coord.) **Parque Estadual da Serra de Caldas Novas – Plano de Manejo.** CTE (Centro Tecnológico de engenharia Ltda), FEMAGO – Fundação Estadual do Meio Ambiente. Goiânia.

ARAUJO, R.L. Contribuição à biogeografia dos térmitas de São Paulo, Brasil. **Arquivos do Instituto Biológico**, 25: 185-217. 1958.

BADANO, E.I.; REGIDOR, H.A.; NÚÑEZ, H.A.; ACOSTA, R.; GIANOLI, E. Species richness and structure of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age. **Journal of Biogeography**, 32: 221-227. 2005.

BADANO, E.I.; VILLARROEL, E.; BUSTAMANTE, R.O.; MARQUET, P.A.; CAVIERES, L.A. Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. **Journal of Ecology**, 95: 682-688. 2007.

BADAWI, A.; FARAGALLA, A.A.; DABBOUR, A. The role of termites in changing certain chemical characteristics of the soil. **Sociobiology**, 7(1): 135-144. 1982.

BANDEIRA, A.G. Análise da termitofauna (Insecta: Isoptera) de uma floresta primária e de uma pastagem na Amazônia Oriental, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia**, 5(2): 225-241. 1989.

BANDEIRA, A.G.; PEREIRA, J.C.D.; MIRANDA, C.S.; MEDEIROS, L.G.S. Composição da fauna de cupins (Insecta, Isoptera) em áreas de mata atlântica em João Pessoa, Paraíba, Brasil. **Revista Nordestina de Biologia**, 12(1/2): 9-17. 1998.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J. **Ecologia – de indivíduos a ecossistemas**. 4ª Ed. Porto Alegre, Artmed. 752p. 2007.

BELL, G. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. **Ecology**, 86(7): 1757-1770. 2005.

BIGNELL, D.E.; EGGLETON, P. Termites in Ecossistems. p. 363-387. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

BOSCHILIA, S.M.; OLIVEIRA, E.F.; THOMAZ, S.M. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. **Oecologia**, 156: 203-214. 2008.

BRANDÃO, D. Relações espaciais de duas espécies de *Syntermes* (Isoptera, Termitidae) nos cerrados da região de Brasília, DF, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 35(4): 745-754. 1991.

BRANDÃO, D. **Estudo sobre o padrão de revoadas de uma comunidade de térmites no Parque Nacional das Emas, Goiás**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP. 103p. 1996.

BRANDÃO, D. Patterns of termite (Isoptera) diversity in the *Reserva Florestal de Linhares*, state of Espírito Santo, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia,** 41(2-4): 151-153. 1998.

BRANDÃO, D.; SOUZA, R.F. Effects of deforestation and implantation of pastures on the termite fauna in the Brazilian "Cerrado" region. **Tropical Ecology**, 39: 19-22. 1998.

BRANDÃO, D.; LIMA FILHO, G.F.; CARVALHO, R.A.; FREITAS, G.A.; CHAVES, E.C.; SANTOS, T. Padrão de ocorrência de infestação por cupins na arborização urbana de Goiânia. **Anais do VI Congresso Brasileiro de Arborização Urbana, Goiânia**, 133-141. 2002.

BRAUMAN, A.; BIGNELL, D.E.; TAYASU, I. Soil-feeding termites: biology, microbial associations and digestive mechanisms. p. 233-259. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

BRUNO, J.F.; STACHOWICZ, J.J.; BERTNESS, M.D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, 18(3): 119-125. 2003.

CANCELLO, E.M. Revisão de *Procornitermes* Emerson (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 36(19): 189-236. 1986.

CANCELLO, E.M. **Revisão de *Cornitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae).** Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo – SP. 151p. 1989.

CARL, G.; KÜHN, I. Analyzing spatial autocorrelation in species distributions using Gaussian and logit models. **Ecological Modelling**, 207: 159-170. 2007.

CARRIJO, T.F.; BRANDÃO, D.; OLIVEIRA, D.E.; COSTA, D.A.; SANTOS, T. Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brasilian Savanna (Cerrado). **Journal of Insect Conservation**, online first. 2008.

COLES, H.R. **Defensive strategies in the ecology of neotropical termites**. Ph.D. Thesis, Southampton: Univ. of Southampton, 243 p. 1980.

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

CONSTANTINO, R. Notes on *Cyranotermes* Araujo, with description of a new species (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Goeldiana Zoologia**, 2: 1-11. 1990.

