

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

EFEITOS AMBIENTAIS SOBRE AS ABUNDÂNCIAS DE NINHOS E BIOMASSAS DE  
TRÊS ESPÉCIES DE CUPINS CONSTRUTORES (INSECTA: ISOPTERA) EM UMA  
FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO

Manaus, Amazonas

Setembro, 2011

PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO

EFEITOS AMBIENTAIS SOBRE AS ABUNDÂNCIAS DE NINHOS E BIOMASSAS DE  
TRÊS ESPÉCIES DE CUPINS CONSTRUTORES (INSECTA: ISOPTERA) EM UMA  
FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Dra. ELIZABETH FRANKLIN CHILSON

Dr. Eduardo Martins Venticinque

Dr. Agno Nonato Serrão Acioli

Dissertação apresentada ao Instituto  
Nacional de Pesquisas da Amazônia como  
parte dos requisitos para obtenção do título  
de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Setembro, 2011

BANCA EXAMINADORA DO TRABALHO ESCRITO

Dr. Alexandre Vasconcellos

Aprovado

Dra. Ana Paula Albano Araújo

Aprovado

Dr. Paulo de Marco Jr.

Aprovado

BANCA EXADMINADORA DA DEFESA ORAL PÚBLICA

Dra. Ana Lúcia Miranda Tourinho

Aprovado

Dr. Marcelo Menin

Aprovado

Dr. William Ernest Magnusson

Aprovado

P425

Pequeno, Pedro Aurélio Costa Lima

Efeitos ambientais sobre as abundâncias e biomassas de três espécies de cupins construtores (Insecta: Isoptera) em uma floresta de terra firme na Amazônia Central / Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno. --- Manaus : [s.n.], 2011.  
106 f. : il.

Dissertação(mestrado) -- INPA, Manaus, 2011

Orientador : Elizabeyh Franklin Chilson

Co-orientadores : Eduardo Martins Venticinque; Agno Nonato Serrão Acioli

Área de concentração : Ecologia

1. Térmitas – Amazônia Central. 2. Distribuição espacial. I. Título.

CDD 19. ed. 595.736

**Sinopse:**

Este trabalho explorou as implicações do conceito de fator limitante em estudos ecológicos observacionais, com particular atenção à variação da abundância de três espécies de cupins que constroem ninhos conspícuos ao longo de gradientes de textura do solo, estoque de alimento e disponibilidade de espaço em uma floresta de terra firme próxima a Manaus, Amazonas.

## Agradecimentos

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e seu Programa de Pós-graduação em Ecologia pelo comprometimento com a formação de recursos humanos altamente qualificados, bem como pela infraestrutura oferecida. Em especial, agradeço à coordenação e à secretaria do PPG-ECO pelo apoio irrestrito durante minha passagem por esta instituição.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pela bolsa de estudos a mim concedida durante os últimos dois anos, sem a qual a execução deste trabalho teria sido substancialmente dificultada.

Sou muitíssimo grato a Elizabeth Franklin por ter aceitado e confiado na proposta do projeto, tendo colaborado incondicionalmente em todas as etapas de seu desenvolvimento. Eduardo Venticinque e Agno Acioli foram igualmente generosos ao aceitarem o convite para colaboração, e fundamentais no refino do trabalho.

Agradeço ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio - MCT), a Marcelo Menin e à Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas pela implementação da grade de amostragens permanentes utilizada neste estudo, bem como pela infraestrutura oferecida. Sou particularmente grato a Jonatha Pereira da Silva, Rosinaldo Conceição Nascimento e Pedro José dos Santos Fernandes pelo suporte essencial no trabalho de campo.

A concepção deste estudo deve muito ao contato com o excelente corpo docente do PPG-ECO do INPA. Sou particularmente grato a William Magnusson, Gonçalo Ferraz e Flávia Costa pelas exposições amigáveis e discussões motivadoras. Agradeço também à comunidade do Grupo de Interesse Especial em Ecologia (R-SIG-ECO) mantido pelo R Development Core Team pela oportunidade de compartilhar experiências sobre a análise de dados ecológicos.

Sou grato às equipes do Laboratório de Ecologia e Sistemática de Invertebrados do Solo do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, do Laboratório de Manejo e Conservação e do escritório da *Wildlife Conservation Society* (WCS), estes últimos situados na Universidade Federal do Amazonas, pela concessão de espaço e apoio técnico durante toda a execução deste projeto. Sou imensamente grato a toda a equipe do Projeto Sauim-de-coleira, em especial à Ana Paula Porto, pelo afeto e atenção integrais durante os últimos anos.

Alexandre Vasconcellos, Og DeSouza, Ademar Bandeira, Jorge Pereira de Souza, Ana Tourinho, Paulo Graça, William Magnusson e Marcelo Menin foram gentis ao ceder tempo

precioso à avaliação deste trabalho, com críticas pertinentes e sugestões úteis. Agradeço também à Eliana Canello e Maria Buschini pelo material bibliográfico relevante ao estudo, de outro modo difícil de obter.

O corpo discente do PPG-ECO, em especial a turma de 2009, ofereceu-me a salutar oportunidade de compartilhar experiências novas e diversas em um ambiente amigável e estimulante. Sou particularmente grato à Pauline Pantoja pela colaboração acadêmica. Vários outros companheiros do INPA foram generosos ao me ofertarem apoio: Lucille Antony (Laboratório de Pedobiologia), Frabricio Baccaro (PPG-ECO) e Elisângela Broedel (Programa de Pós-graduação em Clima e Ambiente). Agradeço especialmente à Diana Brito (Programa de Pós-Graduação em Genética, Conservação e Biologia Evolutiva) pela afeição e pelo generoso apoio durante a conclusão deste trabalho.

Agradeço ao Darrin ([www.termiteweb.com](http://www.termiteweb.com)) pela agradável oportunidade de compartilhar experiências sobre os cupins, sejam os da Amazônia brasileira, sejam os do sudeste asiático, e a Ilse Walker pelas inspiradoras discussões que tanto ajudaram a iluminar aspectos fundamentais a este trabalho como a suscitar novas e interessantes questões.

Enfim, meus pais, Tereza e Antônio, sempre me ofereceram todas as condições necessárias à expressão de minha curiosidade, e por isto sou imensamente grato. Agradeço também à Alessandra, Edvaldo, Sofia (seja bem vinda!) e à Dona Creuza por todo o apoio durante estes meses de correria. Não menos atenciosos foram os demais familiares que têm me assistido da melhor forma possível ao longo dos anos – mesmo quando eu faltei com a devida atenção a eles.

Esta dissertação é fruto do esforço de vários colaboradores. O espaço limitado impede que eu agradeça a todos com uma extensa e justa lista nominal. Àqueles cujos nomes não aparecem aqui, minhas sinceras desculpas e profunda gratidão.

*“E toda a verdade que não traga ao menos um riso nos pareça verdade falsa.”*

Friedrich Wilhelm Nietzsche (1844-1900)

## Resumo

A teoria ecológica sugere que a resposta biológica à variação ambiental está frequentemente sujeita à interação entre fatores limitantes, mas as implicações metodológicas disto para o estudo da distribuição das espécies são controversas. Este trabalho usa padrões de variação espacial das abundâncias de uma espécie de palmeira (Arecaceae) e uma espécie de ácaro de solo (Acari) para motivar uma simulação que mostra como processos determinísticos podem gerar padrões aparentemente aleatórios, dificultando análises ecológicas. A regressão de quantil é sugerida como um método que leva em conta este fenômeno, sendo então aplicada ao estudo da limitação da abundância em três espécies de cupim que constroem ninhos conspícuos, *Anoplotermes banksi* (Emerson), *Neocapritermes braziliensis* (Snyder) e *Labiotermes labralis* (Holmgren), ao longo de gradientes de teor de argila do solo, alimento (teor de matéria orgânica do solo para as espécies humívoras *A. banksi* e *L. labralis*, e volume de madeira morta caída para a espécie xilófaga *N. braziliensis*), e tamanho mediano da colônia (um índice para a saturação do espaço pelos territórios coloniais). Também se considerou como diferentes definições de abundância (ninhos ou indivíduos) afetam os padrões observados. *Anoplotermes banksi* teve 43,35 ninhos/ha, 1.573.393 indivíduos/ha, e 1,97 kg/ha; *N. braziliensis* teve 14,32 ninhos/ha, 1.310.986 indivíduos/ha e 4,04 kg/ha (usando dados de biomassa de uma espécie ligeiramente menor, *N. talpoides*); e *L. labralis* teve 3,35 ninhos/ha, 815.898,7 indivíduos/ha, e 3,95 kg/ha. As abundâncias de ninhos e indivíduos foram altamente redundantes para *A. banksi* e *N. braziliensis*, bem como suas respostas aos gradientes. Já os padrões de *L. labralis* foram mais variáveis, dependendo da definição de abundância. As respostas das três espécies aos gradientes de textura do solo e alimento foram predominantemente bimodais, sugerindo um efeito indireto mediado pela umidade do solo no primeiro caso, e exclusão das partes intermediárias do gradiente por espécies com maior habilidade competitiva no segundo. As três espécies apresentaram respostas unimodais ao gradiente de tamanho mediano da colônia, refletindo competição intraespecífica por espaço. Além disto, a abundância de ninhos e indivíduos diminuiu em função do tamanho corporal da espécie. Estes resultados alertam para os perigos de descrições simplistas das respostas das espécies e sugerem um desacoplamento entre as dinâmicas populacionais nos níveis de ninhos e indivíduos com o aumento do tamanho corporal em cupins.



## Abstract

Environmental effects on the nest abundances and biomasses of three nest-building termite species (Insecta: Isoptera) in a non-flooded forest in Central Amazonia.

Ecological theory suggests that biological responses to environmental variation are frequently subject to interactions among limiting factors, but its methodological implications for the study of species distributions are controversial. This work uses patterns of spatial variation in abundance of a palm (Arecaceae) and a soil mite species (Acari) to motivate a simulation that shows how deterministic processes can generate apparently random patterns, hampering ecological analysis. Quantile regression is suggested as a method that takes this phenomenon into account, being then applied to the study of abundance limitation in three species of nest-building termite, *Anoplotermes banksi* (Emerson), *Neocapritermes braziliensis* (Snyder) and *Labiotermes labralis* (Holmgren), along gradients of soil clay content, food (soil organic matter content for the humivorous *A. banksi* and *L. labralis*, and volume of fallen dead wood for the xylophagous *N. braziliensis*), and median colony size (a proxy for space saturation by colonial territories). It was also considered how different definitions of abundance (nests or individuals) affect the observed patterns. *A. banksi* had 43.35 nests/ha, 1,573,393 individuals/ha, and 1.97 kg/ha; *N. braziliensis* had 14.32 nests/ha, 1,310,986 individuals/ha and 4.04 kg/ha (using biomass data from a slightly smaller species, *N. talpoides*); and *L. labralis* had 3.35 nests/ha, 815,898.7 individuals/ha, and 3.95 kg/ha. Abundances of nests and individuals were highly redundant in *A. banksi* and *N. braziliensis*, as well as their responses to the gradients. *L. labralis* patterns were more variable, depending on the definition of abundance. Responses of the three species to the gradients of soil texture and food were predominantly bimodal, suggesting an indirect effect mediated by soil moisture in the first case, and exclusion from the mesic portions of the gradient by species with higher competitive ability in the latter. The three species showed unimodal responses to median colony size, reflecting intraspecific competition for space. Besides, nest and individual abundances decreased as a function of body size. These results caution against simplistic descriptions of species responses and suggest a decoupling between the population dynamics at the levels of nests and individuals with increasing body size in termites.

## Sumário

Lista de figuras.....	xi
Introdução.....	1
Objetivos.....	4
Capítulo 1: O conceito de fator limitante e suas implicações para o estudo da distribuição das espécies	
Resumo.....	6
Introdução.....	8
Padrões empíricos de abundância ao longo de gradientes ambientais.....	10
Simulando a limitação da abundância por múltiplos fatores.....	14
Analisando a abundância simulada.....	23
Discussão.....	25
Conclusão.....	29
Agradecimentos.....	29
Referências.....	30
Capítulo 2: Abundance limitation in three nest-building termite species along gradients of soil texture and resources in central Amazonia	
Abstract.....	41
Introduction.....	41
Methods.....	43
Study species.....	43
Study site.....	44
Data sampling.....	47
Data analysis.....	48
Results.....	50
Discussion.....	55
Acknowledgements.....	58
Literature cited.....	59
Síntese.....	66
Referências bibliográficas.....	68

Apêndices.....80

## Lista de figuras

### Capítulo 1

- Figura 1. Relações empíricas entre abundâncias e gradientes ambientais (acima), e distribuições de frequências das abundâncias (abaixo).....12
- Figura 2. Regressões de quantil ( $\tau = 0,95$ ; linhas sólidas) e de mínimos quadrados (linhas tracejadas) entre abundâncias e gradientes ambientais.....14
- Figura 3. Resposta da abundância de uma espécie hipotética a dois fatores limitantes, independentemente e em interação (acima), relações aparentes entre a abundância simulada segundo estas respostas e os mesmo fatores (abaixo, à esquerda), e distribuição de frequências da abundância (canto inferior direito).....16
- Figura 4. Relações aparentes entre a abundância simulada e seus três fatores limitantes, e distribuição de frequências da abundância.....18
- Figura 5. Relações aparentes entre a abundância simulada e seus três fatores limitantes com gradientes reduzidos, e distribuição de frequências da abundância.....19
- Figura 6. Resposta direta do fator limitante 2 ao fator 4, resposta indireta da abundância ao fator 4, e relação aparente entre a abundância simulada e o fator 4.....20
- Figura 7. Relações aparentes entre a abundância simulada e três fatores limitantes em interação, sendo os fatores 1 e 3 correlacionados ( $r = 0,658$ ).....21
- Figura 8. Relações aparentes entre a abundância simulada e duas variáveis aleatórias (acima), e distribuições de frequências das variáveis aleatórias (abaixo).....22
- Figura 9. Acima, relações aparentes entre a abundância simulada e dois fatores limitantes, estimadas por regressão linear convencional (linhas tracejadas) e regressão de quantil ( $\tau = 0,95$ ; linhas sólidas). Abaixo, relações entre as respostas reais da abundância aos dois fatores e as respostas previstas pelas regressões de mínimos quadrados (pontos pretos) e de quantil (pontos brancos); a linha pontilhada demarca uma relação 1:1.....24

### Capítulo 2

- Fig 1. Geographical location of Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (Fazenda UFAM) and the sampling site from the Brazilian Biodiversity Research Program

(PPBio), north of Manaus city, Amazonas State, Brazil. Circles are riparian plots and triangles are non-riparian plots.....	41
Fig. 2. Bivariate scatterplots of relations between species colony size and nest size. Top right is an amplification of the left part of top left.....	46
Fig 3. Bivariate scatterplots of relations between species abundances and soil clay content.....	48
Fig 4. Bivariate scatterplots of relations between species abundances and food stock (soil organic matter content for the humivorous <i>A. banksi</i> and <i>L. labralis</i> , and fallen dead wood volume for the xylophagous <i>N. braziliensis</i> ).....	49
Fig 5. Bivariate scatterplots of relations between species abundances and median colony size...	50

## Introdução

A abundância dos organismos varia no espaço. A trivialidade desta observação, porém, diz pouco a respeito de suas causas, e nisto jaz uma das motivações fundamentais à ecologia (Scheiner & Willig, 2008). Populações biológicas tendem a crescer geometricamente, a menos que sejam restringidas de algum modo (Malthus, 1798). Assim, a variação espacial da abundância reflete os efeitos de fatores que limitam o tamanho de diferentes populações em diferentes locais (Krebs, 2002). O efeito simultâneo dos múltiplos fatores limitantes que atuam sobre uma espécie determina um conjunto de circunstâncias no qual ela é capaz de sobreviver e se reproduzir indefinidamente: o nicho (Hutchinson, 1957). Logo, a distribuição de uma espécie no espaço geográfico pode ser usada para inferir aspectos do seu nicho no espaço ambiental, e vice-versa (Colwell & Rangel, 2009).

O estudo da distribuição das espécies permite descrever os processos subjacentes à organização espacial dos seres vivos e, com base nisto, prever e eventualmente controlar fenômenos naturais de interesse. Aplicações recentes incluem inferências sobre as áreas atuais de distribuição de diferentes espécies (Elith & Leathwick, 2009), a predição de mudanças em tais distribuições perante mudanças climáticas (Lawler *et al.*, 2009), a antecipação de incursões de espécies invasoras (Peterson, 2003), e o suporte à elaboração de planos de conservação da biodiversidade (Rodríguez *et al.*, 2007). Não obstante, as relações entre teorias ecológicas, métodos analíticos e achados empíricos nem sempre são claras (Austin, 2002; Hirzel & Le Lay, 2008). Deste modo, é importante que o estudo da distribuição de espécies seja orientado por bases teóricas explícitas.

As dimensões do nicho podem ser tanto bióticas quanto abióticas, e seus efeitos sobre a abundância tendem a ser distintos: a importância de condições abióticas na predição da distribuição das espécies tende a aumentar com a extensão espacial considerada, enquanto que interações bióticas apresentam a tendência oposta (Soberón, 2010). Entretanto, embora a distinção entre fatores bióticos e abióticos seja informativa, eles não atuam isoladamente. Além disto, outros fatores podem influenciar os padrões observados de distribuição das espécies, como dispersão (Pulliam, 2000) e a probabilidade de detecção dos organismos envolvidos (Royle *et al.*, 2005). Portanto, uma interpretação adequada das causas subjacentes à variação espacial da

abundância depende da integração entre fundamentos ecológicos e peculiaridades do táxon em questão.

Um grupo notório por sua elevada biomassa e número de espécies em baixas latitudes é o dos insetos sociais, particularmente cupins e formigas, os quais compartilham tanto uma organização complexa quanto papéis importantes na estruturação e no funcionamento de ecossistemas tropicais (Ghazoul & Sheil, 2010). Entretanto, a simples definição do que vem a ser “abundância” nestes grupos é ambígua. Isto porque populações de insetos sociais têm demografia hierárquica: indivíduos formam grupos que, por sua vez, crescem e emitem novos indivíduos que formam novos grupos (Al-Khafaji *et al.*, 2009). É mais fácil quantificar o número de colônias (ou ninhos) em uma dada área que estimar o número de indivíduos ou a biomassa. A primeira medida pode ser usada como uma indicação genérica de abundância, sem grandes reflexões sobre sua adequação (e.g. Kaspari *et al.*, 2000; Picker *et al.*, 2007), enquanto que quantificações visando efeitos sobre o ecossistema requerem medidas mais diretamente relacionadas à matéria e energia, como massa fresca ou seca (e.g. Yamada *et al.*, 2005; Vasconcellos & Moura, 2010). Em todo caso, é provável que as densidades de ambos estejam sujeitas à ação simultânea dos mesmos fatores limitantes, ainda que cada um possa responder a eles de forma diversa. Assim, uma questão pertinente seria como o efeito de diferentes fatores limitantes varia com o nível de organização biológica considerado (Levin, 1992).

A despeito dos reconhecidos efeitos benéficos dos cupins sobre o funcionamento de ecossistemas tropicais e subtropicais (Jouquet *et al.*, 2011), as causas de variação da abundância do grupo em baixas latitudes ainda são pouco conhecidas (Holt, 1996; Bourguignon *et al.*, 2010). A região neotropical abriga a segunda maior fauna descrita de cupins do mundo (Davies *et al.*, 2003). Cerca de 46% de suas espécies ocorre na Amazônia Legal, mas os dados existentes são essencialmente taxonômicos (Constantino & Acioli, 2006). Cupins são difíceis de estudar devido aos hábitos crípticos e à distribuição descontínua na resolução espacial normalmente usada para coletar invertebrados de solo (Martius, 1994). Não obstante, por volta de 35% das espécies de cupim habitantes de florestas úmidas da América do Sul constroem ninhos conspícuos (Vasconcellos *et al.*, 2008), e muitas delas ocorrem na Amazônia (Constantino, 1992).

Espécies construtoras são mais fáceis de detectar e quantificar. Além disto, embora a capacidade de dispersão de cupins seja bastante variável entre e dentro das espécies, cupins alados estão sujeitos à pressão para voar a alturas maiores em florestas, o que aumenta sua

distância potencial de dispersão através da condução por correntes de ar que fluem sobre o dossel (Bourguignon *et al.* 2009). Isto, combinado a virtual sessilidade das colônias, sugere que, na escala de alguns quilômetros, a distribuição de cupins estaria tanto pouco sujeita à limitação por dispersão quanto fortemente suscetível a restrições ambientais. No entanto, poucos autores fizeram uso destas propriedades para estudar cupins na região (e.g. Martius & Ribeiro, 1996; Ribeiro, 1997; Apolinário, 2000; Dupont *et al.*, 2009). A ecologia populacional do grupo baseia-se grandemente em espécies da subfamília Macrotermitinae (i.e. cultivadoras de fungos), as quais habitam apenas a África e a Ásia (Lepage & Darlington, 2000). Logo, o estudo da limitação populacional em cupins amazônicos ampliaria o alcance biogeográfico do conhecimento sobre padrões e causas de distribuição destes insetos. Eventualmente, ele permitiria refinar o conhecimento sobre os impactos destes animais nos ecossistemas (Martius, 1994), além sugerir vias para a conservação de seus serviços ambientais (Chapman & Bourke, 2001) e manejo de suas populações (e.g. pragas urbanas e agrícolas) (Constantino & Acioli, 2006).



## Objetivos

### Geral

- Testar hipóteses sobre as respostas de três espécies de cupins que constroem ninhos conspícuos a gradientes de textura do solo, disponibilidade de alimento e saturação do espaço em uma floresta de terra firme na Amazônia central.

### Específicos

- Rever as principais características de padrões de abundância ao longo de gradientes ambientais;  
- Inferir os mecanismos responsáveis pelas características diagnosticadas a partir de simulações;  
- Testar deduções sobre as respostas das espécies *Anoplotermes banksi* (Emerson), *Labiotermes labralis* (Holmgren) e *Neocapritermes braziliensis* (Snyder) aos gradientes naturais de teor de argila do solo, estoque de alimento (teor de matéria orgânica do solo para as espécies humívoras *A. banksi* e *L. labralis*, e volume de madeira morta para a espécie xilófaga *N. braziliensis*), e tamanho mediano da colônia (um índice para a saturação do espaço pelos territórios coloniais) em 24 km<sup>2</sup> de floresta de terra firme na Amazônia central, bem como sobre diferenças entre espécies;

## Capítulo 1

---

Lima Pequeno, P.A.C.; Franklin, E.; Venticinque, E. M.; Acioli, A. N. S. O conceito de fator limitante e suas implicações para o estudo da distribuição das espécies. Manuscrito formatado para *Oecologia Australis*.

## O CONCEITO DE FATOR LIMITANTE E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O ESTUDO DA DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES

Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno<sup>1,\*</sup>, Elizabeth Franklin<sup>2</sup>, Eduardo Martins Venticinquê<sup>3</sup> & Agno Nonato Serrão Acioli<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Av. André Araújo 2936, Petrópolis, Caixa postal: 478. Manaus, AM, Brasil. CEP: 69011-970.

<sup>2</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Pesquisas em Entomologia. Av. André Araújo, 1756, Aleixo, Caixa postal: 478. Manaus, AM, Brasil. CEP: 69011-970.

<sup>3</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Departamento de Biologia, Campus Universitário, Lagoa Nova, Natal, RN, Brasil. CEP: 59078-900.

<sup>4</sup> Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Instituto Natureza e Cultura, Rua Primeiro de Maio s/n Colônia, Benjamin Constant, AM, Brasil. CEP: 69630-000.

E-mails: pacolipe@gmail.com, beth@inpa.gov.br, eventicinque@cb.ufrn.br, acioli@ufam.edu.br.

### RESUMO

Processos biológicos fundamentais como crescimento e reprodução são frequentemente limitados pelo fator ambiental mais escasso ou menos permissivo localmente, uma generalidade empírica conhecida como Lei do Mínimo. A heterogeneidade espacial do ambiente implica que a resposta das espécies está sujeita a interação entre fatores limitantes. Nós revisamos a lógica da extração de tendências limitantes de dados ecológicos, a qual tem recebido crescente atenção na literatura. Padrões empíricos de distribuição de uma espécie de palmeira (Arecaceae) e de uma espécie de ácaro (Acari) na Amazônia central são analisados e usados para motivar um modelo realista de resposta ecológica à variação ambiental. Em seguida, o modelo é usado em uma série de simulações para avaliar as consequências de (1) variação no número de fatores limitantes, (2) variação no comprimento dos gradientes destes fatores, (3) consideração de fatores cujos efeitos são indiretos, (4) correlação entre os gradientes de diferentes fatores, (5) variação na distribuição de frequências dos fatores considerados, e (6) variação no tipo de tendência (média ou limitante) usada para inferir a resposta da espécie. As simulações revelam que respostas determinísticas à variação ambiental podem gerar padrões aparentemente aleatórios, mas o oposto também é verdadeiro. De modo geral, nós encontramos suporte à visão de que as respostas de atributos ecológicos a gradientes ambientais são descritas com maior acuidade por tendências limitantes, e não médias, muito embora sejam estas últimas presumidas pela maioria dos métodos de análise

atualmente em uso. É importante, porém, que haja hipóteses claras sobre as respostas esperadas. O planejamento cuidadoso da amostragem e da análise aumenta a utilidade de qualquer estudo ecológico, mas nada disto pode eliminar a confusão entre os efeitos do que foi e do que não foi medido. A regressão de quantil é sugerida como uma solução promissora a estes problemas.

Palavras-chave: abundância, gradiente, interação, limitação, regressão de quantil.

**THE CONCEPT OF LIMITING FACTOR AND ITS IMPLICATIONS TO THE STUDY OF SPECIES DISTRIBUTIONS.** Fundamental biological processes such as growth and reproduction are often limited by the locally more scant or least permissive environmental factor, an empirical generality known as Law of the Minimum. Spatial heterogeneity in the environment implies that species responses are subject to interactions among limiting factors. We review the logic of the extraction of limiting tendencies from ecological data, which has received increasing attention in the literature. Empirical distribution patterns of a palm (Arecaceae) and a mite species (Acari) in central Amazonia are analyzed and used to motivate a realistic model of ecological response to environmental variation. Next, the model is used in a series of simulations to evaluate the consequences of (1) variation in the number of limiting factors, (2) variation in the length of the factors' gradients, (3) consideration of factors that have indirect effects, (4) correlation between different factors, (5) variation in the frequency distribution of the considered factors, and (6) variation in the type of tendency (mean or limiting) used to infer species response. Simulations reveal that deterministic responses to environmental variation can generate seemingly random patterns, but the opposite is also true. In general, we find support to the view that responses of ecological attributes to environmental gradients are described with higher accuracy by limiting rather than mean tendencies, although the latter are presumed by most methods of analysis currently in use. It is important, however, that there be clear hypotheses on the expected responses. The careful planning of sampling and analysis improves the utility of any ecological study, but none of this can eliminate the confusion between the effects of what has and has not been measured. Quantile regression is suggested as a promising solution to these issues.

