

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

EFEITOS DA VARIAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO EM ASSEMBLEIAS
DE FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) QUE VIVEM NA
SERAPILHEIRA NA RESERVA ADOLPHO DUCKE, MANAUS, AM

PAULA MAYARA DE SOUZA HOLANDA

MANAUS-AM
2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

EFEITOS DA VARIAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO EM ASSEMBLEIAS
DE FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) QUE VIVEM NA
SERAPILHEIRA NA RESERVA ADOLPHO DUCKE, MANAUS, AM

PAULA MAYARA DE SOUZA HOLANDA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas - UFAM como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Orientador: Dr. Fabrício Beggiato Baccaro

Coorientador: Dr. Jorge Luiz Pereira de Souza

MANAUS-AM
2016

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

H722e Holanda, Paula Mayara de Souza
Efeitos da variação do lençol freático em assembleias de formigas (hymenoptera: formicidae) que vivem na serapilheira na Reserva Adolpho Ducke, Manaus, AM / Paula Mayara de Souza Holanda. 2016
50 f.: il.; 31 cm.

Orientador: Fabricio Beggiato Baccaro
Coorientador: Jorge Luiz Pereira de Souza
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Lençol freático. 2. Formigas. 3. Formicidae. 4. Hymenoptera. I. Baccaro, Fabricio Beggiato II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

PAULA MAYARA DE SOUZA HOLANDA

EFEITOS DA VARIAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO EM ASSEMBLEIAS
DE FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) QUE VIVEM NA
SERAPILHEIRA NA RESERVA ADOLPHO DUCKE, MANAUS, AM

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas - UFAM como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Área de concentração: Ciências Biológicas

Data da defesa: 22 / 03 / 2016

Resultado: APROVADA

Banca Examinadora

Prof. Dr. Sérgio Luis Gianizella

Universidade Federal do Amazonas – UFAM

Prof^ª. Dra. Maria Ivone Lopes da Silva

Universidade Federal do Amazonas – UFAM

Prof^ª. Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo

Universidade Federal do Amazonas – UFAM

Aos meus pais, aos meus irmãos e a
James Holanda, com amor dedico.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Socorro e Paulo Holanda, meus irmãos, Matheus e Nathalya.

Ao meu querido esposo, James, por ser tão importante na minha vida. Sempre esteve ao meu lado.

Obrigada pela força, mesmo quando o cansaço parecia me abater, pela sua paciência, compreensão, apoio, alegria, companheirismo, amor. Por ter acreditado em mim e ter feito meu sonho, seu sonho.

Meus infinitos agradecimentos!

Aos meus colegas de laboratório ao longo desses dois anos, Lucas, Marcelle, Andrea, Chris, Neto, Francisco e Keyte. Obrigada pela amizade!

Ao meu grande amigo, João, pelos almoços no RU e pelas tantas vezes que cortou etiquetas para o meu trabalho.

A todos os alunos do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica.

Ao meu orientador, Professor Dr. Fabricio Baccaro, por seu apoio e amizade. Obrigada pela paciência, confiança e compreensão em momentos difíceis.

Ao Professor Dr. Jorge pela paciência de ter me ajudado com as identificações de milhares de formigas!!!

A todos os professores da Pós-Graduação em Diversidade Biológica que de alguma forma contribuíram para minha formação. Obrigada a todos!

Ninguém vence sozinho... agradeço a todos!

*“Descobrir consiste em olhar
para o que todo mundo está vendo
e pensar uma coisa diferente”.*

Roger Von Oech

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1:** Reserva Adolpho Ducke (RFAD) situada na cidade de Manaus/Amazonas – Brasil 16
- Figura 2:** Desenho esquemático representando o relevo da Reserva Adolpho Ducke, ressaltando as diferentes fitofisionomias presentes. 17
- Figura 3:** Parcela ripária instalada na Reserva Adolpho Ducke. A área da parcela ripária de baixio está adjacente ao igarapé. 18
- Figura 4:** Representação esquemática do desenho amostral empregado no trabalho. Em cada parcela foram coletadas 6 réplicas por rodada, sendo uma amostragem realizada na base das palmeiras acaules e outra na área adjacente as palmeiras (em verde). 20
- Figura 5:** Representação esquemática do processo de obtenção das formigas através da coleta com mini-Winkler. 21
- Figura 6:** Representação esquemática do experimento de colonização de formigas na serapilheira da base das palmeiras acaules e na em área adjacente à elas. 22
- Figura 7:** Números de iscas monopolizadas nas iscas oferecidas no solo da floresta e na serapilheira acumulada na base das palmeiras acaule em dois períodos do ciclo hidrológico. 31
- Figura 8:** Ocorrência de espécies de formigas dominantes Números de iscas monopolizadas nas iscas oferecidas no solo da floresta e na serapilheira 32

acumulada na base das palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico.