CONSTANTINO, R. Notes on *Embiratermes* Fontes (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae), with description of two new species from Amapá State, Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoológica,** 8(2): 329-333. 1992.

CONSTANTINO, R. Revision of the Neotropical Termite Genus *Syntermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). **Science Bulletin**, 55(13): 455-518. 1995.

CONSTANTINO, R.; DESOUZA, O.F.F. Key to the soldiers of *Atlantitermes* Fontes, with a new species from Brazil (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Journal of Tropical Ecology**, 10(2): 205-213. 1997.

CONSTANTINO, R. Catalog of the Living Termites of the New World (Insecta: Isoptera). **Arquivos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo**. 35(2): 135-230. 1998.

CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia,** 40: 387-448. 1999.

CONSTANTINO, R. Key to the soldiers of South American *Heterotermes* with a new species from Brazil (Isoptera: Rhinothermitinae). **Insect Systematics & Evolution,** 31(4): 463-472. 2000.

CONSTANTINO, R.; SCHLEMMERMEYER, T. Cupins (Insecta: Isoptera). p. 129-151. In: ALHO, C.J.R. (eds.). **Fauna silvestre da região do rio Manso – MT**. IBAMA/ELETRONORTE, Brasília. 2000.

CONSTANTINO, R.; DIANESE, E.C. The Urban Termite Fauna of Brasília, Brazil. **Sociobiology,** 38(3A): 323-326. 2001.

CONSTANTINO, R. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa**, 67: 1-40. 2002a.

CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal of Applied Entomology,** 126: 355-365. 2002b.

CONSTANTINO, R. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. p. 319-333. In: SCARIOT, A.O.; SILVA, J.C.S.; FELFILI, J.M. (editors). **Biodiversidade, Ecologia e Conservação do Cerrado**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 2005.

CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A.N.S.; SCHMIDT, K.; CUEZZO, C.; CARVALHO, S.H.C.; VASCONCELLOS, A. A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren and *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa**, 1340: 1-44. 2006.

CONSTANTINO, R. **Catálogo on-line**. http://www.unb.br/ib/zoo/docente/constant. Acesso em 20 de Abril de 2008.

COSTA, D.A. **Inquilinos associados a ninhos de *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) em uma área de campo no Parque Nacional das Emas, GO.** Dissertação de Mestrado. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás. 45p. 2005.

COSTA-LEONARDO, A.M. **Cupins-praga: morfologia, biologia e controle.** Rio Claro, SP. 128p. 2002.

COLWELL, R. K. **EstimateS**: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versão 8. User's Guide and application published at: http://purl.oclc.org/estimates. 2005.

COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B,** 345: 101-118. 1994.

COUSENS, R.; DYTHAM, C.; LAW, R. **Dispersal in Plants: A population perspective.** Oxford University Press. 221p. 2008.

COUTINHO, L.M. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. I – A temperatura do solo durante as queimadas. **Revista Brasileira de Botânica**, 1: 93-96. 1978.

CUNHA, H.F.; COSTA, D.A.; ESPÍRITO-SANTO FILHO, K.; SILVA, L.O.; BRANDÃO, D. Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and Inquiline Termites in the Cerrado (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology,** 42(3): 761-770. 2003.

CUNHA, H.F. **Cupins (Isoptera) bioindicadores para conservação do Cerrado em Goiás.** Tese de Doutorado, UFG. 79p. 2006.

CUNHA, H.F.; COSTA, D.A.; BRANDÃO, D. Termite (Isoptera) Assemblages in Some Regions of the Goiás State, Brazil. **Sociobiology,** 47(2): 505-518. 2006.

DAVIES, R.G. Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. **Oecologia,** 133: 233-242. 2002.

DAVIES, R.G.; HERMÁNDEZ, L.M.; EGGLETON, P.; DIDHAM, R.K.; FAGAN, L.L.; WINCHESTER, N.N. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. **Journal of Tropical Ecology**, 19: 509-524. 2003a.

DAVIES, R.G.; EGGLETON, P.; JONES, D.T.; GATHORNE-HARDY, F.; HERNÁNDEZ, L.M. Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. **Journal of Biogeography,** 30: 847-877. 2003b.

DAVIS, A.L.V.; SCHOLTZ, C.H.; DESCHODT, C. Multi-scale determinants of dung beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo ecotone, South Africa. **Journal of Biogeography**, 35: 1465-1480. 2008.