Key words: abundance, gradient, interaction, limitation, quantile regression.

## INTRODUÇÃO

Em seu âmago, a ecologia busca determinar onde os organismos estão, em quantos, e por que (Begon *et al.* 2006). Há muito se reconhece que populações biológicas tendem a crescer geometricamente por tempo indeterminado, a menos que sejam restringidas de algum modo (Malthus 1798). Esta tendência intrínseca reflete a informação evolutivamente armazenada nos genomas das espécies, a qual pode ou não ser expressa em toda sua magnitude, dependendo das condições ambientais. Quanto menos permissivo o ambiente, maior a limitação imposta sobre esta expressão e, assim, menor sua magnitude (Walker 2005). Logo, a questão ecológica básica de por que a abundância dos seres vivos varia no espaço pode ser compreendida em termos de quais fatores limitam o tamanho que as populações podem atingir em diferentes locais (Krebs 2002).

Na prática, o “ambiente” experimentado por uma espécie compreende inúmeros atributos, tanto bióticos quanto abióticos, e a resposta biológica resultante está condicionada à variação simultânea em cada um deles. Uma observação importante neste contexto é a de que processos vitais como crescimento e reprodução tendem a ser limitados por um único fator em um dado ponto do tempo e do espaço, normalmente aquele mais escasso ou em nível menos permissivo. Por exemplo, plantas precisam de água e nutrientes para sobreviver. Se a água for escassa, não importa o quão fértil seja o solo; o excesso de nutrientes (que são conduzidos através da água) não será absorvido. Da mesma forma, se o solo for pobre em nutrientes, não importa o quão irrigado ele seja; a planta ficará subnutrida e seu crescimento será comprometido (Rübel 1935). Agora, imagine que estabeleçamos uma população experimental de raposas no Ártico. Esta população precisará de comida e abrigo para crescer. Caso haja comida abundante, mas não haja abrigo, o crescimento da população será limitado, e vice-versa (McCune 2006).

Como o ambiente varia através do espaço, um dado fator pode ser limitante em certos locais, mas não em outros. Logo, a resposta dos organismos ao ambiente está sujeita a interações entre fatores limitantes, i.e. o efeito exercido por um fator depende dos valores assumidos por outros fatores (McCune 2006). Esta observação remete à chamada “Lei do Mínimo”, modernamente atribuída aos agrônomos e químicos alemães Carl Sprengel (1787-1859) e Justus von Liebig (1803-1873) (Ploeg *et al.* 1999). Em sua forma original, a Lei afirma que o crescimento vegetal normalmente é limitado não por aqueles nutrientes necessários em grande

quantidade, mas sim por aqueles requeridos em pequenas doses, mas escassos no solo. Hoje, este princípio tem um papel importante tanto na prática quanto na pesquisa agrícola (Stewart 2006, Marenya & Barret 2009).

Por outro lado, a Lei do Mínimo tem despertado cada vez mais o interesse de ecólogos devido a suas supostas implicações metodológicas. Kaiser *et al.* (1994), Thomson *et al.* (1996), Cade *et al.* (1999, 2005) e Huston (2002) argumentaram que a existência de interações entre o efeito de um fator ambiental considerado e os efeitos de outros fatores ocultos (não medidos ou desconhecidos) implica que a resposta de atributos ecológicos à heterogeneidade ambiental seria mais bem caracterizada como uma tendência máxima, potencial ou limitante, e não média, como assumem métodos convencionais de análise (ex. correlação e regressão linear). Deste modo, ao confrontarmos a abundância de uma espécie com um gradiente ambiental, a informação relevante estaria na borda superior da nuvem de dados, e não no seu centro. De fato, nuvens de dados bivariadas provenientes de estudos observacionais frequentemente revelam padrões nos quais a os atributos ecológicos variam entre zero e um “teto” (Thomson *et al.* 1996).

Esta interpretação chama a atenção tanto porque desafia a visão bem estabelecida na literatura ecológica de que “relações” ou “padrões” implicam em tendências médias (ex. Zuur *et al.* 2009), quanto porque ela tem experimentado popularidade crescente na área (ex. Hiddink & Kaiser 2005, Schröder *et al.* 2005, Lancaster & Belyea 2006, Austin 2007, Anderson 2008, Vaz *et al.* 2008). Por interessante que seja o argumento, porém, é preciso esclarecer seus fundamentos teóricos, a fim de que sua adoção seja feita com plena consciência de suas vantagens e eventuais desvantagens. As simulações de Cade *et al.* (2005) são um passo neste sentido, mas a presunção de relações estritamente retilíneas entre as variáveis simuladas é irrealista à luz de que as respostas das espécies a gradientes ambientais assumem formas diversas, desde curvas monotônicas até curvas unimodais assimétricas e curvas multimodais (Austin 2002, Oksanen & Minchin 2002). Já as simulações de Austin *et al.* (2006) sugerem a possibilidade de interpretações válidas a partir das bordas superiores de nuvens de dados ecológicos, mas sem uma investigação formal.

Nesta contribuição, nós revisamos a lógica da extração de tendências limitantes de dados sobre a variação espacial da abundância das espécies. Primeiramente, padrões empíricos de distribuição de uma espécie de palmeira (Arecaceae) e de uma espécie de ácaro (Acari) na Amazônia central são analisados e usados para motivar um modelo realista de resposta ecológica

à variação simultânea em diferentes fatores limitantes. Em seguida, o modelo é usado em uma série de simulações para avaliar as consequências de (1) variação no número de fatores limitantes, (2) variação no comprimento dos gradientes destes fatores, (3) consideração de fatores cujos efeitos são indiretos, (4) correlação entre os gradientes de diferentes fatores, (5) variação na distribuição de frequências dos fatores considerados, e (6) variação no tipo de tendência (média ou limitante) presumida como melhor representação da resposta da espécie.

### **PADRÕES EMPÍRICOS DE ABUNDÂNCIA AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS**

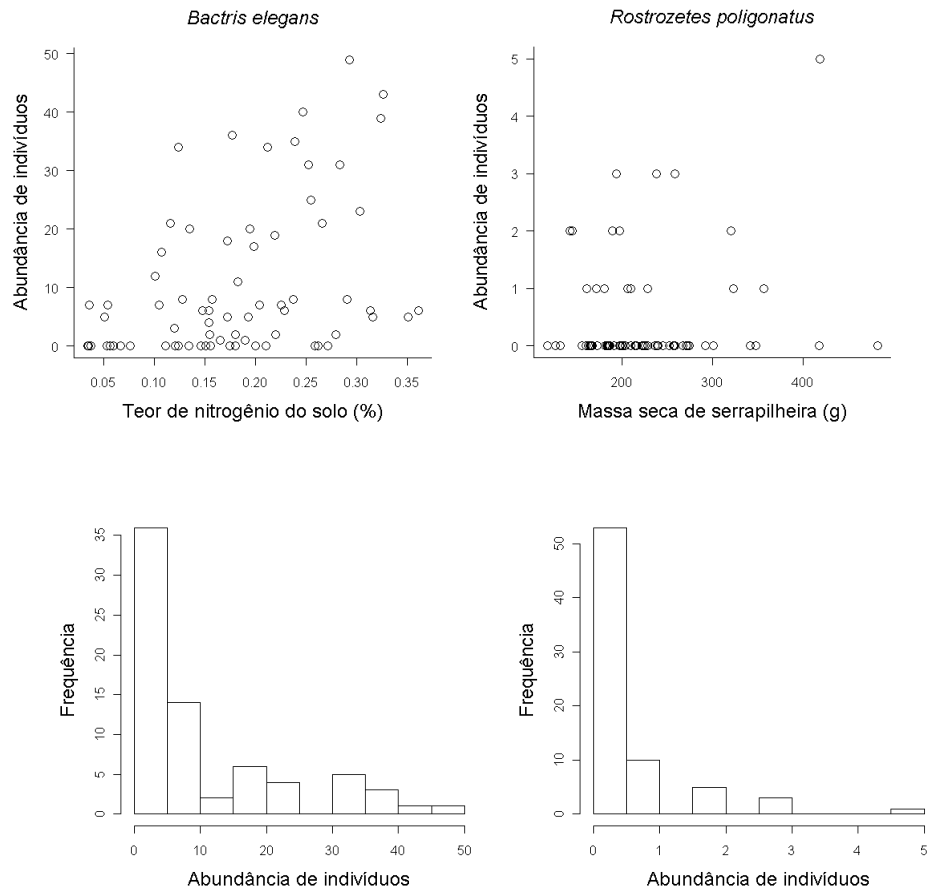
Para ilustrar o tipo de padrão comumente observado ao confrontar-se a abundância de uma espécie sob condições naturais com um gradiente ambiental, nós consideramos a variação espacial das abundâncias da palmeira *Bactris elegans* e do ácaro de solo *Rostrozetes poligonatus* na Reserva Ducke, localizada na periferia de Manaus, Amazonas, Brasil (3°00'S, 59°55'O). A Reserva compreende uma área de 100 km<sup>2</sup> de floresta tropical úmida. A topografia é marcada por platôs e baixios, com altitude variando aproximadamente de 40 a 110 m. As abundâncias de indivíduos das duas espécies foram estimadas em 72 parcelas de 250 m de comprimento, distribuídas através de uma grade de trilhas de 8 x 8 km e distantes no mínimo 1 km em entre si. A palmeira foi contada em cada parcela considerando uma largura de 4 m. O ácaro foi quantificado a partir de subamostras de solo de 3,5 x 3,5 cm de área e 5 cm de profundidade, sendo cinco subamostras coletadas por parcela com uma sonda metálica. Os animais foram então extraídos por um aparato de Berlese-Tullgren. Como características do solo estão fortemente correlacionadas com a altitude na região, cada parcela está orientada segundo uma curva de nível, de modo a minimizar a variação do solo e seus correlatos dentro das parcelas e maximizar a variação entre parcelas (Costa & Magnusson 2010). Costa *et al.* (2008) e Moraes *et al.* (2011) fornecem detalhes sobre as amostragens e análises das comunidades de palmeiras e ácaros oribatídeos da Reserva, respectivamente.

As abundâncias das duas espécies foram confrontadas com gradientes ambientais que presumivelmente representam recursos nutricionais para cada uma: o teor de nitrogênio do solo (%), no caso de *B. elegans*, e a massa seca de serrapilheira (g), no caso de *R. poligonatus*. Nós hipotetizamos que ambas deveriam aumentar quanto maior o estoque do recurso. Tanto os dados de abundância quanto os dados ambientais foram coletados como parte do Programa de Pesquisa

em Biodiversidade (PPBio) do Governo Brasileiro, e estão disponíveis na página eletrônica do Programa (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/inventarios/ducke/pterrestre/>). Todos os gráficos e análises apresentados subsequentemente neste trabalho foram feitos no programa R 2.13.2 (R Development Core Team 2011), com auxílio do pacote “quantreg” (Koenker 2010).

A Figura 1 ilustra as relações entre as abundâncias das duas espécies e o gradientes ambientais, bem como as distribuições de frequências das abundâncias. Dois aspectos merecem destaque. Primeiro, as relações entre as abundâncias e os gradientes são caracterizadas por grande dispersão dos dados, o que por si só já poderia ser tomado como evidência de relações fracas ou mesmo ausentes. Por outro lado, esta dispersão está contida em um intervalo cujo limite inferior é constante (zero) e o superior é variável, tendendo a aumentar ao longo do gradiente. Segundo, as distribuições de frequências das abundâncias das duas espécies são fortemente assimétricas, como muitos valores baixos e poucos valores altos. De fato, o gráfico de *R. poligonatus* revela um valor máximo de abundância deslocado dos demais, no canto superior direito.



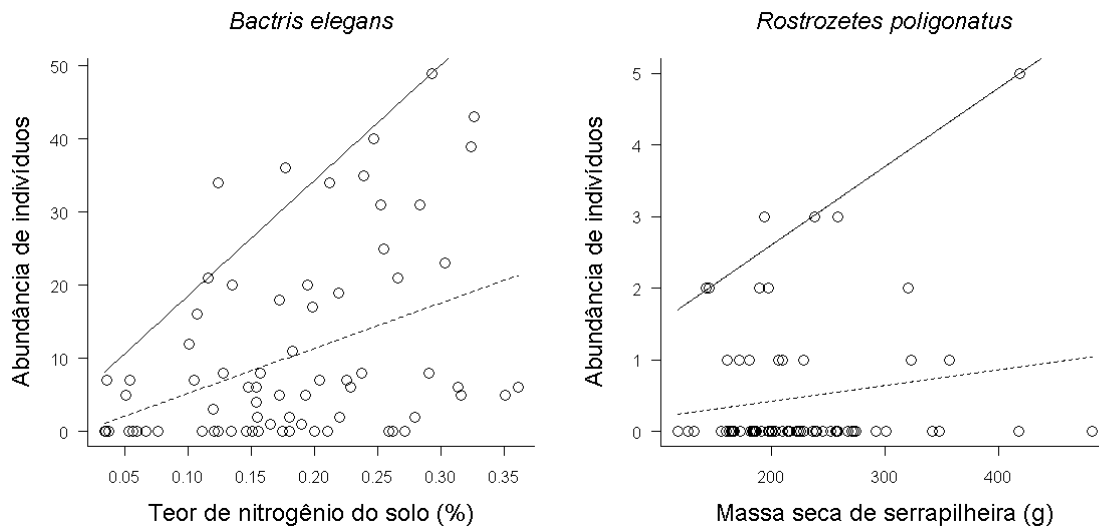


**Figura 1.** Relações empíricas entre abundâncias e gradientes ambientais (acima), e distribuições de frequências das abundâncias (abaixo).

Atualmente, existe uma miríade de métodos alternativos aplicáveis à análise da distribuição de espécies (Elith & Graham 2009). Estes métodos incluem desde a regressão convencional de mínimos quadrados e suas extensões, como modelos lineares generalizados (GLM) e aditivos (GAM), até métodos advindos da pesquisa em inteligência artificial, como redes neurais artificiais e árvores de regressão. A maioria, porém, compartilha o foco na estimativa de tendências médias. Por outro lado, a sugestão de que fatores ambientais impõem tendências limitantes ou máximas sobre atributos ecológicos exige uma abordagem diferente. Esta abordagem é oferecida pela regressão de quantil, originalmente desenvolvida por economistas (Koenker & Basset 1978) e posteriormente apresentada à ecologia por Scharf *et al.* (1998), Cade *et al.* (1999) e Cade & Noon (2003). Um quantil ( $\tau$ , tau) consiste em um valor que define, em uma dada variável, uma separação entre valores maiores e menores que ele. Por exemplo,  $\tau = 0,75$  indica 25% dos valores acima e 75% abaixo. Em particular,  $\tau = 0,5$  equivale à

mediana. A regressão de quantil permite estimar tendências através de quaisquer quantis da variável dependente, sendo elas condicionadas a uma ou mais variáveis independentes, tal como em uma regressão múltipla convencional. Embora os detalhes computacionais envolvidos na regressão de quantil sejam distintos daqueles da regressão convencional, modos de inferência comumente aplicados a esta última como testes e intervalos de confiança frequentistas, máxima verossimilhança, o Critério de Informação de Akaike (AIC) e probabilidades posteriores (bayesianas) são igualmente aplicáveis à primeira. Tratamentos detalhados da regressão de quantil são fornecidos por Koenker (2005) e Hao & Naiman (2007).

Nós usamos as regressões de mínimos quadrados e de quantil para quantificar as respostas de *B. elegans* e *P. poligonatus* aos gradientes considerados, bem como para exemplificar diferenças entre os dois métodos. Nós assumimos, por simplicidade, que as respostas se conformam a linhas retas, e que a borda superior da nuvem de dados é razoavelmente representada por  $\tau = 0,95$  (Figura 2). No caso de *B. elegans*, a regressão de mínimos quadrados sugere uma resposta positiva (inclinação = 61,79; intervalo de confiança de 95% = 28,88 – 94,69), assim como a regressão de quantil (inclinação = 157,83; intervalo de confiança de 95% = 45.40 – 192.93). A resposta estimada pela segunda, porém, é 2,5 vezes maior que aquela estimada pela primeira. Além disto, o coeficiente de determinação da regressão de mínimos quadrados ( $r^2 = 0,16$ ) indica baixo poder explanatório. Uma medida análoga ao  $r^2$  pode ser definida para a regressão de quantil (Koenker & Machado 1999), mas ela diz respeito a um quantil em particular da variável dependente, e não à variável dependente como um todo, o que dificulta sua interpretação como “variação explicada”. No caso de *R. poligonatus*, a discrepância é ainda maior: a regressão de mínimos quadrados sugere ausência de resposta (inclinação = 0,0021; intervalo de confiança de 95% = -0,0009 – 0,0053;  $r^2 = 0,0255$ ), enquanto que a regressão de quantil indica uma resposta positiva (inclinação = 0,0109; intervalo de confiança de 95% = 0,0056 – 0,0222). Este resultado, porém, é claramente dependente de um único valor elevado de abundância (Figura 2). Uma repetição destas análises considerando transformações logarítmicas das abundâncias, a fim de aumentar a homogeneidade da dispersão dos dados ao longo dos gradientes (como assumido pela regressão de mínimos quadrados), produz resultados similares.



**Figura 2.** Regressões de quantil ( $\tau = 0,95$ ; linhas sólidas) e de mínimos quadrados (linhas tracejadas) entre abundâncias e gradientes ambientais.

Este estudo de caso demonstra que assumir que uma variável impõe uma resposta média ou limitante sobre a abundância de uma espécie pode levar a conclusões bem diferentes. Até que ponto é seguro inferir uma resposta positiva da abundância de *R. polygonatus* à massa seca de serrapilheira com base em um único dado, por exemplo? Nestes exemplos, porém, não conhecemos as respostas reais das espécies. Se pudermos simular realisticamente a resposta de uma espécie à heterogeneidade ambiental, poderemos então comparar a resposta inferida à resposta real e medir os riscos envolvidos em adotar uma ou outra perspectiva.

#### SIMULANDO A LIMITAÇÃO DA ABUNDÂNCIA POR MÚLTIPLOS FATORES

Imagine que a abundância de uma espécie hipotética ( $Y$ ) responde à variação em dois fatores limitantes,  $X_1$  e  $X_2$ . A resposta ao primeiro fator ( $Y_1$ ) é positiva, assumindo a forma de uma curva sigmóide, enquanto que a resposta ao segundo ( $Y_2$ ) é unimodal, em forma de sino. Podemos pensar no primeiro fator como a quantidade disponível de um recurso, como comida ou abrigo, cujo aumento permite uma maior abundância da espécie. Já o segundo fator pode ser visto como uma condição abiótica, como temperatura ou umidade, cujos valores extremos são progressivamente mais limitantes à abundância.

A resposta sigmóide da espécie ao primeiro fator pode ser formalizada através da função logística:

$$Y_1 = a_1 \cdot b_1 \cdot \exp(c_1 \cdot X_1) / (a_1 + b_1 \cdot (\exp(c_1 \cdot X_1) - 1))$$

onde  $\exp(x) = e^x = 2,7182^x$ . Esta formulação da função logística é comumente usada para representar o crescimento populacional dependente de densidade. Aqui,  $a_1$  define a abundância máxima,  $b_1$  a mínima, e  $c_1$  a curvatura da resposta. Já a resposta unimodal ao segundo fator pode ser definida pela função gaussiana:

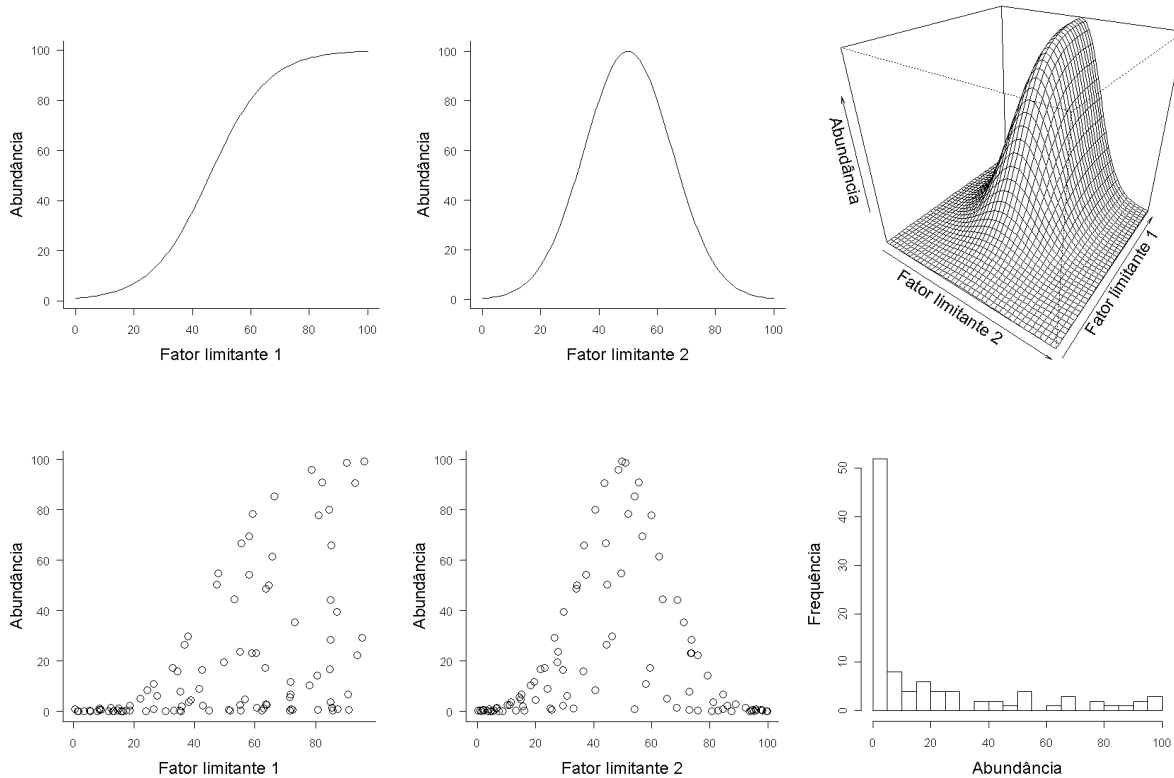
$$Y_2 = a_2 \cdot \exp(-((X_2 - b_2)^2) / (2 \cdot c_2^2))$$

O parâmetro  $a_2$  define a abundância máxima;  $b_2$ , o “ótimo”, ou a posição da abundância máxima ao longo do gradiente do fator; e  $c_2$ , a “tolerância” ao fator, de modo que quanto menor seu valor, mais justa a curva produzida. Sob condições naturais, a espécie estaria sujeita à variação simultânea nos dois fatores e, de acordo com a Lei do Mínimo, a variação espacial da abundância deveria refletir a interação entre ambos. Interações entre fatores limitantes podem ser definidas como produtos entre seus efeitos (Huston 2002, Cade *et al.* 2005, McCune 2006). Portanto, podemos multiplicar as funções que usamos para definir os efeitos dos dois fatores considerados para obter a resposta da abundância da espécie à interação entre ambos ( $Y$ ). Além disto, a adição de um parâmetro multiplicativo  $m$  ao modelo permite ajustar a escala dos valores de abundância gerados:

$$Y = m \cdot a_1 \cdot b_1 \cdot \exp(c_1 \cdot X_1) / (a_1 + b_1 \cdot (\exp(c_1 \cdot X_1) - 1)) \cdot a_2 \cdot \exp(-((X_2 - b_2)^2) / (2 \cdot c_2^2))$$

Agora, vamos supor que, em um estudo observacional hipotético, medíssemos a abundância e os dois fatores em 100 locais diferentes. Que tipo de padrão observaríamos ao confrontar estas variáveis? Assumindo que tanto a abundância da espécie quanto os dois fatores limitantes variam em uma escala arbitrária de 0 a 100, tratando os parâmetros do modelo como  $m = 0,1$ ,  $a_1 = 100$ ,  $b_1 = 1$ ,  $c_1 = 0,1$ ,  $a_2 = 100$ ,  $b_2 = 50$ , e  $c_2 = 15$ , e sorteando 100 valores ao longo do gradiente de variação de cada fator, podemos visualizar a resposta da espécie aos dois fatores

limitantes, independentemente e em interação, bem como a relação entre a abundância simulada e estes mesmos fatores (Figura 3).



**Figura 3.** Resposta da abundância de uma espécie hipotética a dois fatores limitantes, independentemente e em interação (acima), relações aparentes entre a abundância simulada segundo estas respostas e os mesmos fatores (abaixo, à esquerda), e distribuição de frequências da abundância (canto inferior direito).

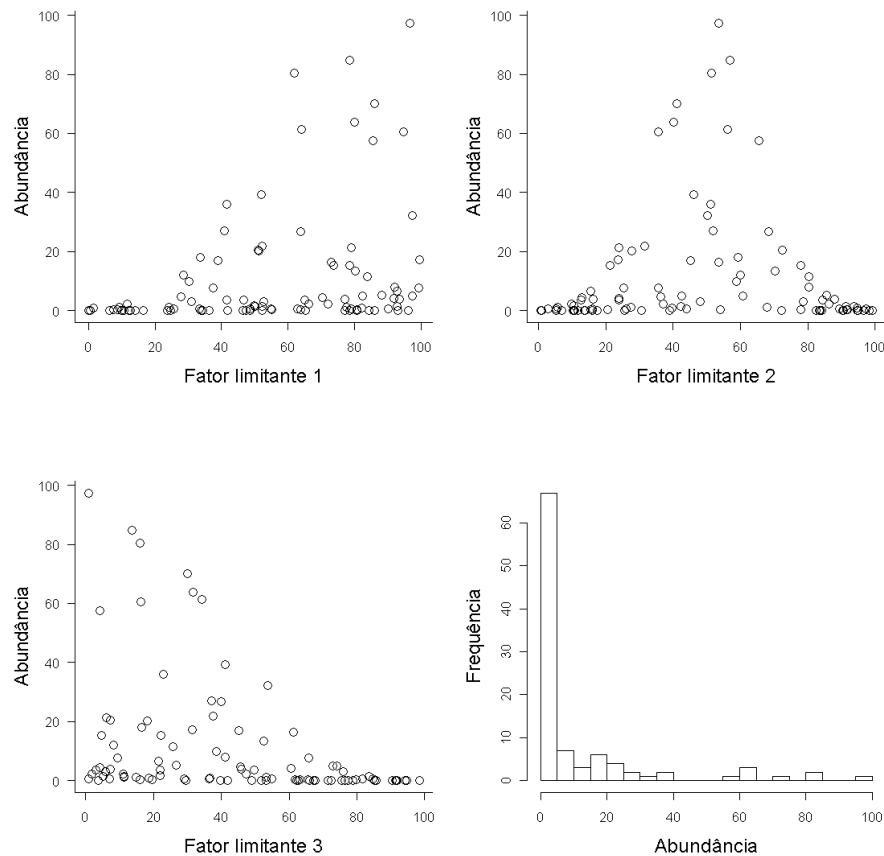
A resposta simultânea da abundância da espécie aos dois fatores constitui uma superfície, e a interação entre os efeitos de ambos pode ser percebida através das várias linhas que a definem. Se olharmos para a superfície pelo ângulo do fator 1, veremos várias curvas sigmóides justapostas. A forma sigmóide reflete a resposta da espécie a este fator individualmente. Porém, como o efeito do fator 1 depende também do valor assumido pelo fator 2, a forma exata da curva muda em função da variação no fator 2, e por isto temos várias curvas mais ou menos distintas. Se olharmos para a superfície do ângulo do fator 2, veremos a justaposição de várias curvas unimodais. Novamente, a forma geral assumida por estas curvas reflete a resposta da espécie a este fator isoladamente, mas dependendo do valor em que se situa o fator 1, os detalhes da curva podem ser diferentes.