- Figura 9:** Riqueza das espécies de formigas amostradas na serapilheira (mini-Winkler) do solo da floresta e na serapilheira acumulada na base das palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico. 33
- Figura 10:** Ocorrência das espécies de formigas amostradas na serapilheira (mini-Winkler) do solo da floresta e na serapilheira acumulada na base das palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico. 34
- Figura 11:** Número de novas colônias de formigas fundadas (com presença de rainha e operárias) no experimento de colonização. 34

LISTA DE TABELAS

Tabela 1:	Lista de espécies de formigas coletadas na Reserva Adolpho Ducke.	24
Tabela 2:	Sumário com o número de iscas que as espécies de formigas que ocorreram e número de iscas monopolizadas após 15 minutos e 60 minutos de exposição das iscas para as sete espécies consideradas dominantes (em negrito) e as sete espécies mais abundantes e não consideradas como dominantes nas iscas de sardinha e farinha.	31

RESUMO

Perturbações podem modificar os padrões de riqueza e abundância de espécies, mas ainda pouco se sabe sobre os efeitos de perturbações naturais comparado com perturbações antrópicas. Neste trabalho avaliamos os efeitos do nível do lençol freático (perturbação natural) na resposta comportamental, riqueza e abundância de espécies de formigas que habitam a serapilheira de florestas tropicais. Os dados foram coletados na Reserva Adolpho Ducke em Manaus/Amazonas durante os anos de 2014 e 2015 em dez parcelas ripárias de baixio da Reserva com armadilhas de iscas de sardinhas em óleo comestível e extratores de Winkler. A coleta foi realizada no período mais chuvoso (março) quando o lençol freático era superficial e no período menos chuvoso (setembro) quando o lençol freático era profundo. Comparou-se a presença de formigas dominantes, monopolização de recursos alimentares, riqueza e ocorrência de formigas que vivem na serrapilheira da base de palmeiras acaules e na área adjacente a ela. Os resultados obtidos indicam que o número de iscas monopolizadas no período que o nível do lençol freático estava superficial foi em média aproximadamente 3 vezes maior do que o número de iscas monopolizadas quando o nível do lençol freático estava profundo na serapilheira adjacente à palmeira. Os resultados de ocorrência das espécies dominantes no período com o nível do lençol freático superficial foram aproximadamente 2,5 vezes maiores do que a ocorrência dessas espécies quando o nível do lençol freático era profundo na serapilheira adjacente à palmeira. Para os resultados das amostras coletadas no mini-Winkler a diferença média do número de espécies amostradas na serapilheira adjacente à palmeira entre o período com lençol freático superficial e profundo foi de aproximadamente 10 espécies, ou seja, em média, foram coletadas 10 espécies de formigas a mais quando o lençol freático estava profundo. Os resultados de ocorrência demonstram que formigas que vivem na serapilheira adjacente à palmeira no período com lençol freático profundo é aproximadamente 1,5 vezes menor do que a ocorrência de espécies de formigas quando o lençol freático estava superficial. Já para o resultado do experimento de colonização e nidificação a taxa de colonização foi maior nos 6 meses na área adjacente à palmeira no período do lençol freático profundo, no entanto, no período que o lençol freático estava mais próximo à superfície, observou-se que houve um declínio na fundação de ninhos de formigas. Em todos as análises os resultados obtidos para as amostras realizadas na serapilheira acumulada na base de palmeiras acaules (ambiente com pouca influência do lençol freático) se mantiveram estáveis. Em conjunto, os resultados deste trabalho sugerem que o nível do lençol freático pode atuar como um distúrbio para assembleias de formigas.

Palavras chaves: Lençol Freático, Formigas, Hymenoptera, Formicidae.