DAWES-GROMADZKI, T.Z. Sampling subterranean termite species diversity and activity in tropical savannas: an assessment of different bait choices. **Ecological Entomology**, 28: 397-404. 2003.

DESOUZA, O.F.F; BROWN, V.K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, 10: 197-206. 1994.

DINIZ-FILHO, J.A.F.; SANT'ANA, C.E.R.; SOUZA, M.C.; RANGEL, T.F.L.V.B. Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. **Ecology Letters,** 5: 47-55. 2002.

DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M.; HAWKINS, B. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. **Global Ecology & Biogeography**, 12: 53-64. 2003.

DOMINGOS, D.J.; CAVENAGHI, T.M.C.M.; GONTIJO, T.A. et al. Composição em espécies, densidade e aspectos biológicos da fauna de térmites de cerrado em Sete Lagoas-MG. **Ciência e Cultura,** 38: 199-207. 1986.

DOMINGOS, D.J.; GONTIJO, T.A. Multi-occupation of termite mounds in Cerrado vegetation in South-Eastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, 56(4): 717-723. 1996.

DONOVAN, S.E.; GRIFFITHS, G.J.K.; HOMATHEVI, R.; WINDER, L. The spatial pattern of soil-dwelling termites in primary and logged forest in Sabah, Malaysia. **Ecological Entomology**, 32: 1-10. 2007.

DUCKWORTH, A.R.; WOLFF, C.; EVANS-ILLIDGE, E.; WHALAN, S.; LUI, S. Spatial variability in community structure of Dictyoceratida spnges across Torres Strait, Australia. **Continental Shelf Research**, 28: 2168-2173. 2008.

EGGLETON, P. Termite species description rates and the state of termite taxonomy. **Insectes Sociaux,** 46: 1-5. 1999

EGGLETON, P. Global patterns of termite diversity. p. 25-51. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

EITEN, G. Vegetação. p. 17-73. In: PINTO, M.N. (org.). **Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas**. 2ª Ed. Editora Universidade de Brasília, Brasília. 1994.

ESPÍRITO-SANTO FILHO, K. **Efeito de distúrbios ambientais sobre a fauna de cupins (Insecta: Isoptera) e seu papel como bioindicador.** Dissertação de Mestrado, UFG. 104p. 2005.

FERREIRA JÚNIOR, E. **Efeitos da Fragmentação da Floresta Mesofítica de Interflúvio sobre a fauna de cupins.** Dissertação de Mestrado, UFG. 73p. 1999.

FONTES, L.R. New genera an new species of Nasutitermitinae from the Neotropical Region (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 3(1): 7-25. 1985.

FORTIN, M.-J.; DALE, M.R.T. **Spatial analysis – a guide for ecologists**. Cambridge University Press. 365p. 2005.

GALBIATI, C.; DESOUZA, O.; SCHOEREDER, J.H. Diversity patterns in termite communities: species-area relationship, alpha and beta diversity (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, 45(3): 1-12. 2005.

GATHORNE-HARDY, F.J.; SYAUKANI; INWARD, D.J.G. Recovery of termite (Isoptera) assemblage structure from shifting cultivation in Barito Ulu, Kalimantan, Indonesia. **Journal of Tropical Ecology**, 22: 605-608. 2006.

GONTIJO, T.A.; DOMINGOS, D.J. Guild distribution of some termites from Cerrado vegetation in South-East Brazil. **Journal of Tropical Ecology,** 7: 523-529. 1991.

GOSLEE, S.C. Behavior of vegetation sampling methods in the presence of spatial autocorrelation. **Plant Ecology**, 187: 203-212. 2006.

GOTELLI, N.J.; COLWELL, R.K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters,** 4: 379-391. 2001.

GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L. **EcoSim: Null models software for ecology**. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm. 2001.

GOTELLI, N.J.; GRAVES, G.R. **Null models in ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington & London. 1996.

GOTELLI, N.J.; MCCABE, D.J. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**, 83(8): 2091-2096. 2002.

GRIFFITH, D.A. Hidden negative spatial autocorrelation. **Journal of Geographic Systematic**, 8: 335-355. 2006.

HILL, M.R.; WITMAN, J.D.; CASWELL, H. Spatio-temporal variation in Markov chain models of subtidal community succession. **Ecology Letters**, 5: 665-675. 2002.

HILLEBRAND, H. On the generality of the latitude diversity gradient. **American Naturalist**, 163: 192-211. 2004.