Já quando confrontamos a abundância simulada com cada um dos dois fatores, separadamente, notamos que há uma grande dispersão nos dados, e que esta dispersão muda ao longo dos dois gradientes. Ela surge porque, em cada caso, estamos considerando a relação entre a abundância e um dado fator sem manter a variação no outro constante ou em um nível não limitante. Assim, cada ponto no gráfico está emergindo de uma das várias curvas que definem a superfície de resposta da espécie. Por outro lado, podemos notar claramente que a abundância oscila entre zero e um limite superior ao longo dos gradientes, e que este limite assume a forma da resposta da espécie ao fator considerado. Além disto, a distribuição de frequências da abundância simulada é fortemente assimétrica, com muitos valores baixos e poucos valores altos. Logo, estes resultados espelham padrões empíricos (Figura 1).

Em uma situação mais realista, poderíamos ter três ou mais fatores efetivamente limitando a abundância da espécie. Por exemplo, a espécie poderia responder negativamente a um terceiro fator, como a abundância de um predador. Esta resposta também pode ser formalizada através da função logística e incorporada ao modelo como mais um termo multiplicativo, mas com uma pequena modificação para inverter o sentido da tendência:

$$Y_3 = (-a_3 \cdot b_3 \cdot \exp(c_3 \cdot X_3) / (a_3 + b_3 \cdot (\exp(c_3 \cdot X_3) - 1))) + a_3$$

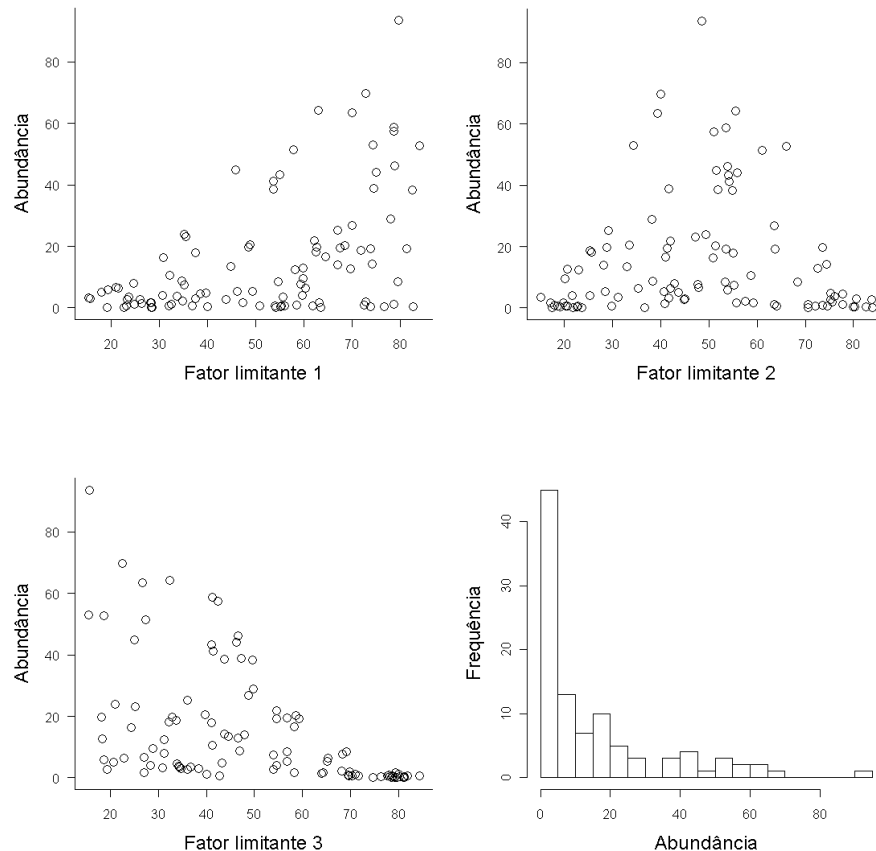
Neste caso, não podemos mais visualizar a resposta simultânea da espécie aos três fatores em interação, porque agora temos quatro dimensões. Entretanto, ainda podemos adotar o ponto de vista particular de cada um dos fatores, simplesmente confrontando a abundância com o gradiente de variação em cada um deles. Assumindo  $a_3 = 100$ ,  $b_3 = 1$ ,  $c_3 = 0,1$ , e  $m = 0,000102$ , temos os resultados ilustrados na Figura 4. Os gráficos indicam que ainda podemos distinguir a resposta da espécie a cada fator através da borda superior da nuvem de dados. Um detalhe importante, porém, é que a distribuição de frequências da abundância é agora ainda mais assimétrica, com muito mais valores baixos que altos. Isto pode ser percebido tanto pela “cauda” mais fina da distribuição revelada pelo histograma quanto pela maior concentração de pontos na base dos gráficos de dispersão em relação à Figura 3.



**Figura 4.** Relações aparentes entre a abundância simulada e seus três fatores limitantes, e distribuição de frequências da abundância.

A adição de mais fatores ao modelo tem um efeito similar: a distribuição da abundância torna-se progressivamente mais assimétrica. Isto significa, em primeiro lugar, que valores elevados de abundância tornam-se cada vez menos frequentes e, portanto, a chance de amostrarmos valores extremos (*outliers*) aumenta. Em segundo lugar, se a abundância estiver sujeita a limitação por um número muito grande fatores, tanto seu valor máximo quanto sua variação será virtualmente nula. Isto decorre da natureza interativa do modelo: quando maior o número fatores envolvidos, maior a chance de algum entre eles apresentar um valor pouco permissivo e, portanto, restringir a abundância, mesmo que outros fatores situem-se em níveis mais permissivos. Porém, em uma área qualquer, as espécies normalmente não estão sujeitas a toda a variação ambiental possível. Por exemplo, a temperatura atmosférica próximo à superfície da Terra pode ser superior a 40°C e inferior a -40°C, mas dificilmente uma dada região experimenta toda esta amplitude. De fato, quando repetimos a simulação anterior, mas

restringindo em 30% o comprimento dos três gradientes considerados (de 15 a 85), observamos um aumento da frequência de valores de abundância relativamente altos (Figura 5) em comparação à Figura 4. Além disto, a extração das extremidades dos gradientes faz com que a forma da resposta da espécie a cada fator pareça mais retilínea.



**Figura 5.** Relações aparentes entre a abundância simulada e seus três fatores limitantes com gradientes reduzidos, e distribuição de frequências da abundância.

Em algumas situações, podemos não ter dados sobre os fatores que limitam diretamente a fisiologia de uma espécie, mas sim sobre outras variáveis associadas a estes fatores. Nestes casos, estas variáveis podem ter efeitos indiretos. Por exemplo, na Amazônia central, o relevo é caracterizado por terras planas altas (platôs) e baixas (baixios) interligadas por declividades (vertentes). Quanto maior a altitude, maior o teor de argila do solo e, paralelamente, menor o de areia (Luizão *et al.* 2004). Baixios servem de passagem a cursos d'água (igarapés), e são suscetíveis à inundação sazonal. Assim, espera-se que a umidade seja relativamente elevada em

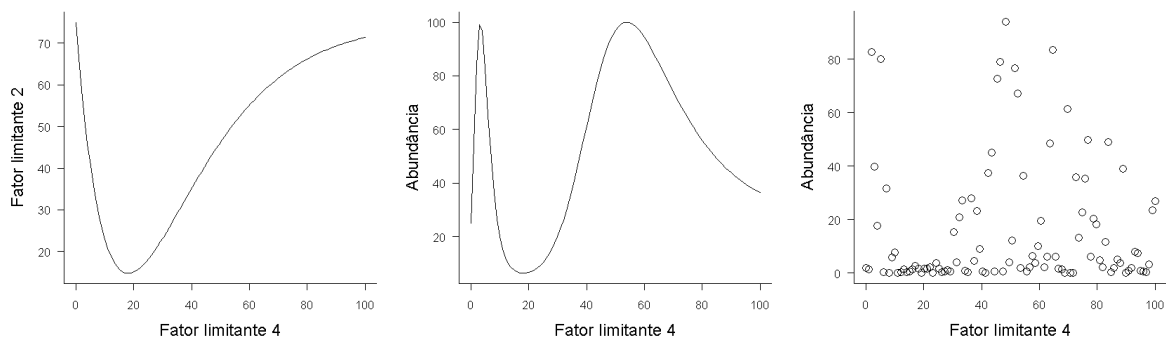


solos pouco argilosos, declinando rapidamente à medida que nos afastamos dos igarapés. Por outro lado, solos mais argilosos são também menos porosos e, por isto, tendem a reter mais água. Logo, a umidade deveria aumentar gradativamente com o aumento do teor de argila do solo. Combinadas, estas observações sugerem uma relação bimodal entre a umidade e o teor de argila do solo na região.

Imagine agora que o fator limitante 2 das simulações anteriores represente a umidade do solo. É razoável esperar que a resposta de espécies limitadas por este fator na Amazônia central, como plantas ou invertebrados edáficos, seja unimodal; tanto condições secas quanto encharcadas seriam desfavoráveis. Assumindo então que a umidade relativa ( $X_2$ ) apresenta uma resposta bimodal a um quarto fator, como o teor de argila do solo ( $X_4$ ), podemos usar uma adaptação da função de Ricker para formalizar esta relação:

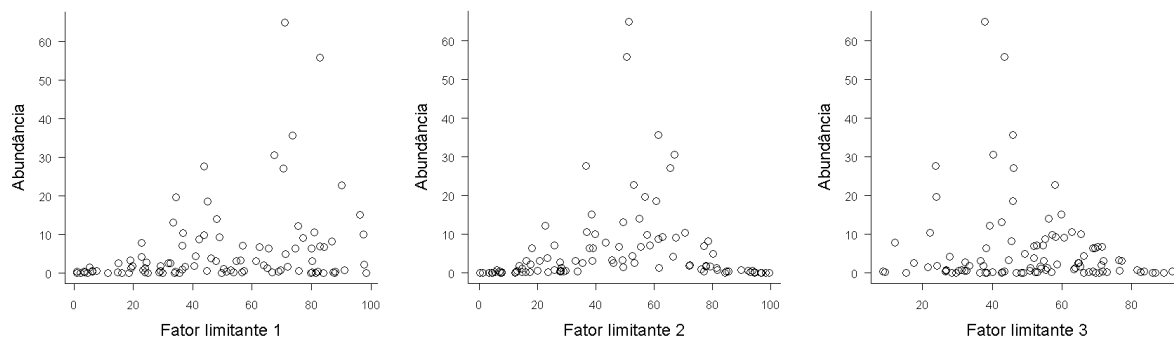
$$X_2 = a_2 \cdot X_4 \cdot \exp(-b_2 \cdot X_4) + a_2$$

Definindo os parâmetros acima como  $a_4 = -9$ ,  $b_4 = 0.055$ , e  $c_4 = 75$ , temos que a resposta da espécie ao fator limitante indireto  $X_4$  também é bimodal (Figura 6). Sorteando 100 valores dos fatores 1, 3 e 4 ao longo de seus gradientes inteiros, e obtendo os valores do fator 2 a partir da função acima, podemos simular novamente a abundância da espécie segundo o modelo empregado anteriormente para constatar que a resposta bimodal também pode ser percebida quando confrontamos a abundância simulada com o fator 4 (Figura 6).



**Figura 6.** Resposta direta do fator limitante 2 ao fator 4, resposta indireta da abundância ao fator 4, e relação aparente entre a abundância simulada e o fator 4.

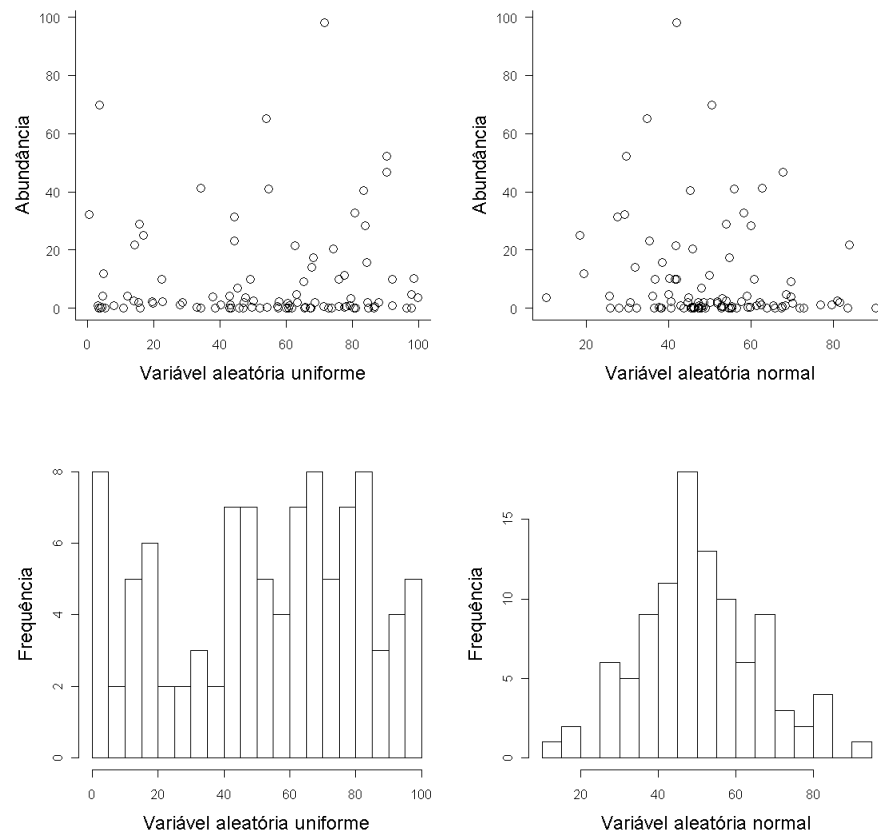
Correlações entre variáveis ambientais, como a ilustrada acima, também podem existir entre fatores cujos efeitos limitantes são diretos. A fim de explorar as consequências deste fenômeno, nós conduzimos outra simulação incluindo apenas os fatores limitantes 1, 2 e 3 considerados anteriormente, mas desta vez induzindo uma correlação positiva ( $r = 0,658$ ) entre os fatores 1 e 3. Neste caso, podemos interpretar o fator 1 como o estoque de um recurso, cujo aumento permite abundâncias maiores, e o fator 3 como a abundância de um competidor superior, o qual também responde positivamente ao recurso mas exerce um efeito negativo sobre a abundância da espécie focal. Sorteando mais uma vez 100 valores de cada fator, observamos que apenas padrões unimodais são gerados, muita embora tenhamos definido respostas monotônicas aos fatores 1 e 3 (Figura 7). Os gráficos indicam que os maiores valores de abundância que a espécie pode alcançar são restringidos nas porções superior e inferior dos gradientes dos fatores 1 e 3, respectivamente. Em termos ecológicos, isto pode ser interpretado da seguinte forma: onde há grandes estoques do recurso, a abundância da espécie focal pode, a princípio, ser relativamente maior. Neste caso, porém, também há maiores abundâncias do competidor superior, o qual suprime a abundância da espécie focal. Por outro lado, onde a abundância do competidor é baixa, a abundância potencial da espécie focal tende a declinar, mas este paradoxo apenas reflete a escassez concomitante do recurso.



**Figura 7.** Relações aparentes entre a abundância simulada e três fatores limitantes em interação, sendo os fatores 1 e 3 correlacionados ( $r = 0,658$ ).

Até aqui, exploramos apenas relações que sabíamos existir. O que acontece, porém, se considerarmos fatores não limitantes? Isto seria análogo, por exemplo, a investigar a resposta de uma espécie a um fator ambiental ao qual ela não responde. Para ilustrar esta questão, retomamos

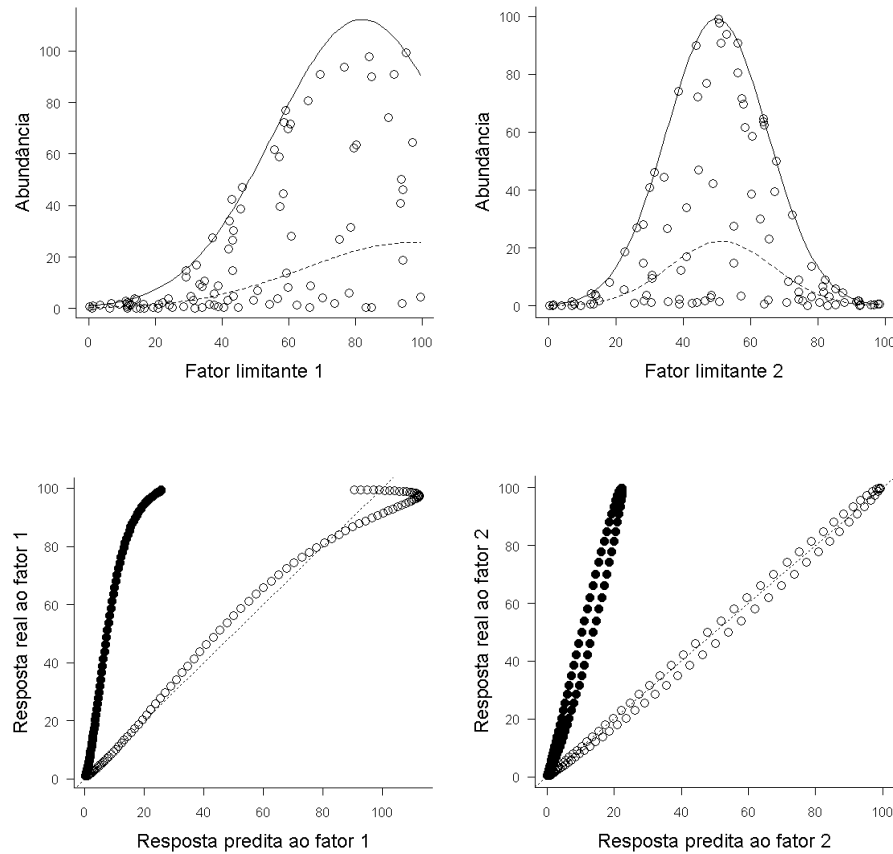
a simulação anterior, mas anulando a correlação entre fatores. Ao invés disto, criamos duas variáveis aleatórias com 100 observações cada: uma proveniente de uma distribuição uniforme com valores mínimo e máximo iguais a 0 e 100, respectivamente, e outra proveniente de uma distribuição normal com média igual a 50 e desvio padrão igual a 15. Quando confrontamos a abundância simulada com estas duas variáveis, notamos que a borda superior da nuvem de dados tende a assumir a própria forma da distribuição de frequências da variável aleatória (Figura 8). No caso da variável uniforme, poderíamos até interpretar um padrão bimodal. Isto é análogo à observação bem conhecida de que uma distribuição normal bivariada assume a forma de uma elipse. A importância disto reside no fato de que, em uma situação real, poderíamos usar dados sobre a variação espacial da abundância de uma espécie não para testar hipóteses, mas sim para gerá-las a partir de explorações gráficas como estas.



**Figura 8.** Relações aparentes entre a abundância simulada e duas variáveis aleatórias (acima), e distribuições de frequências das variáveis aleatórias (abaixo).

## ANALISANDO A ABUNDÂNCIA SIMULADA

De posse de um modelo ecologicamente realista, podemos empregar diferentes métodos para analisar os dados simulados e avaliar a acuidade de cada um. Nós empregamos novamente a apresentação inicial do modelo de resposta a dois fatores limitantes em interação para simular 100 valores de abundância ao longo dos gradientes dos dois fatores. A seguir, nós aplicamos as regressões de mínimos quadrados e de quantil aos dados gerados. Por simplicidade, tanto a resposta logística quanto a resposta gaussiana foram modeladas segundo a equação  $\log(Y) = a + b.X + c.X^2$  nos dois tipos de regressão. Esta é uma formulação linearizada da função gaussiana e, neste caso, seu uso como uma aproximação da função logística baseia-se no fato de que as metades da curva gaussiana são sigmóides. A regressão de quantil foi estimada para  $\tau = 0,95$ . As respostas preditas por cada modelo, baseadas em 100 valores distribuídos homogeneamente ao longo de cada gradiente, foram então comparadas às respostas reais da espécie hipotética (Figura 9), usando-se regressões lineares convencionais para medir a redundância entre as respostas preditas e reais.



**Figura 9.** Acima, relações aparentes entre a abundância simulada e dois fatores limitantes, estimadas por regressão linear convencional (linhas tracejadas) e regressão de quantil ( $\tau = 0,95$ ; linhas sólidas). Abaixo, relações entre as respostas reais da abundância aos dois fatores e as respostas preditas pelas regressões de mínimos quadrados (pontos pretos) e de quantil (pontos brancos); a linha pontilhada demarca uma relação 1:1.

Considerando primeiro do fator 2, as duas regressões capturam a forma gaussiana da resposta da espécie, mas a regressão de mínimos quadrados estima uma resposta bem inferior àquela estimada pela regressão de quantil. Neste caso, esta discrepância é acentuada devido à frequência relativamente grande de valores reduzidos de abundância, os quais “puxam” a abundância média ao longo do gradiente para baixo. A situação é similar no caso do fator 1, embora a regressão de quantil sugira uma resposta unimodal, o que reflete o uso da função gaussiana para modelar uma relação monotônica. A comparação entre as previsões de cada método e as respostas reais da espécie reforça a impressão de que a regressão convencional carece de acuidade neste contexto. Tanto no caso do fator 1 quanto do fator 2, as respostas preditas pela regressão de quantil são quase totalmente redundantes às respostas reais (inclinação

= 0,94 e  $r^2 = 0,99$  para o fator 1, e inclinação = 0,99 e  $r^2 = 0,99$  para o fator 2). Já as predições da regressão de mínimos quadrados capturam principalmente a forma das respostas, ainda que com eficácia ligeiramente menor ( $r^2 = 0,96$  para o fator 1, e  $r^2 = 0,98$  para o fator 2), mas carecem de acuidade: em concordância com os gráficos, as inclinações calculadas indicam que, no caso do fator 1, a resposta real é 4,53 vezes maior que a resposta predita, enquanto que no caso do fator 2, esta diferença é de 4,34. Apesar disto, os coeficientes de determinação das regressões de mínimos quadrados aplicadas aos dados simulados indicam que os fatores 1 e 2 “explicam”, independentemente, 40 e 53% da variação na abundância, respectivamente. Esta interpretação, porém, diz respeito à variação nos dados que não pode ser estatisticamente atribuída às tendências médias estimadas. As comparações entre respostas preditas e reais da Figura 9 mostram claramente que a regressão de quantil, neste caso, tem maior acuidade que a regressão de mínimos quadrados.

## DICUSSÃO

As simulações apresentadas neste trabalho, inspiradas em teoria ecológica básica, suportam o argumento de que quando confrontamos a abundância de uma espécie com um fator limitante, a informação sobre a resposta ecológica não está na tendência central da nuvem de dados, mas sim na tendência de sua borda superior. Em particular, elas sugerem como processos determinísticos podem gerar variação aparentemente aleatória, tal como modelos de dinâmica populacional caótica (Sherrat & Wilkinson 2009). Huston (2002) chamou este fenômeno de “amplificação da variação”; caso haja outros fatores atuando simultaneamente sobre a abundância além do fator considerado, tem-se uma aparente dissociação entre a resposta (média) da espécie e a variável ambiental.

O modelo apresentado, incorporando a multiplicidade de requerimentos das espécies, nada mais é que uma possível formulação do “nicho hipervolumétrico” de Hutchinson (1957). Não obstante, na natureza, a abundância de uma espécie também pode ser limitada por dispersão, ex. pela taxa de imigrantes (Downes & Lancaster 2010). Além disto, a estimativa da abundância de uma espécie frequentemente está sujeita à detecção imperfeita, especialmente no caso de espécies com grande mobilidade, e isto também pode ser visto como um fator que limita os valores observados. Paralelamente, a idéia de que fenômenos biológicos são dirigidos por efeitos

multiplicativos, como formalizado pelo modelo, é antiga. Por exemplo, Galton (1879) salientou que, na fisiologia e na sociologia, desvios da tendência central são necessariamente mais prováveis em um sentido do que em outro, como quando uma população já grande tende a crescer mais que uma pequena sob condições similares. Galton também considerou os efeitos da ação simultânea de vários fatores multiplicativos, eventualmente levando à descrição da distribuição log-normal.

A sugerida compatibilidade entre a regressão de quantil e a teoria ecológica (Cade *et al.* 2005, Guisan *et al.* 2006, Austin 2007) tem resultado em um rápido crescimento do número de aplicações do método ao estudo da distribuição de espécies, incluindo plantas (ex. Schröder *et al.* 2005, Mills *et al.* 2009, Duval *et al.* 2011) e animais, tanto vertebrados (ex. Haire *et al.* 2000, Dunham *et al.* 2002, Johnson & VanDerWal 2009) quanto invertebrados (ex. Schooley & Wiens 2005, Lancaster & Belyea 2006, Allen & Voughn 2010). Recentemente, Keeley *et al.* (2011) usaram modelos de regressão de quantil para elaborar índices de impacto ambiental com base nas abundâncias de animais bênticos. Embora a maioria destas aplicações, bem como as ilustradas aqui, tenha tratado a abundância como uma variável contínua, é possível incorporar explicitamente ao método o caráter discreto de contagens (Cade & Dong 2008). Isto pode ser particularmente importante quando a variação observada na abundância é baixa (ex. *R. poligonatus* na Reserva Ducke).