ABSTRACT

Disturbances can affect richness and abundance patterns of species, but little is known about the effects of natural disturbances compared to human disturbance. This study evaluated the effects of groundwater level (natural disturbance) on behavioral response, richness and abundance of ants species that inhabit the leaf litter of tropical forests. Data were collected in the Adolpho Ducke forest Reserve in Manaus / Amazonas in 2014, along ten riparian plots using sardine baits and litter sampled by Winkler method. Data collection was conducted in the rainy season (March) when the water table was shallow and during dry season (September) when the water table was deeper. Abundance of dominant ants, monopolization of food resources, richness and occurrence of ants living in the litter accumulated at the base of stem less palms and in the litter adjacent to it. The results obtained indicate that the number of baits monopolized during the period with shallow water table was approximately 3 times larger than the number of monopolized bait when the water table was deeper at the litter adjacent to the palm. The number of occurrence of dominant species during the period with shallow water table were approximately 2.5 times higher when the water table level was deeper in litter adjacent to stem less palms. For the results of the samples collected in the mini-Winkler the average difference in the number of species sampled in the adjacent litter the palm between the period with shallow and deep groundwater was approximately 10 species. In other words, on average, 10 species of ants were more collected when the water table was deep. The results demonstrate the occurrence of ants living in the litter adjacent to the palm period deep groundwater is approximately 1.5 times less than the occurrence of species of ants when the surface was ground water. As for the result of the experiment colonization and nesting the colonization rate was higher in the 6 months in the area adjacent the palm in the deep groundwater period, however, the period that the groundwater was closer to the surface, it was observed that there was a decline in the foundation of ant nests. In all analyzes the results obtained for the samples taken in the accumulated litter at the base of stem less palms (habitat with relative little influence of the water table level) remained stable. Together, our results suggest that the groundwater level can act as a disturbance to ant assemblages.

Key words: Groundwater, Ants, Hymenoptera, Formicidae.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
1.1	JUSTIFICATIVA.....	14
2	OBJETIVO	15
2.1	GERAL.....	15
3	HIPÓTESES	15
4	MATERIAL E MÉTODOS.....	16
4.1	ÁREA DE ESTUDO.....	16
4.2	DELINEAMENTO AMOSTRAL	17
4.3	QUANTIFICANDO A DOMINÂNCIA DAS ESPÉCIES DE FORMIGAS.....	18
4.4	AMOSTRAGEM DAS FORMIGAS NA SERRAPILHEIRA.....	19
4.4.1	EXTRATOR MINI-WINKLER	20
4.5	EXPERIMENTO DE COLONIZAÇÃO.....	22
4.6	ANÁLISE DOS DADOS	23
5	RESULTADOS	24
6	DISCUSSÃO	36
7	REFERÊNCIAS.....	40

1 INTRODUÇÃO

A contribuição das interações bióticas e abióticas na estruturação da diversidade continua um tema controverso. Em geral, a distribuição das espécies é o resultado de restrições ecológicas, processos históricos ou perturbações ambientais que ocorrem em áreas amplas e ao longo do tempo evolutivo (HUSTON, 1999; ROSENZWEIG e ZIV, 1999; RICKLEFS, 2004; HARRISON e CORNELL, 2008). Em outros casos, os padrões emergem principalmente de interações determinísticas entre espécies que operam em pequenas escalas espaciais e temporais (BROWN et al., 2002; CHASE e LEIBOLD, 2003; ERNEST et al., 2008). Nesse caso, espécies consideradas dominantes podem modificar interações competitivas e a capacidade de colonização, restringindo a ocorrência de espécies subordinadas. Yodzis (1978) definiu esse tipo de comunidade como “comunidade controlada pela dominância”. No entanto, dependendo do táxon e do sistema estudado, o papel de interações bióticas e abióticas pode ter a mesma importância ou ser sinérgico.

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são ótimos organismos para testar hipóteses sobre a contribuição de interações bióticas e abióticas na estruturação de comunidades (STANTON *et al.*, 2002; SANDERS *et al.*, 2003; BACCARO *et al.*, 2012). As formigas são abundantes na maioria dos ecossistemas e têm ampla distribuição geográfica (WILSON, 1987; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990), representando cerca de 10 a 25% do total da biomassa animal dos ecossistemas tropicais (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990) e são facilmente amostradas (ANDERSEN, 1995, 1997a, 1997b; ALONSO e AGOSTI, 2000; VASCONCELOS, 1999). Em muitos ecossistemas, as assembleias de formigas seguem uma hierarquia competitiva, onde espécies dominantes afetam a fundação de novas colônias de espécies subordinadas (PHILPOTT, 2010) e são capazes de monopolizar uma fração importante dos recursos disponíveis para a comunidade, excluindo momentaneamente espécies subordinadas (FELLERS, 1987; SAVOLAINEN e VEPSÄLÄINEN, 1989; PARR e GIBB, 2010).

Além das relações competitivas entre espécies, perturbações ambientais também contribuem para a organização das assembleias de formigas (ANDERSEN, 2008). De fato, a riqueza diminui e a composição de espécies de formigas é modificada pela conversão de áreas para agricultura (VASCONCELOS, 1999; ARMBRECHT e PERFECTO, 2003; BESTELMEYER e WIENS, 1996; FLOREN *et al.*, 2001), pela fragmentação florestal (VASCONCELOS, 1998;

CARVALHO e VASCONCELOS, 1999; VASCONCELOS *et al.*, 2001; PHILPOTT e ARMBRECHT, 2006; LAURANCE e VASCONCELOS, 2009) e pela mineração (MAJER, 1992, 1996). No entanto, a maioria dos estudos acerca dos efeitos das perturbações sobre as comunidades de formigas examinaram impactos das ações antrópicas e a interferência de distúrbios naturais na estruturação de assembleias de formigas continua pouco entendida (MERTL *et al.*, 2009; BACCARO *et al.*, 2013).