HOLT, J.A.; LEPAGE, M. Termites and soil properties. p. 389-407. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

HORNER-DEVINE, M.C.; SILVER, J.M.; LEIBOLD, M.A.; BOHANNAN, B.J.M.; COLWELL, R.K.; FUHRMAN, J.A.; GREEN, J.L.; KUSKE, C.R.; MARTINY, J.B.H.; MUYZER, G.; ØVREAS, L.; REYSENBACH, A.-L.; SMITH, V.H. A comparison of taxon co-occurrence patterns for macro- and microorganisms. **Ecology**, 88(6): 1345-1353. 2007.

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology**, 22: 415-427. 1957.

JONES, D.T.; EGGLETON, P. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. **Journal of Applied Ecology,** 37: 191-203. 1999.

KAMBHAMPATI, S.; EGGLETON, P. Taxonomy and phylogeny of termites. p.1-23. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

KISTNER, D.H. The biology of termitophiles. p. 525-557. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. Biology of Termites. Vol.1 Academy Press. 1969.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. A Conservação do Cerrado Brasileiro. **Megadiversidade**, 1(1): 147-155. 2005.

KREBS, C.J. **Ecological methodology.** N. York: Harper Collins, 1989.

KRISHNA, K. Taxonomy, phylogeny, and distribution of termites. p. 127-152. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. (orgs.). **Biology of Termites.** Vol2. Academic Press. 1970.

KRISHNA, K.; ARAUJO, R.L. A Revision of the Neotropical Termite Genus *Neocapritermes* (Isoptera, Termitidae, Termitinae). **Bulletin of the American Museum of Natural History,** 138: 80-130. 1968.

LACERDA FILHO, J.V. de; REZENDE, A.; SILVA, A. (org.) **Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil:** Geologia e Recursos Minerais do Estado de Goiás e do Distrito Federal. Escala 1:500.000. 2ª edição. Goiânia: CPRM/METAGO/UnB, 2000.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical ecology.** Elsevier, Amsterdam. 853p. 1998.

LEPAGE, M.; DARLINGTON, P.E.C. Population dynamics of termites. p. 333-361. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

LEVINGS; ADAMS. Intra- and interspecific territoriality in Nasutitermes (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove Forest. **Journal of Animal Ecology**, 53: 705-714. 1984.

LIMA FILHO, G.F. de. **Padrões de variação na fauna de cupins (Insecta: Isoptera) ao longo de um gradiente ambiental no Pico dos Pirineus, Goiás.** Dissertação de Mestrado. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás. 41p. 2005.

MAGURRAN, A.E. **Measuring Biological Diversity.** ed. Blackwell Publishing company. 256p. 2004.

MAHANEY, W.C.; ZIPPIN, J.; MILNER, M.W.; SANMUGADAS, K.; HANCOCK, R.G.V.; AUFREITER, S.; CAMPBELL, S.; HUFFMAN, M.A.; WINK, M.; MALLOCH, D.; KALM, V. Chemistry, mineralogy and microbiology of termite mound soil eaten by the chimpanzees of the Mahale Mountains, Western Tanzania. **Journal of Tropical Ecology**, 15: 565-588. 1999.

MATHEWS, A.G.A. **Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil**. Rio de Janeiro: Acad. Bras. de Ciências, 267p. 1977.

MIRANDA, A.C.; MIRANDA, H.S.; DIAS, I.; DIAS, B.F.D. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in Central Brazil. **Journal of tropical ecology,** 9: 313-320. 1993.

MONTGOMERY, R.A.; CHAZDON, R.L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. **Ecology**, 82(10): 2707-2718. 2001.

MORIN, P.J. **Community ecology**. Blackwell Science Inc. 424p. 1999.

NOIROT, C.; BODOT, P. L'essaimage d'*Allognathotermes hypogeus* Silv. (Isoptera, Termitidae). **Compt. Rend.**, 258: 3357-3359. 1964.

NOIROT, C. The nests of termites. p. 73-125. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. (orgs.). **Biology of Termites.** Vol2. Academic Press. 1970.

NOIROT, C.; DARLINGTON, J.P.E.C. Termite nests: architecture, regulation and defense. p. 121-139. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

NUTTING, W.L. Flight and colony foundation. p. 233-282. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. (orgs.). **Biology of Termites.** Vol1. Academic Press. 1969.