A regressão de quantil também pode ser facilmente estendida ao contexto não paramétrico, de modo análogo ao GAM, o que permite estimar a forma da resposta investigada diretamente a partir dos dados. Isto pode ser útil quando é difícil determinar uma função de resposta adequada *a priori* (Anderson 2008). Por outro lado, a possibilidade de que a borda superior de uma nuvem de dados ecológicos reflita a própria distribuição de frequências do gradiente considerado sugere cautela nesta prática, e reforça a necessidade de equilíbrio entre dedução e indução em estudos observacionais. Amostragens voltadas à determinação das respostas das espécies a gradientes ambientais através da regressão de quantil deveriam abranger os gradientes de interesse de forma homogênea. Na verdade, isto também é válido para métodos focados em tendências médias (Albert *et al.* 2010). Além disto, é importante validar as respostas inferidas com dados independentes, sempre que possível. Por exemplo, Eastwood *et al.* (2003) construiu mapas de distribuição usando previsões baseadas em regressão de quantil, os quais se mostraram robustos perante dados independentes. Em todo caso, é teoricamente possível que a

resposta de uma espécie a um dado fator reflita, ela própria, a distribuição de frequências do gradiente natural deste fator. Neste caso, o desempenho da espécie seria maximizado sob aquelas condições ambientais mais provavelmente experimentadas por ela, refletindo adaptação. Esta possibilidade é interessante porque sugere um elo natural entre estudos ecológicos e evolutivos.

Mas seria mesmo a existência de interações entre fatores limitantes um problema para a modelagem da distribuição de espécies baseada em tendências médias? Afinal, tudo que teríamos que fazer seria criar modelos que incluíssem as interações relevantes. Em abordagens analíticas comumente empregadas na área (ex. GLM, GAM), a presença de interações deve ser definida explicitamente, e pode não ser óbvio como fazer isto (ex. o que interage com o que?). A principal complicação reside no fato de que, quando há interações, a consideração de efeitos estritamente independentes pode levar a conclusões enganosas (Underwood 1997, McCune 2006). Além disto, o número de interações possíveis em um modelo linear que presume efeitos independentes (mesmo na presença de interações) cresce rapidamente com o aumento do número de preditores considerados. Logo, são necessárias dezenas e mais dezenas de observações para estimar efeitos interativos com precisão razoável (Guisan & Thuiller 2005), algo normalmente difícil (e caro) de obter.

A princípio, a consideração de múltiplas variáveis explanatórias em um modelo baseado em tendências médias permitiria segregar a resposta de uma espécie a cada um deles (mantendo os demais constantes), e algumas técnicas são capazes de modelar interações e relações com formas complexas automaticamente, como a regressão multiplicativa não paramétrica (NPMR; McCune 2006) e métodos advindos da inteligência artificial, como redes neurais artificiais e árvores de regressão (Elith *et al.* 2008, Olden *et al.* 2008). Por outro lado, a combinação entre amostras modestas – comuns na pesquisa ecológica – e interações entre fatores limitantes não medidos ou mesmo desconhecidos torna modelos ecológicos multivariados altamente suscetíveis à especificação errônea (Schröder *et al.* 2005, Lancaster & Belyea 2006, Barry & Elith 2006). Isto poderia explicar por que a transferibilidade de modelos de distribuição de espécies é frequentemente baixa, mesmo entre regiões adjacentes (ex. Randin *et al.* 2006, MacAlpine 2008, Zanini *et al.* 2009), bem como por que há tanta discordância na literatura quanto à magnitude ou mesmo existências de certos efeitos de interesse. Diferentes resultados podem simplesmente refletir diferentes contextos, i.e. combinações particulares das distribuições de fatores que interagem, sujeitas à variação no espaço e no tempo (Chase *et al.* 2000).



Em particular, se processos limitantes essencialmente determinísticos podem resultar em padrões aparentemente aleatórios, então há uma chance grande de se confundir sinal ecológico com “ruído”. Por exemplo, se a resposta limitante de uma espécie a um dado gradiente ambiental for interpretada como uma resposta média, toda a variação em torno da tendência central estimada será incorporada (de forma exagerada) ao componente estocástico do modelo. Isto explicaria por que os valores dos coeficientes de determinação de modelos lineares aplicados a dados ecológicos são frequentemente baixos, e sugere um problema conceitual na atribuição de valores de “importância relativa” a variáveis explanatórias, como “proporções de variação explicada” (Lewontin 1974, Northcott 2008, Smith & Lundholm 2010, Pearce 2011), ainda que tais medidas sejam recorrentemente empregadas na pesquisa ecológica (Murray & Conner 2009).

O foco das ciências biológicas em médias como descrições adequadas de qualquer distribuição costuma relegar um papel mínimo a observações extremas. Entretanto, condições extremas ou raras dirigem muitos fenômenos biológicos, como a divergência fenotípica que leva à especiação (Pigliucci 2002) ou a captura de presas grandes por aranhas que, embora rara, é essencial à sua sobrevivência e reprodução (Venner & Casas 2005). De fato, existe toda uma “estatística dos extremos” (Katz *et al.* 2005). Uma vez que as distribuições de frequências de dados de abundância assumem geralmente formas como as de Poisson, binomial negativa ou log-normal – com desproporcionalmente mais valores baixos que altos – a informação ecológica tende a ser condensada em poucas observações. Isto leva a conclusão um tanto anti-intuitiva de que observações extremas ou *outliers* seriam mais informativas que a concentração dos dados. Esta interpretação operacionaliza o aforismo de White (2007) sobre o estudo da limitação da abundância animal: “na exceção descobre-se a regra” (p. 356). Além disto, ela sugere que a exclusão de *outliers* em uma análise com o intuito de reduzir o “ruído” ou detectar os “padrões mais fortes” pode, na verdade, induzir resultados espúrios.

Interessantemente, situações nas quais a variação em um atributo de interesse está restrita abaixo de um limite são comuns na biologia, como nas relações entre a abundância de uma espécie e seu tamanho corporal em comunidades animais (Blackburn *et al.* 1993); entre a taxa de decomposição do carbono orgânico do solo e a temperatura (Giardina & Ryan 2000); entre o tamanho de gastrópodes marinhos e a concentração de oxigênio dissolvido na água (McClain & Rex 2001); entre a abundância, a diversidade e a taxa fotossintética de gêneros de plantas em relação ao tamanho de seus genomas (Knight *et al.* 2005); e entre a compatibilidade reprodutiva

entre espécies e sua divergência genética (Mallet 2008). Isto corrobora a sugestão clássica de Galton (1879) de que interações entre múltiplos fatores seriam uma propriedade generalizada de fenômenos biológicos.

## CONCLUSÃO

Padrões ecológicos são normalmente vistos como carregados de “ruído”, dando a impressão de que muitas nuvens de dados não passam de associações aleatórias. Entretanto, esta aparente aleatoriedade pode não ser tanto produto de processos intrinsecamente estocásticos quanto da recorrente tentativa de detectar padrões em um mundo rico em informação com base em amostras e/ou métodos pouco informativos (Hilborn & Stearns 1982, Piggliucci 2002, Regan *et al.* 2002). Um delineamento amostral bem planejado, incluindo a escolha criteriosa das variáveis e do modelo, pode aumentar a utilidade de qualquer análise. Porém, nada disto pode eliminar a confusão entre os efeitos do que foi e do que não foi medido (Thomson *et al.* 1996, Cade *et al.* 2005, Barry & Elith 2006). Neste caso, a compatibilidade entre a regressão de quantil e a teoria ecológica indica uma linha de pesquisa promissora. Não obstante, mais estudos são necessários para validar a adoção generalizada do método na ecologia, por exemplo, comparando tendências limitantes detectadas em campo com respostas fisiológicas determinadas experimentalmente.

**AGRADECIMENTOS:** Jean Louis Guillaumet, Albertina Lima e Flávia Costa disponibilizaram os dados de palmeiras, e Flávio Luizão disponibilizou os dados do solo. Ana Paula Albano Araújo, Paulo de Marco Jr., Ana Tourinho, William Magnusson e Marcelo Menin fizeram críticas valiosas a versões preliminares do trabalho. O primeiro autor contou com uma bolsa de mestrado POSGRAD da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) durante a realização deste estudo.

**REFERÊNCIAS**

ALBERT, C.H.; YOCCOZ, N.G.; EDWARDS, T.C.; GRAHAM, C.H.; ZIMMERMANN, N.E. & THUILLER, W. 2005. Sampling in ecology and evolution: bridging the gap between theory and practice. *Ecography*, 33(6):1028-1037.

ALLEN, D.C. & VAUGHN, C.C. 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 383-394.

ANDERSON, M.J. 2008. Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 16-27.

AUSTIN, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.

AUSTIN, M.P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200: 1-19.

AUSTIN, M.P.; BELBIN, L. MEYER, J.A.; DOHERTY, M.D. & LUOTO, M. 2006. Evaluation of statistical models for predicting plant species distributions: role of artificial data and theory. *Ecological Modelling* 199: 197-216.

BARRY, S. & ELITH, J. 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, 43: 413-423.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell Publishing, Malden, MA. 738p.

BLACKBURN, T.M.; BROWN, V.K.; DOUBE, B.M.; GREENWOOD, J.J.D.; LAWTON, J.H. & STORK, N.E. 1993. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 62(3): 519-528.

CADE, B.S. & DONG, Q. 2008. A quantile count model of water depth constraints on Cape Sable seaside sparrows. *Journal of Animal Ecology*, 77: 47-56.

CADE, B.S. & NOON, B.R. 2003. A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 412-420.

CADE, B.S.; NOON, B.R. & FLATHER, C.H. 2005. Quantile regression reveals hidden bias and uncertainty in habitat models. *Ecology*, 86(3): 786-800.

CADE, B.S.; TERRELL, J.W. & SCHROEDER, R.L. 1999. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology*, 80: 311-323.

CHASE, J.M.; LEIBOLD, M.A.; DOWNING, A.L. & SHURIN, J.B. 2000. The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology*, 81(9): 2485-2497.

COSTA, F.C.; GUILLAUMET, J.L.; LIMA, A.P. & PEREIRA, O.S. 2008. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20: 1-10.

COSTA, F.C.C. & MAGNUSSON, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity – the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, 8(1): 3-12.

DOWNES, B. J. & LANCASTER, J. 2010. Does dispersal control population densities in advection-dominated systems? A fresh look at critical assumptions and a direct test. *Journal of Animal Ecology*, 79: 235-248.

DUNHAM, J.B.; CADE, B.S. & TERRELL, J.W. 2002. Influences of spatial and temporal variation on fish-habitat relationships defined by regression quantiles. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131: 86-98.

DUVAL, T.P.; WADDINGTON, J.M. & BRANFIREUN, B.A. 2011. Hydrological and biogeochemical controls on plant species distribution within calcareous fens. *Ecohydrology*. (accepted).

EASTWOOD, P.D.; MEADEN, G.J.; CARPENTIER, A. & ROGERS, S.I. 2003. Estimating limits to the spatial extent and suitability of sole (*Solea solea*) nursery grounds in the Dover Strait. *Journal of Sea Research* 50: 151-165.

ELITH, J.; LEATHWICK, J.R. & HASTIE, T. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77: 802-813.

ELITH, J. & GRAHAM, C.H. 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? -- on finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*.

GALTON, F. 1987. The geometric mean, in vital and social statistics. *Proceedings of the Royal Society of London*, 29: 365-367.

GIARDINA, C.P. & RYAN, M.G. 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* 404: 858-861.

GUISAN, A.; LEHMANN, A.; FERRIER, S.; AUSTIN, M.; OVERTON, J.M.C.; ASPINALL, R. & HASTIE, T. 2006. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43: 386-392.

- GUISAN, A. & THUILLER, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- HAIRE, S.L.; BOCK, C.E.; CADE, B.S. & BENNETT, B.C. 2000. The role of landscape and habitat characteristics in limiting abundance of grassland nesting songbirds in an urban open space. *Landscape Urban Plan*, 48: 65-82.
- HAO, L. & NAIMAN, D.Q. 2007. *Quantile regression*. Quantitative applications in the social sciences. SAGE Publications, Thousand Oaks, CA. 136p.
- HIDDINK, J.G. & KAISER, M.J. 2005. Implications of Liebig's law of the minimum for the use of ecological indicators based on abundance. *Ecography*, 28: 264-271.
- HILBORN, R. & STEARNS, S.C. 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheoretica*, 31: 145-164.
- HUSTON, M.A. 2002. Introductory essay: critical issues for improving predictions. Pp. 7-21. *In*: J.M. Scott, P.J. Heglund, F. Samson, J. Haufler, M. Morrison, M. Raphael & B. Wall (Eds.). Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale. Island Press, Covelo, CA. 840p.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- JOHNSON, C.N. & VANDERWAL, J. 2009. Evidence that dingoes limit abundance of a mesopredator in eastern Australian forests. *Journal of Applied Ecology*, 46: 641-646.
- KAISER, M.S.; SPECKMAN, P.L. & JONES, J.R. 1994. Statistical models for limiting nutrient relations in inland waters. *Journal of the American Statistical Association*, 89: 410-423.

- KATZ, R.W.; BRISH, G.S. & PARLANGES, M.B. 2005. Statistic of extremes: modeling ecological disturbances. *Ecology*, 86(5): 1124-1134.
- KEELEY, N.B.; MACLEOD, C.K. & FORREST, B.M. 2011. Combining best professional judgement and quantile regression splines to improve characterisation of macrofaunal responses to enrichment. *Ecological Indicators*. (Accepted).
- KNIGHT, C.A.; MOLINARI, N.A. & PETROV, D.A. 2005. The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. *Annals of Botany*, 95: 177-190.
- KOENKER, R. 2005. *Quantile regression*. First Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 368p.
- KOENKER, R. 2010. quantreg: Quantile Regression. R package version 4.50. <<http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>>
- KOENKER, R. & BASSET, G.JR. 1978. Regression quantiles. *Econometrica*, 46(1): 33-50.
- KOENKER, R. & MACHADO, J.AF. 1999. Goodness of fit and related inference processes for quantile regression. *Journal of the American Statistical Association* 94(488): 1296-1310.
- KREBS, C. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Research*, 29: 1-10.
- LANCASTER, J. & BELYEA, L.R. 2006. Defining the limits to local density: alternative views of abundance–environment relationships. *Freshwater Biology*, 51: 783-796.
- LEWONTIN, R.C. 1974. The analysis of variance and the analysis of causes. *American Journal of Human Genetics*, 26: 400-411.

LUIZÃO, R.C.C.; LUIZÃO, F.J.; PAIVA, R.Q.; MONTEIRO, T.F.; SOUZA, L.S. & KRUIJT, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592-600.

MALLET, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363: 2971-2986.

MALTHUS, T.R. 1798. *An essay on the principle of population*. First Edition. St. Paul's Church-Yard, London, UK. 126p.

MARENYA, P.P. & BARRET, C.B. 2009. State-conditional fertilizer yield response on Western Kenyan farms. *American Journal of Agricultural Economics* 91: 991-1006.

MCALPINE, C.A.; RHODES, J.R.; BOWEN, M.E.; LUNNEY, D.; CALLAGHAN, J.G.; MITCHELL, D.L. & POSSINGHAM, H.P. 2008. Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology*, 45(2): 558-567.

MCCLAIN, C.R. & REX, M.A. 2001. The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. *Marine Biology*, 139: 681-85.

MCCUNE, B. 2006. Non-parametric habitat models with automatic interactions. *Journal of Vegetation Science*, 17: 819-830.

MILLS, A.; FEY, M.; DONALDSON, J.; TODD, S. & THERON, L. 2009. Soil infiltrability as a driver of plant cover and species richness in the semi-arid Karoo, South Africa. *Plant Soil*, 320: 321-332.

MORAES, J.; FRANKLIN, E.; MORAIS, J.W. & SOUZA, J.L.P. 2011. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter



gradients on their qualitative and quantitative composition in 64 km<sup>2</sup> of forest in Amazonia. *Experimental and Applied Acarology*, 55: 39-63.

MURRAY, K. & CONNER, M.M. 2009. Methods to quantify variable importance: implications for the analysis of noisy ecological data. *Ecology*, 90(2): 348-355.

NORTHCOTT, R. 2008. Can ANOVA measure causal strength? *The Quarterly Review of Biology*, 83(1): 47-55.

OKSANEN, J. & MINCHIN, P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, 157: 119-129.

OLDEN, J.D.; LAWLER, J.J. & POFF, N.L.; 2008. Machine learning methods without tears: a primer for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 83(2): 171:193.

PEARCE, N. 2011. Epidemiology in a changing world: variation, causation and the ubiquitous risk factors. *International Journal of Epidemiology*, 40: 503-512.

PIGLIUCCI, M. 2002. Are ecology and evolutionary biology “soft” sciences? *Annales Zoologici Fennici*, 39: 87-98.

PLOEG, R.R.; BOHM, W. & KIRKHAM, M.B., 1999. On the origin of the theory of mineral nutrition of plants and the law of the minimum. *Journal of the American Soil Science Society*. 63: 1055-1062

RANDIN, C.F.; DIRNBÖCK, T.; DULLINGER, S.; ZIMMERMANN, N.E.; ZAPPA, M. & GUI SAN, A. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, 33: 1689-1703.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <<http://www.R-project.org>>

- REGAN, H.M.; COLYVAN, M & BURGMAN, M.A. 2002. A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological Applications*, 12:618-628.
- RÜBEL, E. 1935. The replaceability of ecological factors and the Law of the Minimum. *Ecology*, 16(3): 336-341.
- SCHARF, F.S.; JUANES, F. & SUTHERLAND, M. 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology*, 79: 448-60.
- SCHOOLEY, R.L. & WIENS, J.A. 2005. Spatial ecology of cactus bugs: area constraints and patch connectivity. *Ecology*, 86(6): 1627-1639.
- SCHRÖDER, H. K.; ANDERSEN, H. E. & KIEHL, K. 2005. Rejecting the mean: estimating the response of fen plant species to environmental factors by non-linear quantile regression. *Journal of Vegetation Science*, 16: 373-382.
- SHERRAT, T.N. & WILKINSON, D.M. 2009. Is nature chaotic? Pp. 125-148. *In*: T.N. Sherrat & D.M. Wilkinson. Big questions in ecology and evolution. Oxford University Press, New York, NY. 336p.
- SMITH, T.W. & LUNDHOLM, J.T. 2010. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33: 648-655.
- STEWART, M. 2006. Conserving resources and building productivity...A case for fertilizer BMPs. *Better Crops*, 90(2): 4-6.
- TERRELL, J.W.; CADE, B.S.; CARPENTER, J.; THOMPSON, J.M. 1996. Modeling stream fish habitat limitations from wedged-shaped patterns of variation in standing stock. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125: 104-117.

THOMSON, J.D.; WEIBLEN, G.; THOMSON, B.A.; ALFARO, S. & LEGENDRE, P. 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers and rocks. *Ecology*, 77: 1698-1715.

UNDERWOOD, A.J. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. First Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 524p.

WALKER, I. 2005. *The evolution of biological organization as a function of information*. Editora INPA, Manaus. 319p.

WHITE, T.C.R. 2007. Resolving the limitation-regulation debate. *Ecological Research*, 22: 354-357.

VAZ, S.; MARTIN, C.S.; EASTWOOD, P.D.; ERNANDE, B.; CARPENTIER, A.; MEADEN, G.J. & COPPIN, F. 2008. Modelling species distributions using regression quantiles. *Journal of Applied Ecology*, 45: 204-217.

VENNER, S. & CASAS, J. 2005. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 1587-1592.

ZANINI, F.; PELLET, J. & SCHMIDT, B.R. 2009. The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. *Diversity and Distributions*, 15: 469-480.

ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; WALKER, N.J.; SAVELIEV, A.A. & SMITH, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. First Edition. Springer, New York, NY. 596p.

## Capítulo 2

---

Lima Pequeno, P.A.C.; Franklin, E.; Venticinque, E. M.; Acioli, A. N. S. Abundance limitation in three nest-building termite species along gradients of soil texture and resources in central Amazonia. Manuscrito formatado para *Ecology*.

Abundance limitation in three nest-building termite species along gradients of resources and soil texture in central Amazonia.

Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno<sup>1,5</sup>, Elizabeth Franklin<sup>2</sup>, Eduardo Martins Venticinque<sup>3</sup> and Agno Nonato Serrão Acioli<sup>4</sup>

<sup>1</sup> *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Av. André Araújo 2936, Petrópolis, Caixa postal: 478. Manaus, AM, Brasil. CEP: 69011-970.*

<sup>2</sup> *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Pesquisas em Entomologia. Av. André Araújo, 1756, Aleixo, Caixa postal: 478. Manaus, AM, Brasil. CEP: 69011-970.*

<sup>3</sup> *Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Departamento de Biologia, Campus Universitário, Lagoa Nova, Natal, RN, Brasil. CEP: 59078-900.*

<sup>4</sup> *Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Instituto Natureza e Cultura, Rua Primeiro de Maio s/n Colônia, Benjamin Constant, AM, Brasil. CEP: 69630-000.*

<sup>5</sup> Corresponding author. E-mail: [pacolipe@gmail.com](mailto:pacolipe@gmail.com)

*Abstract.* Analyzing species abundance is complicated due to confounding effects of unmeasured factors and dependence on the definition of abundance. This is particularly evident in hierarchical populations, such as those of termites. Despite their acknowledged roles in tropical rainforest structure and function, termite species-specific responses to environmental heterogeneity are largely unknown. We studied abundance limitation in three-nest building termite species in an Amazonian rainforest, namely *Anoplotermes banksi* (Emerson), *Neocapritermes braziliensis* (Snyder) and *Labiotermes labralis* (Holmgren). We used quantile regression models in an information-theoretic framework to assess the limiting effects of soil texture, food stock (soil organic matter for the humivorous *A. banksi* and *L. labralis*, and volume of fallen dead wood for the xylophagous *N. braziliensis*) and space saturation (median colony size, a proxy for total occupied area) on species abundance. We predicted individual abundance from the relation between colony size and nest size, and estimated local densities of nests, individuals and biomass for each species. Then, we investigated the shapes of species responses, how the detected patterns changed with the level of description of abundance (nests or individuals), and whether differences among species reflected variation in a key species trait, body size. We found that most species responses were nonmonotonic and asymmetric. Nest and individual abundances were largely redundant in *A. banksi* and *N. braziliensis*, as well as their responses; *L. labralis*' abundance patterns were more variable between abundance definitions. The three species showed bimodal responses to the soil clay content, likely reflecting the underlying gradient of soil moisture. Bimodal responses were also found regarding the food stock gradients, suggesting displacement by competing species. All three species showed unimodal responses to median colony size, indicating self-thinning. Moreover, nest and individual abundances were higher for the smaller species, *A. banksi*, and lower for the larger one, *L. labralis*. Overall, our results caution against simplistic descriptions of abundance patterns, and point to a decoupling between the dynamics of nest and individual abundances with increasing body size in termites.

*Key words:* AIC; bimodal; information-theoretic; Isoptera; limiting factor; model averaging; natural cubic spline; niche; quantile regression; scale; self-thinning; social insect; unimodal.

## Introduction

Spatial variation in species abundance translates into a problem of population limitation, for all biological populations tend to grow geometrically unless constrained somehow (Krebs 2002). Often, the limitation of abundance by a given factor is conditioned to the levels of other limiting factors and, thus, they interact (Kaiser et al. 1994, Cade et al. 1999, Huston 2002). Because usually not all relevant factors can be measured or are even known, species-environment models focused on central tendencies are likely to be misspecified (Schröder et al. 2005, Lancaster and Belyea 2006).

Ecological analysis is further complicated by hierarchical structure, because the level of analysis can change the way processes are perceived. Social insects are a case in point: colonies are similar to unitary organisms in basic aspects of their biology (Hou et al. 2010), supporting the equation of their abundance with colony or nest density (e.g. Kaspari et al. 2000, Picker et al. 2007). On the other hand, colonies are territorial and there is great intraspecific variation in their size (Wilson 1971). Since territory area is positively related to colony size (Adams 2001) and bigger colonies are more likely to win territorial conflicts (Levings and Adams 1984, Palmer 2004), the dynamics of their populations may be better reflected by the density of individuals or biomass (Adams and Tschinkel 2001).

Among social insects, termites are remarkably abundant and diverse in tropical rainforests, where they play important roles in nutrient cycling and ecosystem engineering (Gazhoul and Sheil 2010). In the Amazon rainforest, termite distribution has been studied by several workers (e.g. DeSouza and Brown 1994, Davies et al. 2003, Ackerman et al. 2009, Bourguignon et al. 2010, Palin et al. 2010), spanning spatial scales of hundreds of meters (Bandeira 1979) to most of the region (Constatino 1992). However, most of them have relied on very small sample sizes ( $n < 10$ ), categorization of habitats, or both, which hampers a comprehensive understanding of species responses. Besides, given the roles of termites in ecosystem functioning, it is important to know whether the scale at which many land-management decisions are made (1 – 10 km) is concordant to that at which termites respond to environmental variation.

Here, we take into account the limiting nature of species responses to ecological gradients (Cade et al. 2005) as well as the potential variation in such responses across levels of ecological organization (Levin 1992) and body size, a key species trait, to address abundance limitation in three nest-building termite species in 24 km<sup>2</sup> of lowland rainforest in central Amazonia. We used quantile regression models in an information-theoretic framework to evaluate the following hypotheses:

(1) Termites are highly susceptible to desiccation (Green et al. 2005). Soil moisture tends to increase with higher soil clay content due to decreased porosity, but in central Amazonia, low values of the later are also associated with high humidity because they are usually located on valleys, close to streams (Luizão et al. 2004). Thus, their relationship is U-shaped. We then expected termite species abundance to show a bimodal response to soil clay content. We also

expected response shape to systematically vary among species because insects with larger body size are more tolerant to desiccation (Yanoviak and Kaspari 2000);

(2) Termite species feed mainly on dead wood or humus (Bourguignon et al. 2011), and larger termite populations have often been linked to larger food stocks (e.g. Benzie 1986, Martius 1997, Jeyasingh and Fuller 2004). We then expected species abundance to generally increase with food stock, i.e. dead wood volume for xylophagous species, and soil organic matter content for humivorous ones;

(3) The size of termite colonies tends to increase with increasing distance to adjacent ones (Buschini 1999, Korb and Linsenmair 2001). Thus, colonies close to each other can only grow up to a point when space has been saturated. From this moment onwards, adjacent territories would attrite, and larger colonies could exclude smaller ones and decrease nest abundance (i.e. self-thinning, Adams and Levings 1987). Therefore, we expected a unimodal response of species abundance to colony size;

(4) Hectoterm abundance can be limited by increasing body size as a consequence of higher metabolic demands (Buckley et al. 2008). Therefore, we expected larger species to be locally less abundant.