OLIVEIRA, A.R.G. de. **Variação na composição de espécies e no padrão de riqueza e abundância de cupins ao longo de uma transição cerrado-campo rupestre, no Morro Feio, Município de Hidrolândia, Goiás.** Dissertação de Mestrado. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás. 167p. 2003.

OSLER, G.H.R.; KORYCINSKA, A.; COLE, L. Differences in litter mass change mite assemblage structure on a deciduous forest floor. **Ecography,** 29: 811-818. 2006.

PAPADOPOULOS, N.T.; KATSOYANNOS, B.I.; NESTEL, D. Spatial autocorrelation analysis of a *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) adult population in a mixed deciduous fruit orchard in Northern Greece. **Environmental Entomology**, 32(2): 319-326. 2003.

PUTMAN, R.J. **Community Ecology**. Chapman & Hall. 178p. 1994.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org. 2009.

REATTO, A.; CORREIA, J.R.; SPERA, S.T. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. p.47-86. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (eds.) **Cerrado: ambiente e flora**. EMBRAPA-CPAC. 556p. 1998.

REDFORD, K.H. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. **Biotropica**, 16(2): 112-119. 1984.

ROCHA, M.M.; CANCELLO, E.M. Estudo taxonômico de *Cylindrotermes* Holmgren (Isoptera, Termitidae, Termitinae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 47(10): 137-152. 2007.

ROISIN, Y.; LEPONCE, M. Characterizing termite assemblages in fragmented forests: A test case in the Argentinian Chaco. **Austral Ecology**, 29: 637-646. 2004.

ROONEY, T.P. Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. **Acta Oecologica**, 34: 354-360. 2008.

ROSENZWEIG, M.L. **Species diversity in space and time**. Cambridge University Press. 436p. 1995.

SENA, J.M.; VASCONCELLO, A.; GUSMÃO, M.A.B.; BANDEIRA, A.G. Assemblage of Termites in a Fragment of Cerrado on the Coast of Paraíba State, Northeast Brazil (Isoptera). **Sociobiology,** 42(3): 753-760. 2003.

SIMBERLOFF, D. Properties of coexisting bird species in two archipelagoes. In: **Ecological communities: conceptual issues and the evidence**. STRONG JR., D.R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L.G.; THISTLE, A.B. (eds.). Princeton University Press, Princeton. 1984.

SPAIN, A.V.; SINCLAIR, D.F.; DIGGLE, P.J. Spatial distributions of the mounds of harvester and forager termites (Isoptera: Termitidae) at four locations in tropical north-eastern Australia. **Acta Oecologica**, 74: 335-352. 1986.

SOUZA, O.F.F.; BROWN, V.K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology,** 10: 197-206. 1994.

STATSOFT, Inc. **STATISTICA (data analysis software system)**, version 7.1. www.statsoft.com. 2005.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, 85: 74-79. 1990.

STONE, L.; ROBERTS, A. Competitive exclusion, or species aggregation? **Oecologia**, 91: 419-424. 1992.

SUGIMOTO, A.; BIGNELL, D.E.; MACDONALD, J.A. Global impact of termites on the carbon cycle and atmospheric trace gases. p. 409-435. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

SUMMERVILLE, K.S.; DUPONT, M.M.; JOHNSON, A.V.; KREHBIEL, R.L. Spatial structure of forest lepidopteran communities in oak hickory forests of Indiana. **Environmental Entomology**, 37(5): 1224-1230. 2008.

THORNE, B. Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. **Psyche,** 89: 133-150. 1982.

TOBIN, P.C. Estimation of the spatial autocorrelation function: consequences of sampling dynamic populations in space and time. **Ecography**, 27: 767-775. 2004.

TRANIELLO, J.F.A.; BESHERS, S.N. Species-specific alarm/recruitment responses in a Neotropical termite. **Naturwissenschaften** 72, 491-492. 1985.

TRANIELLO, J.F.A.; LEUTHOLD, R.H. Behavior and ecology of foraging in termites. p. 141-168. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, symbioses, Ecology.** Netherlands, ed. Kluwer Academic Publishers. 2000.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Great Smoky Mountains. **Ecological Monographs**, 23: 41-78.1956.

WILMERS, C.C.; CRABTREE, R.L.; SMITH, D.W.; MURPHY, K.M.; GETZ, W.M. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. **Journal of Animal Ecology**, 72: 909-916. 2003.

ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis.** 4ª ed. Prentice-Hall, Inc. 929p. 1999.