## Methods

### *Study species*

*Anoplotermes banksi* (Emerson) is a soldierless termite species widely distributed in tropical South America that feeds on heavily decayed wood and humus. It builds relatively small, ellipsoid arboreal nests (generally 10 – 20 cm tall) ca. 1 m above the ground, linked to the soil by galleries. Its nests are enriched with clay (Apolinário 2000). *Neocapritermes braziliensis* (Snyder) is a mound-building termite endemic to Amazonia. Its nests are mainly composed of organic matter. They grow up to 1 m tall, and are frequently found at the base of trees or palms. *Neocapritermes* soldiers have asymmetric mandibles used to snap aggressors. Species of this genus feed on rotten wood (Constantino 1991). *Labiotermes labralis* (Holmgren) is a widespread termite species in Neotropical rainforests that builds large arboreal nests over 3 m tall, with



peculiar lateral radiations. Soldiers have sharp, symmetric mandibles and a cephalic protuberance, the nasus, through which they release defensive chemicals when threatened. Its nests are connected to the soil by galleries, where it feeds on highly mineralized humus (Ribeiro 1997).

These three species are among the most frequently found nest-building termite species in Amazonian forests (Constantino 1992, Martius 1994, Martius and Ribeiro 1996). *Anoplotermes banksi* is also one of the smallest nest-building termites in Amazonia (Martius and Ribeiro 1996). Taking the length of the hind tibia of the imago (commonly used in termite taxonomy) as a proxy for body size, these species span the body size gradient of Amazonian termites in the following order: *A. banksi* (0.875 – 0.953 mm) < *N. braziliensis* (1.48 – 1.58 mm) < *L. labralis* (2.56 – 3.18 mm) (Emerson and Banks 1965, Krishna and Araujo 1968, Bourguignon et al. 2010). For comparison, the length of the hind tibia of *Syntermes spinosus*, one of the largest Amazonian termite species, is 6.4 – 7.1 mm (Constantino 1995).

### *Study site*

This study was carried out from May 2010 to February 2011 at Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas, located at Km 38 on the BR-174 highway (hereafter Fazenda UFAM; 2° 37' 17.1" and 2° 39' 41.4" S, 60° 03' 29.1" and 60° 07' 57.5" W), near the city of Manaus, Brazil. The area spans lowland evergreen tropical rainforest or "terra firme" forest. Local terrain is rugged with altitude ranging from ca. 50 m to 126 m. This variation is closely tracked by soil texture in the region so that plateaus are clayish, whereas valleys are sandy (Luizão et al. 2004). In our study site, soil contents of clay and sand are inversely redundant ( $r = -0.99$ ). Vegetation has a closed canopy 30-37 m tall, with emergent trees surpassing 40 m tall. The understory is dominated by several stemless palms such as *Astrocaryum* spp. and *Attalea* spp. (Guillaumet et al. 1987). Annual variation in mean monthly air temperature is modest (24 – 27 °C) and total annual rainfall is 2200 mm, with a relatively dry season from July to September (less than 100 mm of rain per month) (Luizão et al. 2004).

The sampling site belongs to the Brazilian Program of Biodiversity Research (PPBio). It consists of a grid composed of four trails 8 km long intersected by nine trails 3 km long, forming

squares of 1 x 1 km (Fig. 1). Forty-one permanent sampling plots are systematically positioned on the grid. From these, 20 plots are riparian and 21 are non-riparian. Each plot is 250 long and follows the altitudinal contour line; this minimizes soil variation and its correlates within plots, thus maximizing between-plot variation (Costa & Magnusson 2010). Plot width is variable, depending on the taxon under study. We sampled only those 31 plots situated on the four longest trails, for a minimum of 1 km between any of them. Each plot was 250 x 10 m, which provided suitable variation in termite nest abundance for analysis in a preliminary assessment (P. A. C. Lima Pequeno, unpubl. data).

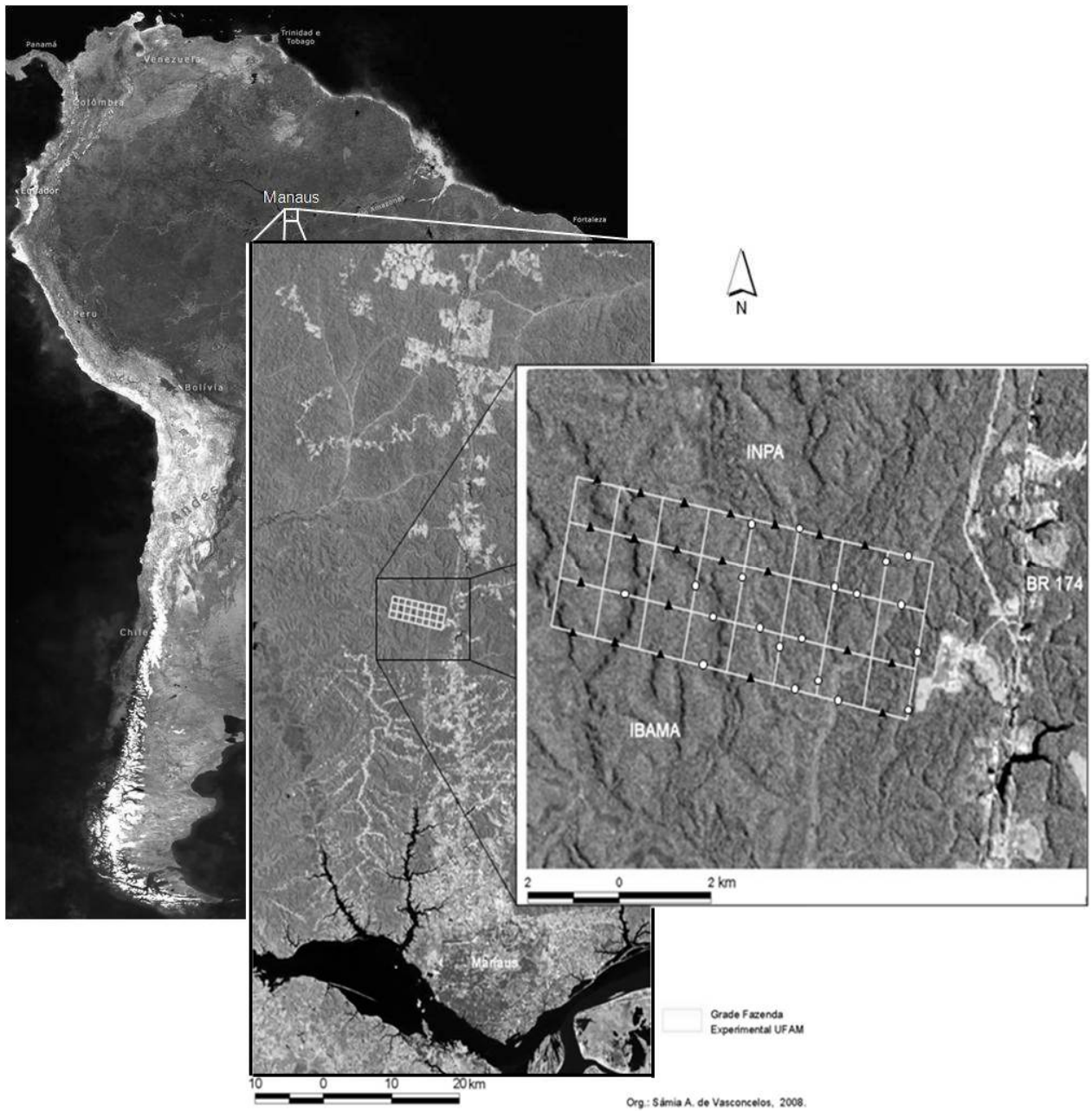


Fig 1. Geographical location of Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (Fazenda UFAM) and the sampling site from the Brazilian Biodiversity Research Program (PPBio), north of Manaus city, Amazonas State, Brazil. Circles are riparian plots and triangles are non-riparian plots (Rojas-Ahumada and Menin 2010).

### *Data sampling*

Data on nest abundance were obtained by surveying each plot for the studied species. Voucher specimens were preserved in alcohol 75% and deposited at the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. To estimate individual abundance on plots, we obtained data on colony size (number of individuals) and nest size ( $\text{dm}^3$ ) to model the former as a function of the latter for each species (Soki and Josens 2010) (see details in Appendix I). Data on *A. banksi* were pooled together for 17 nests from Martius and Ribeiro (1996) and Apolinário (2000) as they used the same sampling methods. Data on 18 nests of *L. labralis* were obtained from Ribeiro (1997). For *N. braziliensis*, we collected data on 16 nests at our study site. Because the three target species build nests resembling regular geometrical solids, each nest was assigned a particular shape (e.g. ellipsoid, hemiellipsoid) and measured (i.e. height, largest and shortest width) with a tape measure, and their volumes were estimated by applying the appropriate mathematical formula. *Labiotermes labralis* and *N. braziliensis* colony size data were collected by subsampling individual nests with a soil core extractor. For each nest, subsamples were randomly located on the nest's surface, and the number of subsamples was proportional to the height of the nest. Individuals were then counted and preserved in alcohol 75%. *Anoplotermes banksi*'s colony size was determined by complete counts of individuals. All nests surveyed on plots were similarly assigned a shape and measured. These data were then used as inputs for the models relating colony size to nest size (see Data analysis).

Data on soil contents of clay (%) and organic matter (g/kg of soil) were obtained from previous surveys made available by the public database of the Brazilian Program for Biodiversity Research (PPBio) (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/inventarios/ufam/>). Soil organic matter content was used as an indication of food stock for the humivorous species, *A. banksi* and *L. labralis*. For each plot, six soil samples were collected to a depth of 5 cm and at least 50 m distant from each other. Plot measurements represent averages.

For the xylophagous species *N. braziliensis*, and defined food stock as volume of fallen dead wood and estimated it by the line-intercept method, which consists of measuring the diameters of woody items intercepted by a line on the ground (Van Wagner 1982). In each plot, 25 line segments 10 m long were marked each 10 m. Segments were centered at the major axis of the plot and randomly oriented. All woody items with diameter  $> 1$  cm at the intersection point

were measured with a metric tape. Wood volume was estimated by the formula  $V = (\pi^2 / 8 \cdot \sum d_i^2) / \sum s_j$ , where  $V$  is volume per unit area ( $\text{m}^3 / \text{ha}$ ),  $d_i$  is the diameter of item  $i$  at the intersection point (cm), and  $s_j$  is the length of segment  $j$  (m) (Ståhl et al. 2001). Since our plots were 0.25 ha, we divided wood volume estimates by 4 for consistency.

Further, we computed median values of colony size per plot for each species. A higher median colony size characterizes a higher prevalence of bigger colonies and thus, larger territories. Accordingly, we used this variable as a proxy for local space saturation to study the effect of territorial competition on abundance.

### *Data analysis*

Termite colony size is limited by nest size due to respiratory constraints, and Josens and Soki (2010) showed that this relation can be generally described by a log-log regression. However, since the limiting effect imposed by an ecological predictor is more realistically defined as a maximum (rather than mean) tendency (Thomson et al. 1996, Huston 2002, Austin 2007), we modeled colony size as a function of nest size for the three species using quantile regression, which allows for the estimation of tendencies through any quantile of the response variable (Cade and Noon 2003).

Because colony size is often prone to underestimation (e.g. given the colony is partly foraging outside the nest or is senile during sampling; Martius and Ribeiro, 1996) we considered alternative hypothesis on how the relation between colony size and nest size should be better described. We followed Josens and Soki (2010) and assumed a log-log regression, but estimated models from an upper limit (95<sup>th</sup> quantile) to a central tendency (0.5<sup>th</sup> quantile, the median) with increments of 0.05, for a total of 10 models for each species (cf. Vaz et al. 2008). Then, we computed the Akaike information criterion corrected for sample size (AICc) for each alternative model, as well as the  $\Delta\text{AICc}$  (a measure of a model's relative lack of support in an information scale) and the Akaike weight ( $w$ ) (a model's probability given data and the considered model set) (Burnham et al. 2011). Predictions from all pertinent models were multiplied by their respective Akaike weights and then summed, so that the contribution of each model for prediction was proportional to its support (Burnham et al. 2011).

Models for some quantiles predicted implausible curves (negative trends or curves with increasing rates) or had unstable estimates, and were thus not considered for inference (Appendix 2). Since no statistical method has a “built-in” understating of biology, and it is ultimately the responsibility of the researcher to judge model realism (Stephens et al. 2006). Predicted individual abundance was multiplied by average individual biomass to estimate species biomass. Biomass per individual for *A. banksi* and *L. labralis* was obtained from Table III of Vasconcellos (2010). There is no such data for *N. braziliensis*, hence we made a conservative estimate for this species using biomass per individual for *N. talpoides* in Table I of Vasconcellos (2010). *N. talpoides* is slightly smaller than *N. braziliensis*: soldier hind tibia is 0.97 – 1.07 mm long in the former and 1.22 – 1.33 mm long in the later (Krishna and Araujo 1968).

Nest abundance and predicted individual abundance were similarly investigated in relation to soil clay content, food stock (soil organic matter content for the humivorous *A. banksi* and *L. labralis*, and fallen dead wood volume for the xylophagous *N. braziliensis*) and median colony size. Firstly, we determined how redundant the abundances of nests and individuals were for each species by computing Spearman’s correlation ( $r_s$ ) between them. Then, we modeled species abundances as functions of ecological gradients. Since responses were comprehensive counts of conspicuous nests and predictions based on them, bias in estimation was minimal, and we thus analyzed limiting effects through a single, upper quantile (95<sup>th</sup>) (Schröder et al. 2005). We considered different, increasingly complex response shapes as alternative hypotheses and formalized them as quantile regression models based on natural cubic splines with 1 to 5 degrees of freedom, plus an intercept parameter. This array of response shape complexities has been shown suitable for capturing species responses to limiting factors with quantile regression (Anderson 2008). We also considered an intercept-only model to formalize the alternative of no response, for a total of 6 alternative models for each studied relation.

Visual inspection of the predicted responses revealed that some well-supported models predicted unreasonable curves or poorly fit ones. We rebuilt these models with a  $\log(y + 1)$  transformation, which in some cases improved the fit. Nevertheless, a few models remained implausible, while a few others were computationally intractable. These models were not considered for inference (Appendix 2). Specifically, the relation between *L. labralis*’ nest abundance and median colony size could not be estimated by the former approach, but since the scatterplot suggested a hump-shaped response skewed to right, we tentatively fit a model to these

data assuming an adapted version of Ricker's function (i.e.  $Y = b_0 \cdot X^{b_1} \cdot \exp^{-b_2 \cdot X}$ ) in its linearized form, i.e.  $\log(Y + 1) = \log(b_0) + b_1 \cdot \log(X + 1) + b_2 \cdot X$ .

All analyses were carried out in R 2.12.2 (R Development Core Team 2011) with support of packages “splines” (part of R built-in library), “quantreg” (Koenker 2010), and “MuMIn” (Barton 2011).

## Results

Colony size tended to increase with nest size for all three species (Fig. 2). However, curvatures changed among species, as well as the most supported quantile. *Anoplotermes banksi* response was better supported for upper quantiles, whereas *N. braziliensis* and *L. labralis* were better supported for relatively lower quantiles. Noteworthy, some observations appeared clearly as outliers, particularly the larger colony size for *N. braziliensis* and two values among the lowest colony sizes for *A. banksi*.

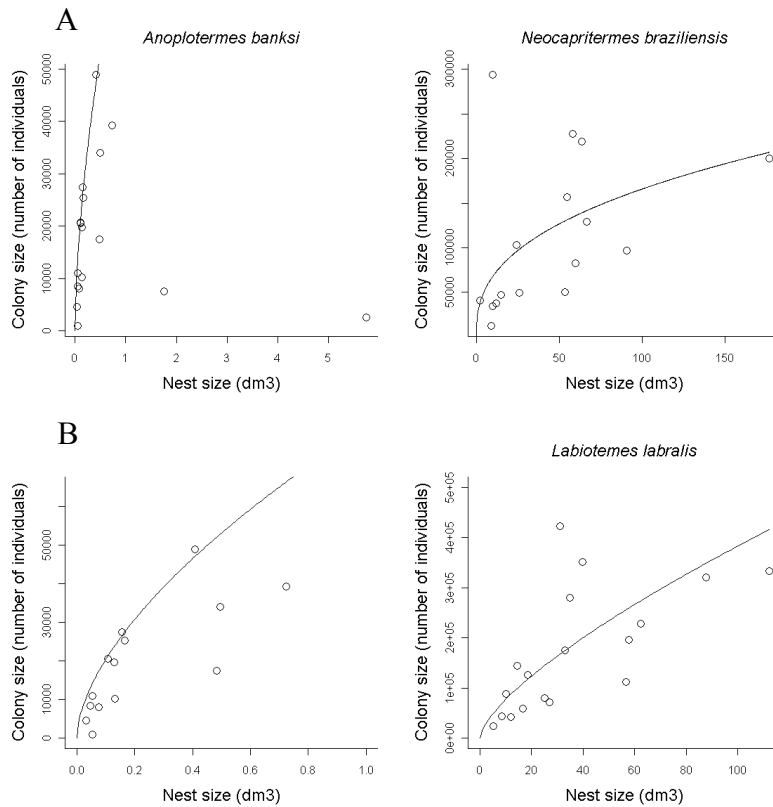


Fig. 2. Bivariate scatterplots of relations between species colony size and nest size. B is an amplification of A.

*Anoplotermes banksi* was by far the most abundant of the three studied species in terms of nests, with 336 counted nests, followed by *N. braziliensis*, with 111 nests. *Labiotermes labralis* had a much lower abundance, with 26 nests only. This ranking of nest abundances was mirrored by those regarding individual abundance and plot prevalence, with *A. banksi* being also the most widespread species. However, the conservative estimate for *N. braziliensis* resulted in a higher biomass per hectare than those of the other two species (Table 1). Nest abundance was highly correlated to predicted individual abundance in all three species. However, the association between abundances varied among them, being slightly highest in *N. braziliensis* than in *A. banksi*, and lowest in *L. labralis* (Table 1).



Table 1. Summary of abundance data on the studied termite species at Fazenda UFAM.

Species	Nests/ha	Individuals/ha	Biomass (kg/ha)	Plot prevalence	Abundance $r_s$
<i>A. banksi</i>	43.35	1,573,393	1.97	29 (93.54%)	0.95
<i>N. braziliensis</i>	14.32	1,310,986	4.04*	24 (77.41%)	0.97
<i>L. labralis</i>	3.35	815,898.7	3.95	14 (45.16%)	0.77

Note:  $r_s$  = Spearman's correlation coefficient, \* = based on data for a slightly smaller species, *N. talpoides* (see main text).

Soil contents of clay and organic matter varied from 0 to 85.2% and from 9.92 to 53.58 g/kg of soil, respectively. The volume of fallen dead wood varied from 9.80 to 35.89 m<sup>3</sup>. Noteworthy, soil clay and organic matter contents showed gaps in their sampled distributions, between 20 and 40% in the first case (Fig. 3) and 30 and 40 mg/soil g in the second (Fig. 4). Median colony size ranged from 0 in the three species to 91,617.42 individuals in *A. banksi*, 244,415.2 individuals in *N. braziliensis*, and 687,203.8 individuals in *L. labralis*.

Species responses in terms of nest and individual abundances were broadly similar. Responses to soil clay content were mainly bimodal (Fig. 3). *Anoplotermes banksi* response had two clearly defined optima for the two abundance levels. In both cases, the leftmost optimum was around 10% soil clay and had a higher maximum abundance as well as a narrower tolerance than the rightmost one, which was at about 60-70% soil clay. *Neocapritermes braziliensis*' responses were also largely similar between abundance levels and had an optimum at about 10-20% soil clay, declining along most of this gradient and then slightly increasing at the opposite end. *L. labralis*' nest abundance showed a bimodal pattern with a major optimum at 60-80% soil clay, whereas individual abundance showed an almost unimodal curve skewed to the left, its mode coinciding with the major optimum of nest abundance.

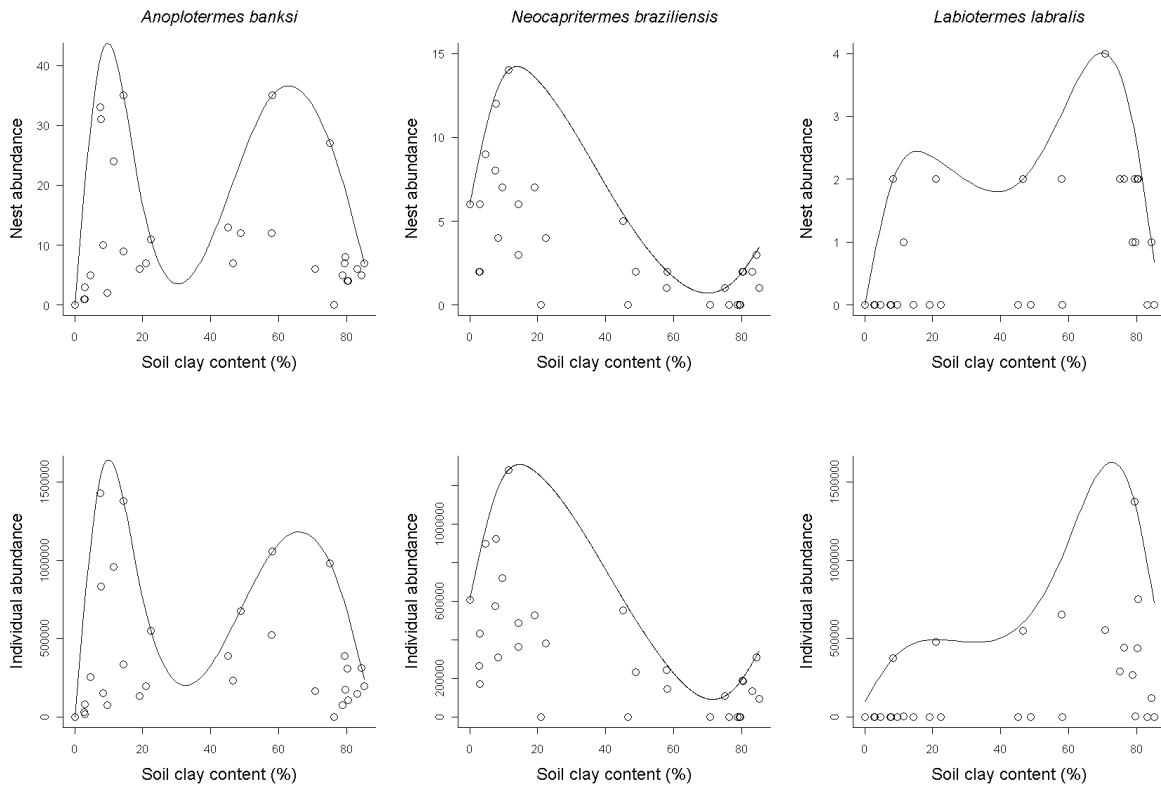


Fig 3. Bivariate scatterplots of relations between species abundances and soil clay content.

Abundance patterns varied markedly in relation to food stock (Fig. 4). *Anoplotermes banksi* displayed a bimodal response to soil organic matter content at both levels of abundance, with a left optimum around 20 – 25 g/ soil kg and a rightmost one apparently outside of the sampled interval of this gradient. In contrast, *L. labralis* showed largely unimodal responses to this variable, with an optimum around 30 – 40 g/soil kg and a wide tolerance in the case of individual abundance. Nonetheless, although the nest abundance of this species showed a clear mode at 20 – 25 g/soil kg, it also presented signs of a second mode at higher soil organic matter contents. Similarly, *N. braziliensis* response to fallen dead wood volume conformed broadly to a unimodal curve with optimum around 20 m<sup>3</sup>, although it also tended to increase at higher volumes, suggesting another mode.

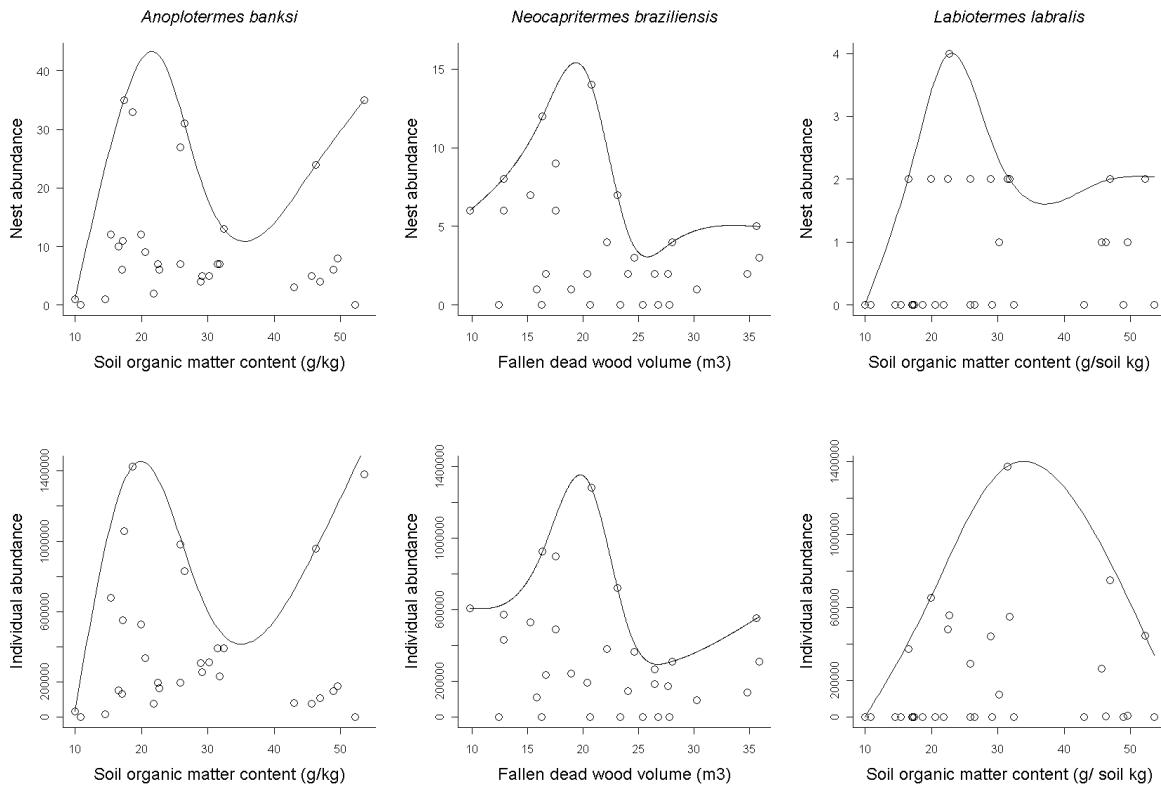


Fig 4. Bivariate scatterplots of relations between species abundances and food stock (soil organic matter content for the humivorous *A. banksi* and *L. labralis*, and fallen dead wood volume for the xylophagous *N. braziliensis*).

Nest abundances of all species were limited by median colony size, and this relation followed a generally unimodal curve skewed to the right (Fig. 5). *Anoplotermes banksi* and *L. labralis* response curves had weaker curvatures than *N. braziliensis*. Individual abundance showed a similar response to median colony size in *A. banksi* and *N. braziliensis*, but in *L. labralis* it peculiarly raised proportionally to the gradient.

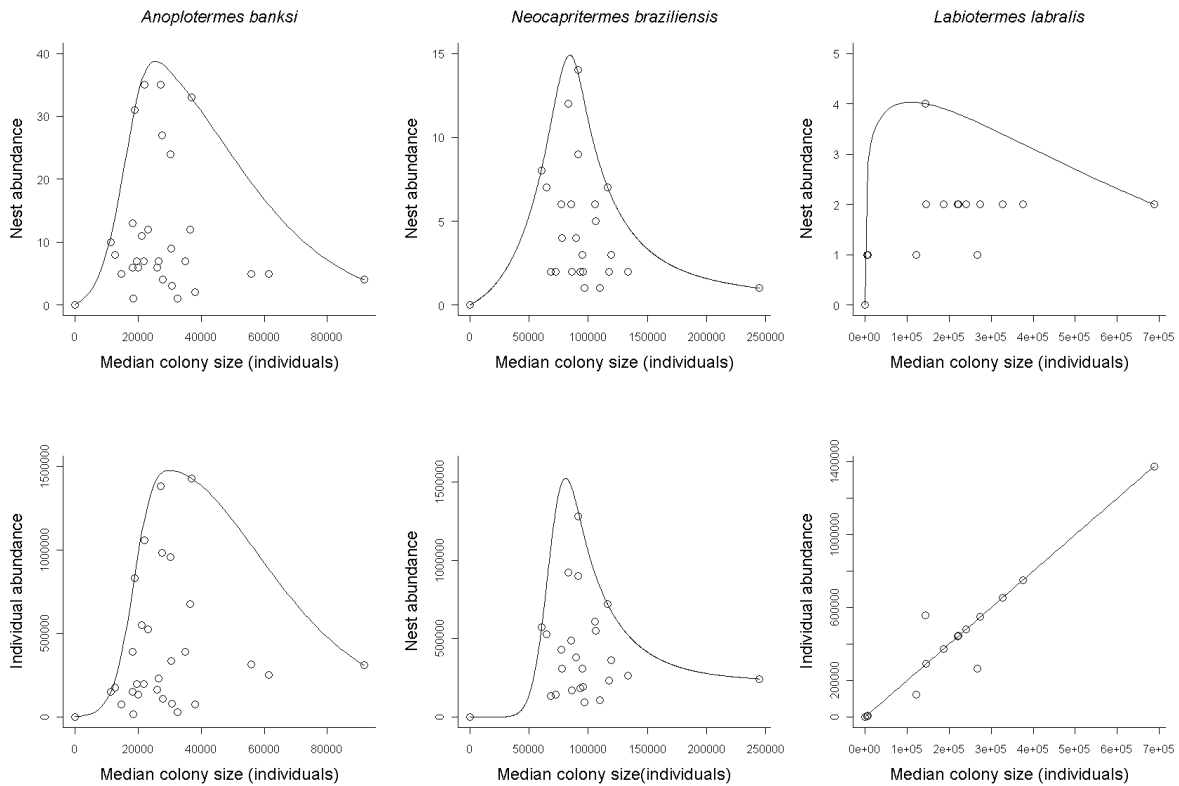


Fig 5. Bivariate scatterplots of relations between species abundances and median colony size.

A summary of model quantitative results, including log-likelihoods and degrees of freedom, spline degrees of freedom, AICc,  $\Delta$ AICc, and  $w$  is provided in Appendix III.

## Discussion

The heteroscedastic patterns revealed by our results are largely in line with Huston's (2002) "variance amplification hypothesis" and Cade et al.'s (1999, 2005) interference model, which predict that ecological attributes should show a maximum (rather than mean) response plus high heterogeneity to a causal predictor under the effects of multiple, interacting factors. Martius and Ribeiro (1996) suggested that outliers in colony size-nest size relations in termites such as those revealed for *A. banksi* (Fig 1.) reflected colonies in decline, and thus advanced colony age would prevent nests of attaining their potential colony size. On the other hand, high-valued outliers such as that seen at the top left of the scatterplot for *N. braziliensis* (Fig 1.) defy this

interpretation. As most individuals are often foraging outside the nest when colonies are sampled, colony sizes tend to be underestimated (Vasconcellos 2010). However, this mainly affects estimated absolute values; the relation between estimates should be generally maintained.

*Neocapritermes braziliensis* conspicuous nests are frequently attached to rotten, woody items, suggesting colonies are founded within rotting wood, also its main food resource. Therefore, it is likely that most foragers are restricted to the immediate nest substrate in younger colonies, thus minimizing colony size underestimation. This could explain why the aforementioned *N. braziliensis*' outlier had a small nest size.

Our data support *A. banksi* as a relatively abundant and widespread species at the study site, but with a much higher density of active nests (43.35 nests/ha) than previously estimated (16 nests/ha), which is also the case for *N. braziliensis* (14.32 nests/ha, previously 6 nests/ha) (Apolinário 1993). On the other hand, *L. labralis* had a much lower density of active nests (3.35 nests/ha) than previously reported by Apolinário (1993) (10 nests/ha) and Ribeiro (1997) (26.6 nests/ha), although the later author made no distinction between inhabited and abandoned nests. Estimates of termite biomass for central Amazonia range from 20 – 25 kg/ha (Martius 1994) to 68 kg/ha (Yamada et al. 2005), suggesting parcels of 2.8% – 9.8% for *A. banksi*, 5.9% – 20.2% for *N. braziliensis*, and 5.8% – 19.7% for *L. labralis*. It is important to stress, however, that *Anoplotermes banksi* and *N. braziliensis* attained higher nest abundances on valleys – where soil clay content is low – than on plateaus; the converse was true for *L. labralis*'s (Fig. 2). Hence, those earlier abundance estimates were biased towards forest stands on clayish soils, as well as biomass ones.

The large redundancy between responses of *A. banksi* and *N. braziliensis* in terms of nest and individual abundances suggests that similar dynamics take place at both levels of description at the studied scale; the opposite is valid for *L. labralis* (Fig. 2, 3, 4). Thus, Adams and Tschinkel (2001) suggestion that social insect population dynamics would be better described in terms of individuals is dependent on species. Nevertheless, species response shapes were roughly similar regarding each type of gradient. The three species showed a bimodal response to soil clay content, corroborating our suggestion that termite abundance would track soil moisture. Similar patterns have been reported for several animal taxa such as chironomids in relation to water temperature (Rossaro 1991), birds along a crop production gradient (Filloy and Bellocq 2007), and marine invertebrates in relation to sea depth (Gogina et al. 2010). The distinctiveness of the

modes was higher for *A. banksi*, the smallest species, and lower for the other two, suggesting that a lower tolerance to moisture implies a more pronounced valley between abundance maxima.

On the other hand, the observed negative trends in abundance along parts of the food gradients conflict with our expectation of a positive, monotonic response. Nonetheless, nonmonotonic responses to food gradients could arise from interspecific interactions, e.g. from exclusion of the focal species by a superior competitor in the more mesic portions of the resource gradient (Austin 2002, Huston 2002). In the tropics, potentially superior termite competitors include the *Nasutitermes* spp., which are relatively abundant, live in large colonies with relatively high soldier proportions, and have efficient chemical defenses (Sobotnik et al. 2010). Accordingly, Jeyasingh and Fuller (2004) found that *N. acajutlae* total nest volume actually had a positive response to fallen dead wood volume on the island of St John, U. S. Virgin Islands. Other potential competitors include decomposers such as bacteria and fungi (Holt 1996, Yamada et al. 2005). Declines in abundance along nutritional gradients may also indicate toxicity. While larger amounts of food may not be intrinsically toxic to animals, parallel increases in plant defensive chemicals or changes in nutrient stoichiometry may be deleterious. Termites can either prioritize food quality (e.g. Shellman-Reeve 1994) or quantity (e.g. Evans et al. 2005), but these factors can interact (e.g. Araújo et al. 2010). It has to be considered that the bimodality in the present study may be an artifact due to the gaps in the sampled intervals of those gradients. Despite this, scatterplots suggest abundance peaks of both nests and individuals are delineated beyond gap margins.

Our hypothesis that median colony size would impose a unimodal constraint on termite abundance was also validated. However, unlike Adams and Levings (1987) proposal, territoriality limited both nest and individual abundances, not only the former. Self-thinning in animals is generally depicted as a monotonically decreasing curve between abundance and body size/weight (Begon et al. 1986, Fréchette and Lefaivre 1996, Guíñez 2005). In contrast, a unimodal response implies that, depending on the sampled length of the gradient, the relation can look either monotonically increasing or decreasing, or even absent. This could explain *L. labralis* positive response (Fig. 4). Kaspari (1996) found no evidence for self-thinning in litter ants, presuming a negative (mean) correlation between nest abundance and average colony size. Given our results, and that territoriality can interact with abiotic conditions (Labón-Cerviá 2008), we suggest the expected relation should be a limiting rather than a mean one. Finally, it is worth

noting that all responses were estimated on a continuous scale; this may not be the best option for count data with low variability, such as those of *L. labralis*' (Fig. 2). However, multimodel inference for quantile regression involving count data is still incipient (B. S. Cade, pers. comm.).

The ranking of the studied species by their local abundance (*A. banksi* > *N. braziliensis* > *L. labralis*) agrees with the well documented decrease in abundance with increasing body size (White et al. 2007). Martius (1994) noted that higher abundances were associated to termite species with smaller nests. Working at Maracá Island, northernmost Brazil, Mill (1984) estimated the abundances of two of the largest Amazonian species, *Syntermes molestus* and *Syntermes spinosus*, as 11.2 and 3.8 nests/ha, respectively. Although his data are not directly comparable to ours, the pooled data suggest a negative, power law relation between local species abundance and body size for Amazonian termites (Appendix III). The smaller redundancy between individual and nest abundances of *L. labralis* in relation to that of the other two species suggests a decoupling between their dynamics at the studied scale, which may be related to body size constraints.

Our study shows that abundance responses of termite species can assume a variety of shapes. Consequently, assuming simplistic shapes such as straight lines can be misleading (e.g. San Jose et al. 1989, Davies et al. 2003). Part of the observed variability is likely dependent on biotic interactions, and thus a more elucidative modeling of species responses would require data on such interactors. The apparent decoupling of nest and individual abundances with increasing body size suggests that assuming measures of social insect abundance above the individual only in biodiversity assessments (e.g. Roisin and Leponce 2004) may bias community description. Future research would profit from an explicit link between experiments on physiological responses and models of termite demography given environmental variation, especially in light of sets of species likely to interact more often. Properly defining species responses as limiting (rather than mean) ones can reveal otherwise hidden patterns.

## Acknowledgments

We thank the staff of the Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas, and Jonatha Pereira da Silva, Rosinaldo Conceição Nascimento, Pedro José dos Santos Fernandes

and Ana Paula Porto for their support during fieldwork. Hedinaldo Lima provided the soil data. Brian S. Cade provided useful comments on inference for quantile regression models. Ana Paula Albano Araújo, Paulo de Marco Jr., Ana Tourinho, William Magnusson and Marcelo Menin provided valuable suggestions for improving the paper. The first author received a POSGRAD scholarship from the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) during the execution of this work, and financial support from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (# 470375/2006-0; 558318/2009-6).

### Literature cited

- Ackerman, I. L., Constantino, R., Gauch, H. G. Jr., Lehmann, J., Riha, S. J., and E. C. M. Fernandes. 2009. Termite (Insecta: Isoptera) species composition in a primary rain forest and Agroforests in Central Amazonia. *Biotropica* 41:226–233.
- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 32:277–303.
- Adams, E. S., and S. C. Levings. 1987. Territory size and population limits in mangrove termites. *Journal of Animal Ecology* 56:1069–1081.
- Adams, E. S., and W. R. Tschinkel. 2001. Mechanisms of population regulation in the fire ant *Solenopsis invicta*: An experimental study. *Journal of Animal Ecology* 70:355–369.
- Anderson, M. J. 2008. Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366:16–27.
- Apolinário, F. B. 1993. Composição faunística e hábitos de nidificação de térmitas (Insecta, Isoptera) em floresta de terra firme na Amazônia Central. MSc. dissertation, INPA/FUA, Manaus, AM, Brazil. 72 p.
- Apolinário, F. B. 2000. Estudos ecológicos acerca de ninhos de térmitas (Insecta, Isoptera) em floresta de terra firme da Amazônia Central, com ênfase em *Anoplotermes banksi* Emerson 1925. PhD. Thesis, INPA/FUA, Manaus, AM, Brazil. 150 p.



- Araújo, F. S., Araújo, A. P. A., Silva, W. M. Jr., Neto, J. A. A. M., and O. DeSouza. 2010. Bottom-up effects on selection of trees by termites (Insecta: Isoptera). *Sociobiology* 55:725–733.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157:101–118.
- Austin, M. P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200:1–19.
- Bandeira, A. G. 1979. Ecologia de cupins (Insecta: Isoptera) da Amazônia Central: efeitos do desmatamento sobre as populações. *Acta Amazonica* 9:481–499.
- Barton, K. 2011. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.0.0. <<http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>
- Begon, M., Fairbanks, L., and R. Wall. 1986. Is there a self-thinning rule for animal populations? *Oikos* 46:122–124.
- Benzie, J. A. H. 1986. The distribution, abundance, and the effects of fire on mound building termites (*Trinervitermes* and *Cubitermes* spp., Isoptera: Termitidae) in northern guinea savanna West Africa. *Oecologia* 70:559–567.
- Bourguignon, T., Leponce, M., and Y. Roisin. 2010.  $\beta$ -Diversity of termite assemblages among primary French Guiana rain forests. *Biotropica* (in press).
- Bourguignon, T., Sobotník, J., Lepoint, G. Martin, J. M., Hardy, O. J., Dejean, A., and Y. Roisin. 2011. Feeding ecology and phylogenetic structure of a complex neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotope ratios. *Ecological Entomology* 36:261–269.
- Buckley, L. B., Rodda, G. H., and W. Jetz. 2008. Thermal and energetic constraints on ectotherm abundance: a global test using lizards. *Ecology* 89: 48–55.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., and K. P. Huyvaert. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:23–35.
- Buschini, M. L. T. 1999. Spatial distribution of nests of *Nasutitermes* sp. (Isoptera: Termitidae) in a cerrado area in Southeastern Brazil. *Environmental Entomology* 28:618–621.
- Cade, B. S., Terrell, J. W., and R. L. Schroeder. 1999. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology* 80:311–323.

- Cade, B. S., Noon, B. R., and C. H. Flather. 2005. Quantile regression reveals hidden bias and uncertainty in habitat models. *Ecology* 86:786–800.
- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42:710–723.
- Constantino, R. 1991. Notes on *Neocapritermes* Holmgren, with description of two new species from the Amazon Basin (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Goeldiana Zoologia* 7:1–13.
- Constantino, R. 1992. Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. *Biotropica* 24:420–430.
- Constantino, R. 1995. Revision of the Neotropical termite genus *Syntemes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 55:455–518.
- Costa, F.C.C.; Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity – the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação* 8:3–12.
- Davies, R. G., Hernández, L. M., Eggleton, P., Didham, R. K., Fagan, L. L., and N. N. Winchester. 2003. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology* 19:509–524.
- DeSouza, O. F. F., and V. K. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10:197–206.
- Filloy, J., and M. I. Belloq. 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120:291–298.
- Fréchette, M., and D. Lefaivre. 1995. On self-thinning in animals. *Oikos* 73:425–428.
- Ghazoul, J., and D. Sheil. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Gogina, M., Glockzin, M., and M. L. Zettler. 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 2. Modelling and prediction. *Journal of Marine Systems* 80:57–70.
- Green, J. M.; Scharf, M. E., and G. W. Bennett. 2005. Impacts of soil moisture level on consumption and movement of three sympatric subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in a laboratory assay. *Journal of Economic Entomology* 98(3):933–937.
- Guillaumet, J. L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia* 43:241–251.

- Guiñez, R. 2005. A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40:1–6.
- Holt, J. A. 1996. Mound-building termites and soil microbial biomass: an interaction influencing termite abundance. *Insectes Sociaux* 43:427–434.
- Hou, C., Kaspari, M., Zanden, H. B. V., and J. F. Gillooly. 2010. Energetic basis of colonial living in social insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:3634–3638.
- Huston, M. A. 2002. Introductory essay: critical issues for improving predictions. Pages 7-21 *in* J. M. Scott, P. J. Heglund, F. Samson, J. Haufler, M. Morrison, M. Raphael, and B. Wall, editors. *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*. Island Press, Covelo, California, USA.
- Jeyasingh, P. D., and C. A. Fuller. 2004. Habitat-specific life-history variation in the Caribbean termite *Nasutitermes acajutlae* (Isoptera: Termitidae). *Ecological Entomology* 29:606–613.
- Josens, G., and K. Soki. 2010. Relation between termite numbers and the size of their mounds. *Insectes Sociaux* 57:303–316.
- Kaiser, M. S., Speckman, P. L., and J. R. Jones. 1994. Statistical models for limiting nutrient relations in inland waters. *Journal of the American Statistical Association* 89:410–423.
- Kaspari, M. 1996. Testing resource-based models of patchiness in litter ants. *Oikos* 73:443–454.
- Kaspari, M., Alonso, L., and S. O’Donnell. 2000. Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:485–489.
- Koenker, R. 2010. *quantreg: Quantile Regression*. R package version 4.50. <<http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>>
- Korb, J., and K. E. Linsenmair. 2001. The causes of spatial patterning of mounds of a fungus-cultivating termite: results from nearest-neighbour analysis and ecological studies. *Oecologia* 127:324–333.
- Krebs, C. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Research* 29:1–10.
- Krishna, K. and R. L. Araujo. 1968. A revision of the neotropical genus *Neocapritermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 138:84–138.
- Lancaster, J., and L. R. Belyea. 2006. Defining the limits to local density: alternative views of abundance–environment relationships. *Freshwater Biology* 51:783–796.

- Levin, S. E. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73:1943–1967.
- Levings, S. C., and E. S. Adams. 1984. Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove forest. *Journal of Animal Ecology* 53:705–714.
- Lobón-Cerviá, J. 2008. Habitat quality enhances spatial variation in the self-thinning patterns of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:2006–2015.
- Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Paiva, R. Q., Monteiro, T. F., Souza, L. S., and B. Kruijt. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10:592–600.
- Martius, C. 1994. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. *Pedobiologia* 38:407–428.
- Martius, C. 1997. The termites. Pages 361–371 in W. J. Junk, editor. *The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Martius, C., and J. A. Ribeiro. 1996. Colony populations and biomass in nests of the Amazonian forest termite *Anoplotermes banksi* Emerson (Isoptera: Termitidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31:82–86.
- Mill, A.E. 1984. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *Journal of Natural History* 18:405–410.
- Palin, O. F., Eggleton, P., Malhi, Y., Girardin, C. A. J., Rozas-Da'vila, A., and C. L. Parr. 2010. Termite diversity along an Amazon–Andes elevation gradient, Peru. *Biotropica* 43:100–107.
- Palmer, T. M. 2004. Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal behavior* 68:993–1004.
- Picker, M. D., Hoffman, M. T., and B. Leverton. 2007. Density of *Microhodotermes viator* (Hodotermitidae) mounds in southern Africa in relation to rainfall and vegetative productivity gradients. *Journal of Zoology* 271:37–44.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>
- Ribeiro, J. A. 1997. Ecologia de *Labiotermes labralis* (Isoptera: Termitidae) em florestas de terra firme na Amazônia. PhD. Thesis, INPA/FUA, Manaus. 172 p.

- Roisin, Y., and M. Leponce. 2004. Characterizing termite assemblages in fragmented forests: A test case in the Argentinian Chaco. *Austral Ecology* 29:637–646.
- Rossaro, B. 1991. Chironomids and water temperature. *Aquatic insects* 13:87–98.
- San Jose, A. J., Montes, R., Stansly, P. A. and B. Bentley. 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building nasute termites in *Trachypogon* savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21:353–358.
- Shellman-Reeve, J. 1994. Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defense. *Journal of Animal Ecology* 63:921–932.
- Sobotník, J., Jirosová, A., and R. Hanus. 2010. Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology* 56:1012–1021.
- Schröder, H. K. Andersen, H. E., and K. Kiehl. 2005. Rejecting the mean: estimating the response of fen plant species to environmental factors by non-linear quantile regression. *Journal of Vegetation Science* 16:373–382.
- Ståhl, G., Ringvall, A., and J. Fridman. 2001. Assessment of coarse woody debris: a methodological overview. *Ecological Bulletins* 49:57–70.
- Stephens, P. A., Buskirk, S. W., and C. M. del Rio. 2006. Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 22:192–197.
- White, E. P., S. K. Ernest, A. J. Kerkhoff, and B. J. Enquist. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 22:323–330.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Balknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Van Wagner, C. E. 1982. Practical aspects of the line intersect method. Canadian Forestry Service, Chalk River, Ontario, Canada.
- Vasconcellos, A. 2010. Biomass and abundance of termites in three remnant areas of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54:455–461.
- Vaz, S., Martin, C. S., Eastwood, P. D., Ernande, B., Carpentier, A., Meaden, G. J., and F. Coppin. 2008. Modelling species distributions using regression quantiles. *Journal of Applied Ecology* 45:204–217.
- Yamada, A., Inoue, T., Wiwatwitaya, D., Ohkuma, M., Kudo, T., Abe, T., and A. Sugimoto. 2005. Carbon mineralization by termites in tropical forests, with emphasis on fungus combs. *Ecological Research* 20:453–460.

Yanoviak, S. P., and M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:259–266.

## Síntese

A despeito da importância da experimentação na identificação de causalidades na natureza, a ecologia depende em grande parte de estudos observacionais, tanto para sugerir quanto para validar suas hipóteses. Isto se deve principalmente ao fato de que o domínio de interesse dos ecólogos envolve entidades difíceis ou mesmo impossíveis de manipular, como padrões de abundância, diversidade e substituição de espécies. Tais padrões resultam da ação simultânea de inúmeros fatores, o que coloca o seu estudo em uma situação inusitada: se por um lado sua explicação depende do reconhecimento de sua complexidade, por outro lado formalizar este reconhecimento pode incorrer em um grau de sofisticação que torna a interpretação destes mesmos padrões ainda mais difícil. Não obstante, esta interpretação é facilitada quando as definições empregadas na análise são claramente articuladas aos conceitos que alicerçam a teoria pertinente.

O capítulo 1 ressaltou características que geram os padrões de abundância em relação a gradientes ambientais e mostrou como estes padrões podem ser deduzidos a partir do conceito ecológico fundamental de fator limitante. Dentre estas características, estão a variação inconstante da abundância ao longo do gradiente, contida entre zero e um limite cuja forma reflete a própria forma da resposta da espécie ao fator considerado. Interessantemente, o conceito de limitação, combinado às peculiaridades de dados de abundância, sugere a conclusão um tanto anti-intuitiva de que a informação ecologicamente relevante nestas situações estaria não na concentração dos dados, mas em usualmente poucas observações extremas (*outliers*). Estas propriedades são ecoadas pelos padrões revelados para as três espécies de cupins construtores no capítulo 2.

Este trabalho apresenta evidência favorável à limitação de populações naturais de cupins por múltiplos fatores em interação, e exemplifica a importância da consistência entre conceitos teóricos e o método de análise, além de sugerir novas interpretações para resultados anteriores. Os padrões de variação espacial das abundâncias de *A. banksi*, *N. braziliensis* e *L. labralis* na área de estudo são consistentes com limitação indireta pelo teor de argila do solo (mediado pela umidade), limitação direta pelo tamanho mediano de colônias da mesma espécie (refletindo

competição intraespecífica por espaço), e limitação direta pelo estoque de alimento, cujo efeito aparente está sujeito à variação devido a interações interespecíficas como competição.

Não obstante, nenhum método de análise deve ser visto como uma panacéia: a inferência da causalidade entre os gradientes considerados e a abundância das espécies estudadas depende em grande parte de informação advinda de outras fontes. Os fatores limitantes considerados aqui certamente não são os únicos a afetar a abundância de cupins. Além disto, o possível efeito de interações interespecíficas sobre os padrões de distribuição observados sugere que estudos futuros deveriam considerar o quanto as tendências limitantes detectadas para uma espécie estão sujeitas à “deformação” por outras espécies. Os resultados aqui apresentados também sugerem que a expressão particular das respostas das espécies estudadas na escala amostrada é mediada por uma característica biológica fundamental, o tamanho corporal. O tamanho corporal parece particularmente sujeito a este papel porque afeta o metabolismo e, portanto, a aquisição de energia (especialmente estruturada) por animais.

A despeito do acúmulo de dados sobre padrões de abundância de diferentes táxons ao longo de diferentes gradientes ambientais, ainda é difícil prever precisamente a forma das respostas das espécies. Esta linha de pesquisa tem sido elaborada principalmente na ecologia vegetal, mas um esforço similar é claramente relevante também ao estudo da distribuição animal e as análises aqui apresentadas ilustram uma abordagem para a questão. Uma vez que o entendimento dos mecanismos subjacentes à distribuição de espécies individuais está diretamente relacionado ao entendimento da coexistência entre espécies, é importante que estas questões sejam igualmente consideradas na explicação dos padrões de diversidade e substituição de espécies no espaço.



## Referências bibliográficas

- Ackerman, I.L.; Constantino, R.; Gauch, H.G.Jr.; Lehmann, J.; Riha, S.J.; Fernandes, E.C.M. 2009. Termite (Insecta: Isoptera) species composition in a primary rain forest and Agroforests in Central Amazonia. *Biotropica*, 41: 226-233.
- Adams, E.S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, 32: 277-303.
- Adams, E.S.; Levings, S.C. 1987. Territory size and population limits in mangrove termites. *Journal of Animal Ecology* 56: 1069-1081.
- Adams, E.S.; Tschinkel, W.R. 2001. Mechanisms of population regulation in the fire ant *Solenopsis invicta*: An experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 70: 355-369.
- Allen, D.C.; Vaughn, C.C. 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 383-394.
- Al-Khafaji, K.; Tuljapurkar, S.; Carey, J.R.; Page, R.E. Jr. 2009. Hierarchical demography: a general approach with an application to honey bees. *Ecology*, 90(2): 556-566.
- Anderson, M.J. 2008. Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 16-27.
- Apolinário, F.B. 1993. Composição faunística e hábitos de nidificação de térmitas (Insecta, Isoptera) em floresta de terra firme na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 72pp.
- Apolinário, F.B. 2000. Estudos ecológicos acerca de ninhos de térmitas (Insecta, Isoptera) em floresta de terra firme da Amazônia Central, com ênfase em *Anoplotermes banksi* Emerson 1925. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 150 pp.
- Araújo, F.S.; Araújo, A.P.A.; Silva, W.M.Jr.; Neto, J.A.A. M.; DeSouza, O. 2010. Bottom-up effects on selection of trees by termites (Insecta: Isoptera). *Sociobiology*, 55: 725-733.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.

- Austin, M.P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200: 1-19.
- Austin, M.P.; Belbin, L.; Meyer, J.A.; Doherty, M.D.; Luoto, M. 2006. Evaluation of statistical models for predicting plant species distributions: role of artificial data and theory. *Ecological Modelling*, 199: 197-216.
- Bandeira, A.G. 1979. Ecologia de cupins (Insecta: Isoptera) da Amazônia Central: efeitos do desmatamento sobre as populações. *Acta Amazônica*, 9: 481-499.
- Barry, S.; Elith, J. 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, 43: 413-423.
- Barton, K. 2011. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.0.0. <http://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>
- Begon, M.; Fairbanks, L.; Wall, R. 1986. Is there a self-thinning rule for animal populations? *Oikos*, 46: 122-124.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4<sup>th</sup> ed. Blackwell Publishing, Malden, MA. USA. 738pp.
- Benzie, J.A.H. 1986. The distribution, abundance, and the effects of fire on mound building termites (*Trinervitermes* and *Cubitermes* spp., Isoptera: Termitidae) in northern guinea savanna West Africa. *Oecologia*, 70: 559-567.
- Blackburn, T.M.; Brown, V.K.; Doube, B.M.; Greenwood, J.J.D.; Lawton, J.H.; Stork, N.E. 1993. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 62: 519-528.
- Bourguignon, T.; Leponce, M.; Roisin, Y. 2009. Insights into the termite assemblage of a neotropical rainforest from the spatio-temporal distribution of flying alates. *Insect conservation and diversity*, 2: 153-162.
- Bourguignon, T.; Leponce, M.; Roisin, Y. 2010.  $\beta$ -Diversity of termite assemblages among primary French Guiana rain forests. *Biotropica*, (in press).
- Bourguignon, T.; Sobotník, J.; Lepoint, G.; Martin, J.M.; Hardy, O.J.; Dejean, A.; Roisin, Y. 2011. Feeding ecology and phylogenetic structure of a complex neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotope ratios. *Ecological Entomology*, 36: 261-269.
- Buckley, L.B.; Rodda, G.H.; Jetz, W. 2008. Thermal and energetic constraints on ectotherm abundance: a global test using lizards. *Ecology*, 89: 48-55.

- Burnham, K.P.; Anderson, D.R.; Huyvaert, K.P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65:23-35.
- Buschini, M.L.T. 1999. Spatial distribution of nests of *Nasutitermes* sp. (Isoptera: Termitidae) in a cerrado area in Southeastern Brazil. *Environmental Entomology*, 28: 618-621.
- Cade, B.S.; Terrell, J.W.; Schroeder, R.L. 1999. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology*, 80: 311-23.
- Cade, B.S.; Noon, B.R. 2003. A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 412-420.
- Cade, B.S.; Noon, B.R.; Flather, C. H. 2005. Quantile regression reveals hidden bias and uncertainty in habitat models. *Ecology*, 86: 786-800.
- Cade, B. S.; Dong, Q. 2008. A quantile count model of water depth constraints on Cape Sable seaside sparrows. *Journal of Animal Ecology*, 77: 47-56.
- Chapman, R.E.; Bourke, A.F.G. 2001. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. *Ecology Letters*, 4: 650-662.
- Chase, J.M.; Leibold, M.A.; Downing, A.L.; Shurin, J. B. 2000. The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology*, 81: 2485-2497.
- Colwell, R.K.; Rangel, T.F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2): 19651-19658.
- Constantino, R. 1991. Notes on *Neocapritermes* Holmgren, with description of two new species from the Amazon Basin (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Goeldiana Zoologia*, 7: 1-13.
- Constantino, R. 1992. Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 24: 420-430.
- Constantino, R. 1995. Revision of the Neotropical termite genus *Syntemes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 55: 455-518.
- Constantino, R.; Acioli, A. N. S. 2006 . Termite diversity in Brazil (Insecta: Isoptera). In: Moreira, F. M. S.; Siqueira, J. O.; Brussaard, L. *Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems*. CABI. p. 117-128.
- Costa, F.C.; Guillaumet, J.L.; Lima, A.P.; Pereira, O.S. 2008. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20: 1-10.

- Costa, F.C.C.; Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity – the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, 8: 3-12.
- Davies, R. G.; Hernández, L. M.; Eggleton, P.; Didham, R. K.; Fagan, L. L.; Winchester, N. N. 2003. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 509-524.
- DeSouza, O.F.F.; Brown, V.K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 197-206.
- Downes, B. J.; Lancaster, J. 2010. Does dispersal control population densities in advection-dominated systems? A fresh look at critical assumptions and a direct test. *Journal of Animal Ecology*, 79: 235-248.
- Dunham, J.B.; Cade, B.S.; Terrell, J.W. 2002. Influences of spatial and temporal variation on fish-habitat relationships defined by regression quantiles. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131: 86-98.
- Dupont, L.; Roy, V.; Bakkali, A.; Harry, M. 2009. Genetic variability of the soil-feeding termite *Labiotermes labralis* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Amazonian primary forest and remnant patches. *Insect Conservation and Diversity*, 2: 53-61.
- Duval, T.P.; Waddington, J.M.; Branfireun, B.A. 2011. Hydrological and biogeochemical controls on plant species distribution within calcareous fens. *Ecohydrology*, (in press).
- Eastwood, P.D.; Meaden, G.J.; Carpentier, A.; Rogers, S.I. 2003. Estimating limits to the spatial extent and suitability of sole (*Solea solea*) nursery grounds in the Dover Strait. *Journal of Sea Research*, 50: 151-165.
- Elith, J.; Leathwick, J.R.; Hastie, T. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77: 802-813.
- Elith, J.; Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697.
- Elith, J.; Graham, C.H. 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? -- on finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*,
- Filloy, J.; Bellocq, M.I. 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 120:291-298.

- Fréchette, M.; Lefaiivre, D. 1995. On self-thinning in animals. *Oikos*, 73:425-428.
- Galton, F. 1987. The geometric mean, in vital and social statistics. *Proceedings of the Royal Society of London*, 29: 365-367.
- Ghazoul, J.; Sheil, D. 2010. *Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK. 496pp.
- Giardiana, C.P.; Ryan, M.G. 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404: 858-861.
- Gogina, M.; Glockzin, M.; Zettler, M.L. 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 2. Modelling and prediction. *Journal of Marine Systems*, 80: 57-70.
- Green, J.M.; Scharf, M.E., Bennett, G.W.. 2005. Impacts of soil moisture level on consumption and movement of three sympatric subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in a laboratory assay. *Journal of Economic Entomology*, 98: 933-937.
- Guillaumet, J.L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia*, 43: 241-251.
- Guíñez, R. 2005. A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40: 1-6.
- Guisan, A.; Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan, A.; Lehmann, A.; Ferrier, S.; Austin, M.; Overton, J.M.C.; Aspinall, R.; Hastie, T. 2006. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43: 386-392.
- Haire, S.L.; Bock, C.E.; Cade, B.S.; Bennett, B.C. 2000. The role of landscape and habitat characteristics in limiting abundance of grassland nesting songbirds in an urban open space. *Landscape Urban Plan*, 48: 65-82.
- Hao, L.; Naiman, D.Q. 2007. *Quantile regression*. Quantitative applications in the social sciences. SAGE Publications, Thousand Oaks, CA, USA. 136pp.
- Hiddink, J.G.; Kaiser, M.J. 2005. Implications of Liebig's law of the minimum for the use of ecological indicators based on abundance. *Ecography*, 28: 264-271.
- Hilborn, R.; Stearns, S.C. 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheoretica*, 31: 145-164.

- Hirzel, A.H.; Le Lay, G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1372-1381.
- Holt, J. A. 1996. Mound-building termites and soil microbial biomass: an interaction influencing termite abundance. *Insectes Sociaux*, 43: 427-434.
- Hou, C.; Kaspari, M.; Zanden, H.B.V.; Gillooly, J.F. 2010. Energetic basis of colonial living in social insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 3634-3638.
- Huston, M.A., 2002. Introductory essay: Critical issues for improving predictions. In: Scott, J. M.; Heglund, P.J.; Samson, F.; Haufler, J.; Morrison, M.; Raphael, M.; Wall, B. (Eds.). *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*. Island Press, Covelo, CA, USA. pp. 7-21.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Jeyasingh, P.D.; Fuller, C.A. 2004. Habitat-specific life-history variation in the Caribbean termite *Nasutitermes acajutlae* (Isoptera: Termitidae). *Ecological Entomology*, 29: 606-613.
- Johnson, C.N.; VanDerWal, J. 2009. Evidence that dingoes limit abundance of a mesopredator in eastern Australian forests. *Journal of Applied Ecology*, 46: 641-646.
- Josens, G.; Soki, K. 2010. Relation between termite numbers and the size of their mounds. *Insectes Sociaux*, 57: 303-316.
- Jouquet, P.; Traoré, S.; Choosal, C.; Harmann, C.; Bignell, D. 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology*, 47: 215-222.
- Kaiser, M.S.; Speckman, P.L.; Jones, J.R. 1994. Statistical models for limiting nutrient relations in inland waters. *Journal of the American Statistical Association*, 89: 410-23.
- Kaspari, M. 1996. Testing resource-based models of patchiness in litter ants. *Oikos*, 73: 443-454.
- Kaspari, M.; Alonso, L.; O'Donnell, S. 2000. Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267:485-489.
- Katz, R.W.; Brish, G.S.; Parlanges, M.B. 2005. Statistic of extremes: modeling ecological disturbances. *Ecology*, 86: 1124-1134.
- Keeley, N.B.; Macleod, C.K.; Forrest, B.M. 2011. Combining best professional judgement and quantile regression splines to improve characterisation of macrofaunal responses to enrichment. *Ecological Indicators*, (in press).

- Knight, C.A.; Molinari, N.A.; Petrov, D.A. 2005. The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. *Annals of Botany*, 95: 177-190.
- Koenker, R. 2005. *Quantile regression*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 368pp.
- Koenker, R. 2010. quantreg: Quantile Regression. R package version 4.50. <http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>
- Koenker, R.; Basset, G. Jr. 1978. Regression quantiles. *Econometrica*, 46: 33-50.
- Koenker, R.; Machado, J.A.F. 1999. Goodness of fit and related inference processes for quantile regression. *Journal of the American Statistical Association* 94: 1296-1310.
- Korb, J.; Linsenmair, K.E. 2001. The causes of spatial patterning of mounds of a fungus-cultivating termite: results from nearest-neighbour analysis and ecological studies. *Oecologia*, 127: 324-333.
- Krebs, C. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Research*, 29: 1-10.
- Lawler, J.J.; Shafer, S.L.; White, D.; Kareiva, P.; Maurer, E.P.; Blaustein, A.R.; Bartlein, P.J. 2009. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, 90: 588-97.
- Krishna, K.; Araujo, R.L. 1968. A revision of the neotropical genus *Neocapritermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 138: 84-138.
- Lancaster, J.; Belyea, L.R. 2006. Defining the limits to local density: alternative views of abundance–environment relationships. *Freshwater Biology*, 51: 783-796.
- Lepage, M.; Darlington, J.P.E.C. 2000. Population dynamics of termites. In: Abe, T.; Bignell, D.E.; Higashi, M. (eds.). *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 333-362.
- Lewontin, R.C. 1974. The analysis of variance and the analysis of causes. *American Journal of Human Genetics*, 26: 400-411.
- Levin, S.E. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Levings, S.C.; Adams, E.S. 1984. Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove forest. *Journal of Animal Ecology*, 53: 705-714.
- Lobón-Cerviá, J. 2008. Habitat quality enhances spatial variation in the self-thinning patterns of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 2006-2015.

- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Souza, L.S; Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592-600.
- Malthus, T. 1798. *An essay on the principle of population*. St. Paul's Church-Yard, London, UK. 125pp.
- Mallet, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363:2971–2986.
- Martius, C. 1994. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. *Pedobiologia*, 38: 407-428.
- Martius, C. 1997. The termites. In: Junk, W. J. (Ed). *The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. p. 361–371.
- Martius, C.; Ribeiro, J.A. 1996. Colony populations and biomass in nests of the Amazonian forest termite *Anoplotermes banksi* Emerson (Isoptera: Termitidae). *Studies on the Neotropical Fauna and Environment*, 31: 82-86.
- McAlpine, C.A.; Rhodes, J.R.; Bowen, M.E.; Lunney, D.; Callaghan, J.G.; Mitchell, D.L.; Possingham, H.P. Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology*, 1-10.
- McClain, C.R.; Rex, M.A. 2001. The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. *Marine Biology*, 139: 681-85.
- McCune, B. 2006. Non-parametric habitat models with automatic interactions. *Journal of Vegetation Science*, 17: 819-830.
- Marenya, P.P.; Barret, C.B. 2009. State-conditional fertilizer yield response on Western Kenyan farms. *American Journal of Agricultural Economics* 91: 991-1006.
- Mill, A.E. 1984. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *Journal of Natural History*, 18: 405-410.
- Mills, A.; Fey, M.; Donaldson, J.; Todd, S.; Theron, L. 2006. Soil infiltrability as a driver of plant cover and species richness in the semi-arid Karoo, South Africa. *Plant Soil*, 320: 321-332.
- Moraes, J.; Franklin, E.; Morais, J.W.; Souza, J.L.P. 2011. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter gradients on their



- qualitative and quantitative composition in 64 km<sup>2</sup> of forest in Amazonia. *Experimental and Applied Acarology*, 55: 39-63.
- Murray, K.; Conner, M.M. 2009. Methods to quantify variable importance: implications for the analysis of noisy ecological data. *Ecology*, 90: 348-355.
- Northcott, R. 2008. Can ANOVA measure causal strength? *The Quarterly Review of Biology*, 83: 47-55.
- Oksanen, J.; Minchin, P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, 157: 119-129.
- Olden, J.D.; Lawler, J.J.; Poff, N.L.; 2008. Machine learning methods without tears: a primer for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 83: 171:193.
- Palin, O.F.; Eggleton, P.; Malhi1, Y.; Girardin, C.A.J.; Rozas-Da'vila, A.; Parr, C.L. 2010. Termite diversity along an Amazon–Andes elevation gradient, Peru. *Biotropica*, 43: 100-107.
- Palmer, T.M. 2004. Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal behavior*, 68: 993-1004.
- Pearce, N. 2011. Epidemiology in a changing world: variation, causation and the ubiquitous risk factors. *International Journal of Epidemiology*, 40: 503-512.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, 78: 419-433.
- Picker, M.D.; Hoffman, M.T.; Leverton, B. 2007. Density of *Microhodotermes viator* (Hodotermitidae) mounds in southern Africa in relation to rainfall and vegetative productivity gradients. *Journal of Zoology*, 271: 37-44.
- Pigliucci, M. 2002. Are ecology and evolutionary biology “soft” sciences? *Annales Zoologici Fennici*, 39: 87-98.
- Ploeg, R.R. van der; Bohm, W.; Kirkham, M.B. 1999. On the origin of the theory of mineral nutrition of plants and the law of the minimum. *Journal of the American Soil Science Society*. 63: 1055-1062
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>

- Randin, C.F.; Dirnböck, T.; Dullinger, S.; Zimmermann, N.E.; Zappa, M.; Guisan, A. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, 33: 1689-1703.
- Regan, H.M.; Colyvan, M.; Burgman, M.A. 2002. A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological Applications*, 12: 618-628.
- Ribeiro, J.A. 1997. *Ecologia de Labiotermes labralis (Isoptera: Termitidae) em florestas de terra firme na Amazônia*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 172pp.
- Rodríguez, J.P.; Brotons, L.; Bustamante, J.; Seoane, J. The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 13: 243-251.
- Roisin, Y.; Leponce, M. 2004. Characterizing termite assemblages in fragmented forests: A test case in the Argentinian Chaco. *Austral Ecology*, 29: 637-646.
- Rossaro, B. 1991. Chironomids and water temperature. *Aquatic insects*, 13: 87-98.
- Royle, J.A.; Nichols, J.D.; Kéry, M. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is Imperfect. *Oikos*, 110: 353-359.
- Rübel, E. 1935. The replaceability of ecological factors and the Law of the Minimum. *Ecology*, 16: 336-341.
- San Jose, A. J.; Montes, R.; Stansly, P. A.; Bentley, B. 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building nasute termites in *Trachypogon* savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica*, 21: 353-358.
- Scharf, F.S.; Juanes, F.; Sutherland, M. 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology*, 79: 448-60.
- Scheiner, S.M.; Willig, M.R. 2008. A general theory of ecology. *Theoretical Ecology*, 1: 21-28.
- Shellman-Reeve, J. 1994. Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defense. *Journal of Animal Ecology*, 63: 921-932.
- Schooley, R.L.; Wiens, J.A. 2005. Spatial ecology of catus bugs: area constraints and patch connectivity. *Ecology*, 86: 1627-1639.
- Schröder, H.K.; Andersen, H.E.; Kiehl, K. 2005. Rejecting the mean: estimating the response of fen plant species to environmental factors by non-linear quantile regression. *Journal of Vegetation Science*, 16: 373-382.

- Sherratt, T.N. & Wilkinson, D.M. 2009. Is nature chaotic? *In: Big questions in ecology and evolution*. T.N. Sherratt & D.M. Wilkinson. Oxford University Press, New York, NY, USA. p. 125-148.
- Smith, T.W.; Lundholm, J.T. 2010. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33: 648-655.
- Soberón, J.M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33: 159-167.
- Sobotník, J.; Jirosová, A.; Hanus, R. 2010. Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology*, 56: 1012-1021.
- Ståhl, G.; Ringvall, A.; Fridman, J. 2001. Assessment of coarse woody debris: a methodological overview. *Ecological Bulletins*, 49: 57-70.
- Stephens, P.A., Buskirk, S.W.; del Rio, C.M. 2006. Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 192-197.
- Stewart, M. 2006. Conserving resources and building productivity...A case for fertilizer BMPs. *Better Crops*, 90(2): 4-6.
- Terrell, J.W.; Cade, B.S.; Carpenter, J.; Thompson, J.M. 1996. Modeling stream fish habitat limitations from wedged-shaped patterns of variation in standing stock. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125: 104-17.
- Thomson, J.D.; Weiblen, G.; Thomson, B.A.; Alfaro, S.; Legendre, P. 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers and rocks. *Ecology*, 77: 1698-1715.
- Underwood, A J. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Walker, I. 2005. *The evolution of biological organization as a function of information*. Editora INPA, Manaus. 319pp.
- White, E.P.; Ernest, S.K.; Kerkhoff, A.J.; Enquist, B.J. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 323-330.
- White, T.C.R. 2007. Resolving the limitation-regulation debate. *Ecological Research*, 22: 354-357.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Balknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Van Wagner, C.E. 1982. *Practical aspects of the line intersect method*. Canadian Forestry Service, Chalk River, Ontario, Canada. 18pp.

- Vasconcellos, A. 2010. Biomass and abundance of termites in three remnant areas of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54: 455.
- Vasconcellos, A.; Bandeira, A.G.; Almeida, W.O.; Moura, F.M.S. 2008. Térmitas construtores de ninhos conspícuos em duas áreas de Mata Atlântica com diferentes níveis de perturbação antrópica. *Neotropical Entomology*, 37: 15-19.
- Vasconcellos, A.; Moura, F.M.S. 2010. Wood litter consumption by three species of *Nasutitermes* termites in an area of the Atlantic Coastal Forest in northeastern Brazil. *Journal of Insect Science*, 10: 1-9.
- Vaz, S.; Martin, C.S.; Eastwood, P.D.; Ernande, B.; Carpentier, A.; Meaden, G.J.; Coppin, F. 2008. Modelling species distributions using regression quantiles. *Journal of Applied Ecology*, 45: 204-217.
- Venner, S.; Casas, J. 2005. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 1587-1592.
- Yamada, A.; Inoue, T.; Wiwatwitaya, D.; Ohkuma, M.; Kudo, T.; Abe, T.; Sugimoto, A. 2005. Carbon mineralization by termites in tropical forests, with emphasis on fungus combs. *Ecological Research*, 20: 453-460.
- Yanoviak, S.P.; Kaspari, M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, 89: 259-266.
- Zanini, F.; Pellet, J.; Schmidt, B.R. 2009. The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. *Diversity and Distributions*, 15: 469-480.
- Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A.A.; Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY, USA. 596pp.

## Apêndices

### Appendix I. Details on colony size sampling.

Data on colony size and nest size were obtained for *Anoplotermes banksi* by pooling data from Martius and Ribeiro (1996) and Apolinário (2000). Martius and Ribeiro (1996) collected 7 nests from two sites of primary terra firme forest in May-October 1993 and March 1994 in the Reserva Ducke immediately northeast of Manaus (03° 60' S, 59° 59' W) and the Reserve 1501 of the Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Smithsonian Institution), about 87 km north of Manaus, Amazonas state, Brazil. The nests were taken to the laboratory at Manaus, weighed and opened to obtain the termites which were then counted. Apolinário (2000) collected 10 nests from October 1996 to January 1997 at Reserva Ducke. Nests were transported to laboratory and broken. Termites were extracted with Berlese's apparatus and the remaining individuals were manually collected and counted. To estimate nest size (volume in dm<sup>3</sup>), we divided nest fresh weights given by these authors by the nest specific mass reported by Josens and Soki (2010) for *A. banksi*, 1.20 kg/dm<sup>3</sup>.

Data for *Labiotermes labralis* were obtained from Ribeiro (1997). A total of 18 nests were collected between October 1993 and January 1995, half at Reserva Ducke and half at Reserve of 41 km (PDBFF). Nests were arboreal and their shapes approximated hemiellipsoids attached to surface of trees. The height, width and depth of each nest were measured with a tape measure. Nest volume was calculated using the formula for an oblate hemiellipsoid. Then, subsamples were taken from each nest with a cylindrical soil core extractor (diameter = 3 cm, height = 10 cm). Subsamples were randomly taken from the nest surface in a number proportional to the height of the nest (one subsample each 35 cm). Subsamples were kept in plastic bags and taken to laboratory, where termites were manually extracted and counted. The average number of individuals in the volume of a subsample was then extrapolated to the calculated nest volume to obtain colony size.

Data on colony and nest sizes for *Neocapritermes braziliensis* were sampled at Fazenda UFAM in May 2010 and February 2011. The height and the larger and smaller widths of 16 mounds were measured with a tape measure. Volumes were calculated using the formula for a

prolate hemiellipsoid. Subsamples were randomly taken over the surface of the mound with a cylindrical soil core extractor (diameter = 5 cm, height = 5 cm). The number of subsamples was also proportional to mound height (one subsample for each 15 cm). Subsamples were kept in plastic bags and taken to a field camp, where termites were extracted and kept in alcohol 75%. The resulting material was then transported to a laboratory and quantified. The average number of individuals per volume of subsample was then extrapolated to the calculated mound volume to obtain colony size.

Appendix II. Information theoretic-evaluation of excluded models for the three studied termite species.

Colony size in relation to nest size for *Neocapritermes braziliensis*.

Table 1. Quantile regression models of relation between colony size and nest size for *Neocapritermes braziliensis*, including excluded models (quantiles 0.5, 0.75, 0.9 and 0.95).

Model rank	log-likelihood	Model d.f.	Model quantile	AICc	$\Delta$ AICc	w
1	-16.8025	2	0.5*	38.528	0	0.2801
2	-17.3218	2	0.6	39.5666	1.0386	0.1666
3	-17.3301	2	0.55	39.5833	1.0553	0.1653
4	-17.4148	2	0.65	39.7527	1.2247	0.1518
5	-17.7666	2	0.7	40.4562	1.9282	0.1068
6	-18.3621	2	0.75*	41.6472	3.1192	0.0589
7	-19.0271	2	0.95**	42.9773	4.4493	0.0303
8	-19.427	2	0.8	43.7771	5.2491	0.0203
9	-19.8814	2	0.9**	44.6858	6.1578	0.0129
10	-20.4897	2	0.85	45.9025	7.3745	0.007

Note: \* = nonunique or unstable estimate for the quantile, \*\* = implausible curve (see Fig. 1).

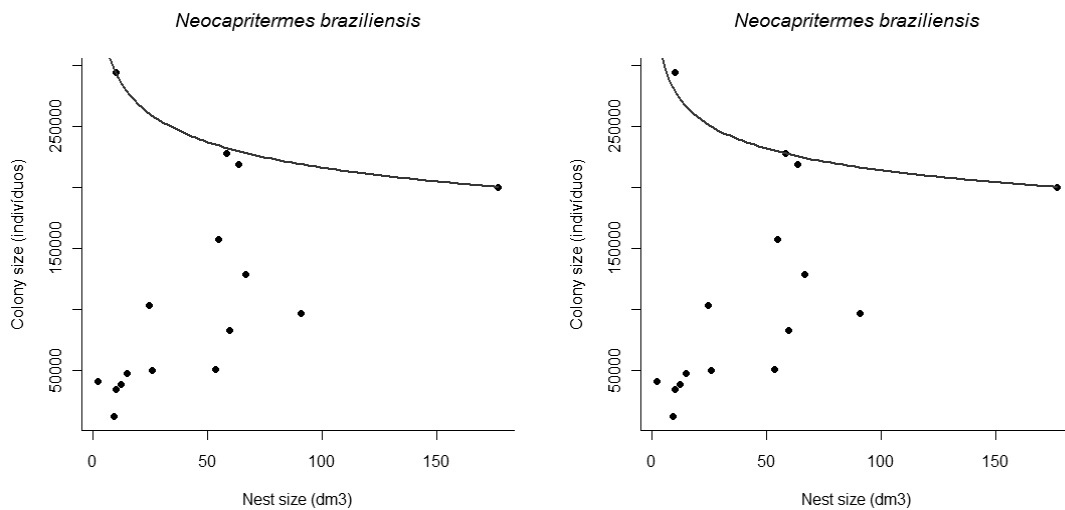


Fig 1. Bivariate scatterplot of relation between colony size and nest size for *N. braziliensis* as predicted by the 95<sup>th</sup> (left) and 90<sup>th</sup> (right) quantile regressions, respectively.

Colony size in relation to nest size for *Labiotermes labralis*.

Table 2. Quantile regression models of relation between colony size and nest size for *L. labralis*, including excluded models (quantiles 0.5 and 0.95).

Model rank	log-likelihood	Model d.f.	Model quantile	AICc	$\Delta$ AICc	w
1	-13.7738	2	0.5*	32.3475	0	0.367
2	-14.4869	2	0.55	33.7738	1.4263	0.1799
3	-14.7046	2	0.6	34.2091	1.8616	0.1447
4	-14.7592	2	0.65	34.3183	1.9708	0.137
5	-15.2077	2	0.7	35.2155	2.868	0.0875
6	-16.1925	2	0.75	37.1849	4.8374	0.0327
7	-16.6075	2	0.8	38.0149	5.6674	0.0216
8	-16.8559	2	0.85	38.5118	6.1642	0.0168
9	-17.4445	2	0.9	39.6889	7.3414	0.0093
10	-18.4483	2	0.95**	41.6967	9.3492	0.0034

Note: \* = nonunique or unstable estimate for the quantile, \*\* = implausible curve (see Fig. 2).

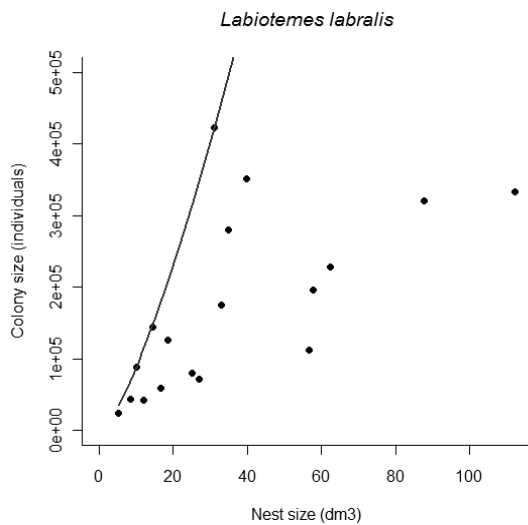


Fig 2. Bivariate scatterplot of relation between colony size and nest size for *L. labralis* as predicted by the 95<sup>th</sup> quantile regression model.



Individual abundance in relation to median colony size for *Anoplotermes banksi*.

Table 3. 95<sup>th</sup> quantile regression models with natural cubic splines for *A. banksi*, including the excluded model (spline d.f. = 5).

Predictor	Response	log-likelihood	Model d.f.	Spline d.f.	AICc	$\Delta$ AICc	$w$
MeCoSi	$\log(\text{InAb} + 1)$	-42.9298	6	5	101.3595	0	0.9747
		-49.9573	4	3	109.4531	8.0936	0.0170
		-49.2690	5	4	110.9381	9.5786	0.0081
		-56.1459	3	2	119.1806	17.8211	0.0001
		-60.0702	2	1	124.5690	23.2095	0
		-461.7997	0	0	925.7373	824.3777	0

Note: MeCoSi = median colony size (individuals), InAb = individual abundance. Model degrees of freedom equal spline degrees of freedom plus one for the intercept parameter.

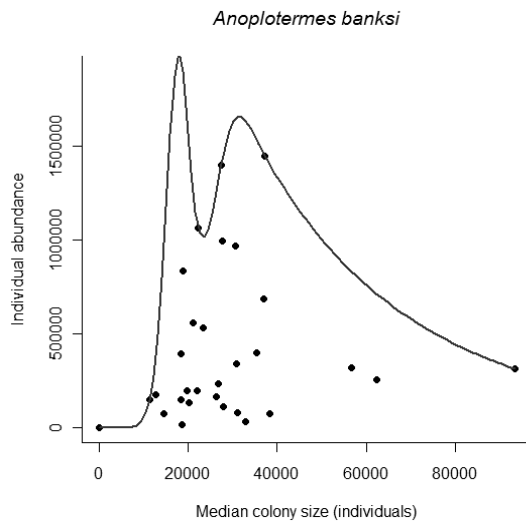


Fig 3. Bivariate scatterplot of relation between *A. banksi* individual abundance and median colony size as predicted by the 95<sup>th</sup> quantile regression assuming a natural cubic spline with 5 d.f.

Appendix III. Information-theoretic evaluation of considered models for the three studied termite species.

Table 1. Information-theoretic summary of quantile regression models for the relation between colony size (individuals) and nest size (dm<sup>3</sup>) in *Anoplotermes banksi* at Fazenda UFAM.

Model rank	log-likelihood	Model d.f.	Quantile	AICc	$\Delta$ AICc	$W$
1	-16.8379	2	0.95	38.5329	0	0.5188
2	-17.6208	2	0.9	40.0988	1.5659	0.2371
3	-18.4151	2	0.85	41.6873	3.1544	0.1072
4	-18.9812	2	0.8	42.8195	4.2866	0.0608
5	-19.3876	2	0.75	43.6323	5.0994	0.0405
6	-20.0472	2	0.7	44.9516	6.4187	0.021
7	-20.8928	2	0.65	46.6428	8.1099	0.009
8	-21.7786	2	0.6	48.4144	9.8815	0.0037
9	-22.7749	2	0.55	50.4069	11.874	0.0014
10	-23.8209	2	0.5	52.4989	13.966	0.0005

Table 2. Information-theoretic summary of quantile regression models for the relation between colony size (individuals) and nest size (dm<sup>3</sup>) in *Neocapritermes braziliensis* at Fazenda UFAM.

Model rank	log-likelihood	Model d.f.	Quantile	AICc	$\Delta$ AICc	$W$
1	-17.3218	2	0.6	39.5666	0	0.2697
2	-17.3301	2	0.55	39.5833	0.0167	0.2675
3	-17.4148	2	0.65	39.7527	0.1861	0.2457
4	-17.7666	2	0.7	40.4562	0.8896	0.1729
5	-19.427	2	0.8	43.7771	4.2105	0.0329
6	-20.4897	2	0.85	45.9025	6.3359	0.0114

Table 3. Information-theoretic summary of quantile regression models for the relation between colony size (individuals) and nest size (dm<sup>3</sup>) in *Labioterme labralis* at Fazenda UFAM.

Model rank	log-likelihood	Model d.f.	Quantile	AICc	$\Delta$ AICc	$W$
1	-14.4869	2	0.55	33.7738	0	0.2857
2	-14.7046	2	0.6	34.2091	0.4353	0.2299
3	-14.7592	2	0.65	34.3183	0.5445	0.2176
4	-15.2077	2	0.7	35.2155	1.4417	0.139
5	-16.1925	2	0.75	37.1849	3.4111	0.0519
6	-16.6075	2	0.8	38.0149	4.2411	0.0343
7	-16.8559	2	0.85	38.5118	4.7379	0.0267
8	-17.4445	2	0.9	39.6889	5.9151	0.0148

Table 4. Information-theoretic summary of the 95<sup>th</sup> quantile regression models with natural cubic splines for *Anoplotermes banksi* at Fazenda da UFAM.

Predictor	Response	Model rank	log-likelihood	Model d.f.	Spline d.f.	AICc	$\Delta$ AICc	w
SCLay	NestAb	1	-113.3092	6	5	242.11830		0.9967
		2	-120.7336	5	4	253.8671	11.74880	0.0028
		3	-125.6574	3	2	258.2037	16.08540	0.0003
		4	-125.2123	4	3	259.963	17.84470	0.0001
		5	-131.3174	1	0	264.7727	22.65440	
		6	-131.3174	2	1	267.0634	24.945	0
	IndAb	1	-439.3335	6	5	894.16710		0.9995
		2	-448.5535	5	4	909.507	15.34	0.0005
		3	-454.7964	2	1	914.0213	19.85420	
		4	-454.7416	3	2	916.3722	22.20510	
		5	-454.6733	4	3	918.8851	24.71810	
		6	-461.7997	1	0	925.7373	31.57020	
SOM	NestAb	1	-121.4758	4	3	252.49010		0.7109
		2	-121.5344	5	4	255.4689	2.9788	0.1603
		3	-120.2303	6	5	255.9605	3.4704	0.1254
		4	-131.3174	1	0	264.7727	12.28260	0.0015
		5	-129.0448	3	2	264.9784	12.48830	0.0014
		6	-131.2146	2	1	266.8579	14.36770	0.0005
	IndAb	1	-444.7382	6	5	904.97640		0.4589
		2	-446.7724	5	4	905.9448	0.9684	0.2828
		3	-448.2946	4	3	906.1277	1.1513	0.2581
		4	-456.5844	3	2	920.0577	15.08130	0.0002
		5	-461.7997	1	0	925.7373	20.76090	
		6	-461.1837	2	1	926.7959	21.81950	
ColSize	log(NestAb + 1)	1	-35.2589	4	3	80.0562	0	0.611
		2	-34.4862	5	4	81.3724	1.3162	0.3164
		3	-34.4776	6	5	84.4553	4.3991	0.0677
		4	-41.8334	3	2	90.5557	10.49950	0.0032
		5	-45.2304	1	0	92.5987	12.54250	0.0012
		6	-45.0572	2	1	94.543	14.48680	0.0004
	log(IndAb + 1)	1	-49.8474	4	3	109.23320		0.6733
		2	-49.1576	5	4	110.7153	1.482	0.3209
		3	-56.0796	3	2	119.048	9.8148	0.005
		4	-60.9387	1	0	124.0154	14.78220	0.0004
		5	-60.0262	2	1	124.481	15.24780	0.0003

Note: SCLay = soil clay content (%), SOM = soil organic matter content (g/soil Kg), ColSize = median colony size (individuals), NestAb = nest abundance, IndAb = individual abundance. Model degrees of freedom equal spline degrees of freedom plus one for the intercept parameter.

Table 5. Information-theoretic summary of the 95<sup>th</sup> quantile regression models with natural cubic splines for *Neocapritermes braziliensis* at Fazenda UFAM.

Predictor	Response	log-likelihood	Model d.f.	Spline d.f.	AICc	$\Delta$ AICc	w
SCLay	NestAb	-69.954	6	5	155.408	0	0.687
		-72.3447	5	4	157.0893	1.6813	0.2964
		-76.6611	4	3	162.8607	7.4527	0.0165
		-83.7042	3	2	174.2973	18.8893	0.0001
		-87.689	2	1	179.8065	24.3985	0
	-103.0569	1	0	208.2517	52.8437	0	
	IndAb	-426.8902	6	5	869.2804	0	0.5673
		-428.9978	5	4	870.3956	1.1152	0.3248
		-431.5322	4	3	872.6029	3.3225	0.1077
		-439.6415	3	2	886.172	16.8916	0.0001
-442.6273		2	1	889.6832	20.4028	0	
-454.9691	1	0	912.0762	42.7959	0		
FDW	NestAb	-78.984	6	5	173.468	0	0.9949
		-85.8292	5	4	184.0585	10.5905	0.005
		-91.4843	4	3	192.507	19.039	0.0001
		-96.8915	3	2	200.6719	27.2038	0
		-99.4293	2	1	203.2873	29.8192	0
	-103.0569	1	0	208.2517	34.7837	0	
	IndAb	-430.4386	6	5	876.3772	0	0.9938
		-437.0621	5	4	886.5242	10.147	0.0062
		-446.1636	4	3	901.8657	25.4885	0
		-451.1896	3	2	909.2681	32.8909	0
-452.7547		2	1	909.9379	33.5608	0	
-454.9691	1	0	912.0762	35.6991	0		
ColSize	log(NestAb + 1)	-19.0953	5	4	50.5906	0	0.958
		-23.7213	4	3	56.9811	6.3905	0.0392
		-27.6929	3	2	62.2748	11.6842	0.0028
		-39.8453	2	1	84.1191	33.5285	0
		-44.1796	1	0	90.4971	39.9065	0
	log(IndAb + 1)	-26.1481	5	4	64.6961	0	0.5448
		-27.7583	4	3	65.0551	0.359	0.4552
		-69.052	3	2	144.993	80.2968	0
		-74.2415	2	1	152.9116	88.2154	0
		-76.2922	1	0	154.7222	90.0261	0

*Note:* SCLay = soil clay content (%), FDW = fallen dead wood volume (m<sup>3</sup>), ColSize = median colony size (individuals), NestAb = nest abundance, IndAb = individual abundance. Model degrees of freedom equal the spline degrees of freedom plus one for the intercept parameter.

Table 6. Information-theoretic summary of the 95<sup>th</sup> quantile regression models with natural cubic splines for *Labiotermes labralis* at Fazenda UFAM.

Predictor	Response	log-likelihood	Model d.f.	Spline d.f.	AICc	$\Delta$ AICc	<i>W</i>
SCLay	NestAb	-39.3224	6	5	94.1449	0	0.6167
		-41.3505	5	4	95.1009	0.956	0.3824
		-48.8513	4	3	107.241	13.0961	0.0009
		-55.7313	3	2	118.3515	24.2066	0
		-57.2523	2	1	118.9333	24.7884	0
	-60.3892	1	0	122.9164	28.7715	0	
	IndAb	-439.548	6	5	894.5953	0	0.4832
		-443.319	4	3	896.1766	1.5813	0.2191
		-442.515	5	4	897.4294	2.8341	0.1171
		-446.743	2	1	897.915	3.3197	0.0919
-445.548		3	2	897.9856	3.3904	0.0887	
-459.267	1	0	920.6712	26.0759	0		
SOM	NestAb	-45.6998	6	5	106.8995	0	0.9637
		-52.105	4	3	113.7485	6.849	0.0314
		-52.6309	5	4	117.6618	10.7623	0.0044
		-60.3892	1	0	122.9164	16.0169	0.0003
		-60.3892	2	1	125.207	18.3075	0.0001
	-59.8542	3	2	126.5972	19.6977	0.0001	
	IndAb	-443.986	4	3	897.5113	0	0.6881
		-443.772	5	4	899.9435	2.4322	0.2039
		-443.031	6	5	901.5622	4.051	0.0908
		-449.005	3	2	904.8994	7.3882	0.0171
-459.267		1	0	920.6712	23.1599	0	
-458.284	2	1	920.9974	23.4862	0		
ColSize	log(NestAb + 1)*	15.5802	3	—————	-24.2716	0	1
		-31.5777	1	—————	65.2933	89.5649	0
	IndAb	-407.4	2	1	819.2286	0	1
		-459.267	1	0	920.6712	101.4426	0

Note: SCLay = soil clay content (%), SOM = soil organic matter content (g/soil Kg), ColSize = median colony size (individuals), NestAb = nest abundance, IndAb = individual abundance. Model degrees of freedom equal spline degrees of freedom plus one for the intercept parameter. Each model is ranked within its pertinent set based on its AIC from the better (i.e.  $\Delta$ AICc = 0) to the worse supported one. \* = response modeled as the modified Ricker function  $Y = b_0 \cdot X^{b_1} \cdot \exp^{-b_2 \cdot X}$  and estimated in its linearized form  $\log(Y + 1) = \log(b_0) + b_1 \cdot \log(X + 1) + b_2 \cdot X$ ; parameters estimated as  $b_0 = 0$ ,  $b_1 = 1.5221 \cdot 10^{-1}$  and  $b_2 = 1.3784 \cdot 10^{-6}$ . See main text for details.

Appendix IV. Relations between abundance and body size among some Amazonian termite species.

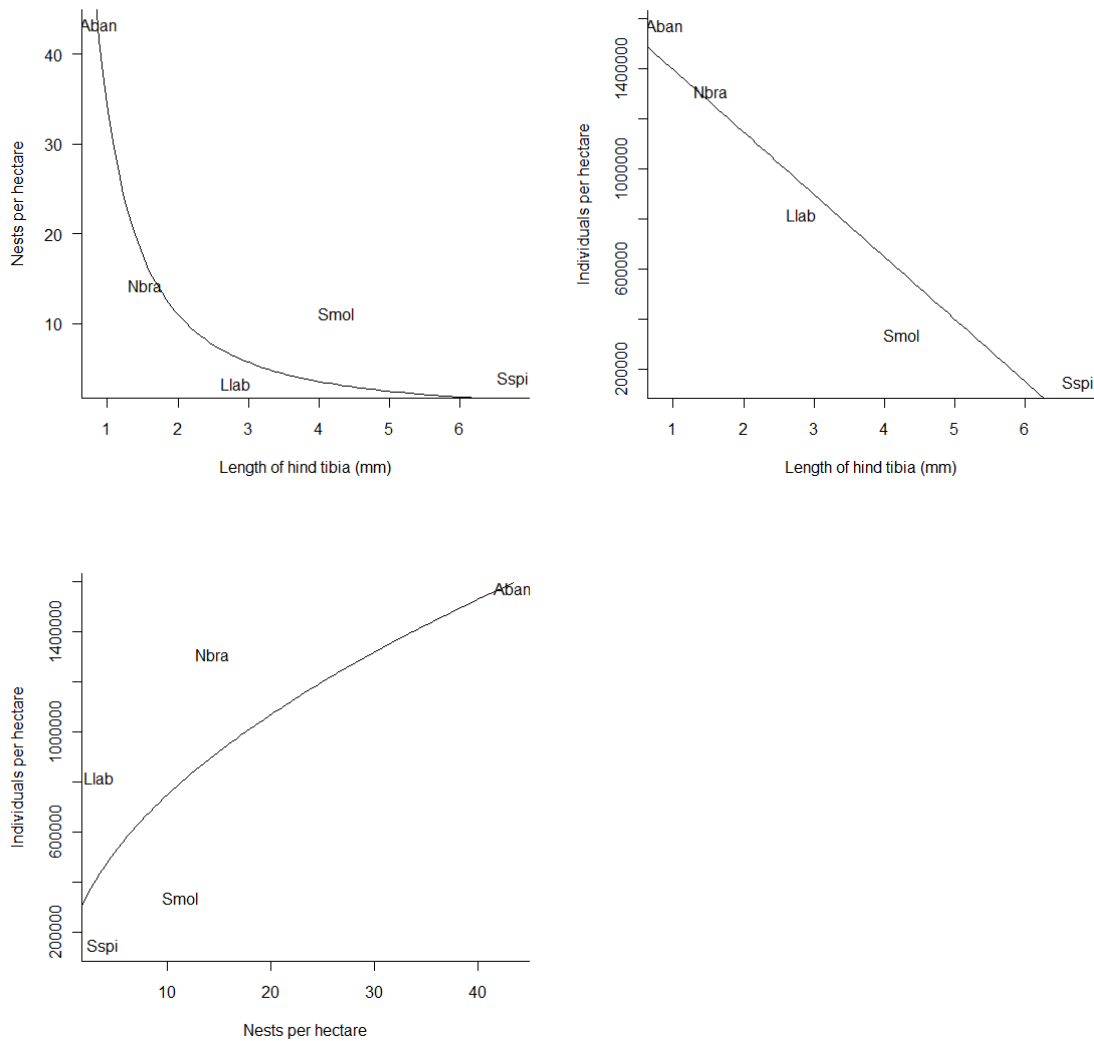
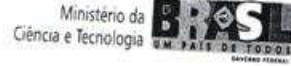


Fig 1. Bivariate scatterplots for nest abundance (top left) and individual abundance (top right) in relation to the length of hind tibia of the imago, and between nest and individual abundances (bottom). Aban = *Anoplotermes banksi*; Nbra = *Neocapritermes braziliensis*; Llab = *Labiotermes labralis*; Smol = *Syntermes molestus*; Sspi = *Syntermes spinosus*. Data for *A. banksi*, *N. braziliensis* and *L. labralis* are from this study, and for *S. molestus* and *S. spinosus* are from Mill (1982) (see main text). Plotted lines are least squares fits, and are intended to aid visual interpretation only.



## AULA DE QUALIFICAÇÃO

### PARECER

Aluno(a): PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO  
 Curso: ECOLOGIA  
 Nível: MESTRADO  
 Orientador(a): ELIZABETH CHILSON  
 Co-Orientador: EDUARDO VENTICINQUE

**Título:**

"EFEITOS AMBIENTAIS SOBRE AS ABUNDÂNCIAS DE NINHOS E BIOMASSAS DE TRÊS ESPÉCIES DE CUPIM CONSTRUTOR (INSECTA: ISOPTERA) EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL".

**BANCA JULGADORA:**

**TITULARES:**

José Wellington de Moraes (INPA)  
 Thierry Gasnier (UFAM)  
 Ana Lúcia Tourinho (INPA)

**SUPLENTES:**

Jorge Luiz de Souza (INPA)  
 Regina Luizão (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
José Wellington de Moraes (INPA)	( ) Aprovado ( ) Reprovado	_____
Thierry Gasnier (UFAM)	( ) Aprovado ( ) Reprovado	_____
Ana Lúcia Tourinho (INPA)	(X) Aprovado ( ) Reprovado	<i>[Signature]</i>
Jorge Luiz de Souza (INPA)	(X) Aprovado ( ) Reprovado	<i>[Signature]</i>
Regina Luizão (INPA)	( ) Aprovado ( ) Reprovado	_____

Paulo Maurício Lima de Azevedo Lima (X) Aprovado  
 Manaus (AM), 15 de março de 2010



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Programa de Pós-graduação em Ecologia**



**Avaliação de dissertação de mestrado**

Título: Efeitos ambientais sobre a abundância de ninhos e biomassa de três espécies de cupim construtor (Insecta, Isoptera) em uma floresta de terra firme na Amazônia central

Aluno: PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO

Orientador: Elizabeth Franklin Chilson

Co-orientadores: Eduardo M. Venticinque e Agno N. S. Acioli

**Avaliador:**

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	<b>Muito bom</b>	<b>Bom</b>	<b>Necessita revisão</b>	<b>Reprovado</b>
Relevância do estudo	( )	( X )	( )	( )
Revisão bibliográfica	( )	( X )	( )	( )
Desenho amostral/experimental	( X )	( )	( )	( )
Metodologia	( )	( X )	( )	( )
Resultados	( )	( X )	( )	( )
Discussão e conclusões	( )	( X )	( )	( )
Formatação e estilo texto	( )	( X )	( )	( )
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	( )	( X )	( )	( )

**PARECER FINAL**

**Aprovada** (Indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)

**Aprovada com correções** (Indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)

**Necessita revisão** (Indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)

**Reprovada** (Indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Natal, 19 de julho de 2011.

**Assinatura**

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
 DCEC/CPEC/INPA  
 CP 478  
 69011-970 Manaus AM  
 Brazil





Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA  
Programa de Pós-graduação em Ecologia



### Avaliação de dissertação de mestrado

Título: Efeitos ambientais sobre a abundância de ninhos e biomassa de três espécies de cupim construtor (Insecta, Isoptera) em uma floresta de terra firme na Amazônia central  
Aluno: PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO  
Orientador: Elizabeth Franklin Chilson  
Co-orientadores: Eduardo M. Venticinque e Agno N. S. Acioli

**Avaliador:** Ana Paula Albano Araujo

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	( )	(x)	( )	( )
Revisão bibliográfica	( )	(x)	( )	( )
Desenho amostral/experimental	( )	(x)	( )	( )
Metodologia	( )	( )	( )	( )
Resultados	( )	(x)	( )	( )
Discussão e conclusões	( )	(x)	( )	( )
Formatação e estilo texto	( )	( )	(x)	( )
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	( )	( )	(x)	( )

#### PARECER FINAL

- Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retomar ao avaliador para reavaliação)
- Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Vitoria da Conquista  
Local

20 de Julho de 2011.  
Data

  
Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
DCEC/CPEC/INPA  
CP 478  
69011-970 Manaus AM  
Brazil



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Programa de Pós-graduação em Ecologia**



**Avaliação de dissertação de mestrado**

Título: Efeitos ambientais sobre a abundância de ninhos e biomassa de três espécies de cupim construtor (Insecta, Isoptera) em uma floresta de terra firme na Amazônia central

Aluno: PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO

Orientador: Elizabeth Franklin Chilson

Co-orientadores: Eduardo M. Venticinque e Agno N. S. Acioli

**Avaliador:**

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	( x )	( )	( )	( )
Revisão bibliográfica	( x )	( )	( )	( )
Desenho amostral/experimental	( x )	( )	( )	( )
Metodologia	( x )	( )	( )	( )
Resultados	( )	( x )	( )	( )
Discussão e conclusões	( x )	( )	( )	( )
Formatação e estilo texto	( x )	( )	( )	( )
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	( x )	( )	( )	( )

**PARECER FINAL**

( x ) **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)

( ) **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retomar ao avaliador para reavaliação)

( ) **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)

( ) **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Goiânia  
Local

27/07/2011,  
Data

*Paulo de Menezes*

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
 DCEC/CPEC/INPA  
 CP 478  
 69011-970 Manaus AM  
 Brazil



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL  
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.


Aos 30 dias do mês de setembro do ano de 2011, às 14:00 horas, na sala de aula da Divisão de Apoio Operacional – DAO/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Marcelo Menin**, da Universidade Federal do Amazonas, o(a) Prof(a). Dr(a). **William Ernest Magnusson**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). **Ana Lúcia Miranda Tourinho**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Flávia Regina Capellotto Costa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). Regina Celi Costa Luizão, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **PEDRO AURÉLIO COSTA LIMA PEQUENO**, intitulada "Efeitos ambientais sobre as abundâncias de ninhos e biomassas de três espécies de cupim construtor (Insecta : Isoptera) em uma floresta de terra firme na Amazônia central", orientado(a) pelo(a) Prof(a). Dr(a). Elizabeth Franklin Chilson e co-orientado(a) pelo(a) Prof(a). Dr(a). Eduardo Martins Venticinquê, da Universidade Federal do Rio Grande do Norte e pelo(a) Prof(a). Dr(a). Agno Nonato Serrão Acioli, da Universidade Federal do Amazonas.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)                       REPROVADO(A)  
 POR UNANIMIDADE                       POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Marcelo Menin

  
\_\_\_\_\_

Prof(a).Dr(a). William Ernest Magnusson

  
\_\_\_\_\_

Prof(a).Dr(a). Ana Lúcia Miranda Tourinho

  
\_\_\_\_\_

  
\_\_\_\_\_  
Coordenação PPG-ECO/INPA