O nível do lençol freático pode atuar como uma perturbação natural para assembleias de formigas em ambientes florestados, tanto para as espécies que nidificam no solo, como nas espécies que nidificam na serrapilheira (SEAL e TSCHINKEL, 2010; TSCHINKEL *et al.*, 2012; BACCARO *et al.*, 2013). Áreas com lençol freático superficial limitam o volume de solo disponível para colônias de formigas, modificando a distribuição espacial das espécies de formigas (SEAL e TSCHINKEL, 2010). Em florestas tropicais, a presença de espécies generalistas/dominantes é favorecida em áreas com lençol freático superficial (BACCARO *et al.*, 2013) e em áreas frequentemente alagadas (MERTL *et al.*, 2009). No entanto, ainda está em debate até que ponto o aumento da abundância de espécies dominantes é resultado de processos de colonização ou resistência à perturbação. Também é possível que áreas com lençol freático superficial criem mosaicos de habitats adequados em meio a áreas encharcadas onde o estabelecimento de novas colônias é comprometido, uma vez que, o solo da floresta não é perfeitamente plano. Nesse caso, alguns locais de nidificação seriam mais estáveis ao longo do ciclo hidrológico funcionando como centros de dispersão.

A serapilheira acumulada na base de palmeiras acaules pode representar um local mais estável e relativamente perene para o estabelecimento de colônias de formigas (FRANKEN e GASNIER, 2011). As palmeiras acaules são abundantes nas florestas da Amazônia (HENDERSON *et al.*, 1995), sendo encontradas em todos os níveis da floresta, dos baixios até os platôs (KAHN e CASTRO, 1985). A base das palmeiras acaules têm forma de funil devido à disposição das folhas, onde por sua vez é acumulada grande quantidade de folhas mortas que caem das árvores (VASCONCELOS, 1990). Esses locais frequentemente apresentam folhas e outros materiais vegetais em diferentes estágios de decomposição (RIBEIRO *et al.*, 1999), e são frequentemente colonizados por formigas (VASCONCELOS, 1990; FRANKEN *et al.*, 2013). Como a serapilheira acumulada na base das palmeiras acaules ficam acima do nível do solo, esses locais não sofrem efeito direto do lençol freático e podem representar locais importantes para o processo de

estruturação das comunidades de formigas e outros artrópodes que vivem na serapilheira (VASCONCELOS, 1990; FRANKEN *et al.*, 2013).

O objetivo deste trabalho foi avaliar como a perturbação, causada pelo nível do lençol freático, afeta a estrutura de comunidades de formigas que vivem na serapilheira em uma floresta tropical.

1.1 JUSTIFICATIVA

Áreas com lençol freático próximo à superfície compreendem grande parte de florestas tropicais (SOMBROEK, 2000; RENNO *et al.*, 2008). Entretanto, estudos que examinaram o efeito da variação do nível do lençol freático na estrutura da comunidade de formigas são poucos e a maioria está restrita às regiões subtropicais (TSCHINKEL, 1988; SEAL e TSCHINKEL, 2010; TSCHINKEL *et al.*, 2012, BACCARO *et al.*, 2013). Desta forma, investigar os efeitos da variação do lençol freático na estruturação de comunidades de formigas podem fornecer informações importantes sobre os processos que determinam a seleção de habitats e distribuição de espécies de formigas, além de ampliar o conhecimento sobre o comportamento e ecologia de formigas que vivem na serapilheira de florestas tropicais.

2 OBJETIVO

2.1 GERAL

Avaliar os efeitos do nível do lençol freático na resposta comportamental, riqueza e abundância de espécies de formigas que habitam a serapilheira na Reserva Adolpho Ducke.

3 HIPÓTESES

H1. A variação do nível do lençol freático gera diferentes padrões de abundância de formigas dominantes e de iscas monopolizadas encontradas na serapilheira da base das palmeiras acaules e da área adjacente a ela.

H2. A variação do nível do lençol freático gera diferentes padrões de riqueza e ocorrência de espécies de formigas encontradas na serapilheira da base das palmeiras acaules e da área adjacente a ela.

H3. A variação do nível do lençol freático interfere na taxa de colonização e nidificação de formigas.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Reserva Adolpho Ducke, situada na rodovia AM-010, km 26 - Manaus, Amazonas, Brasil ($3^{\circ} 05' S$, $60^{\circ} 00' W$) (Figura 1). A reserva foi criada em 1963 e pertence ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, com área total de aproximadamente 100 km².

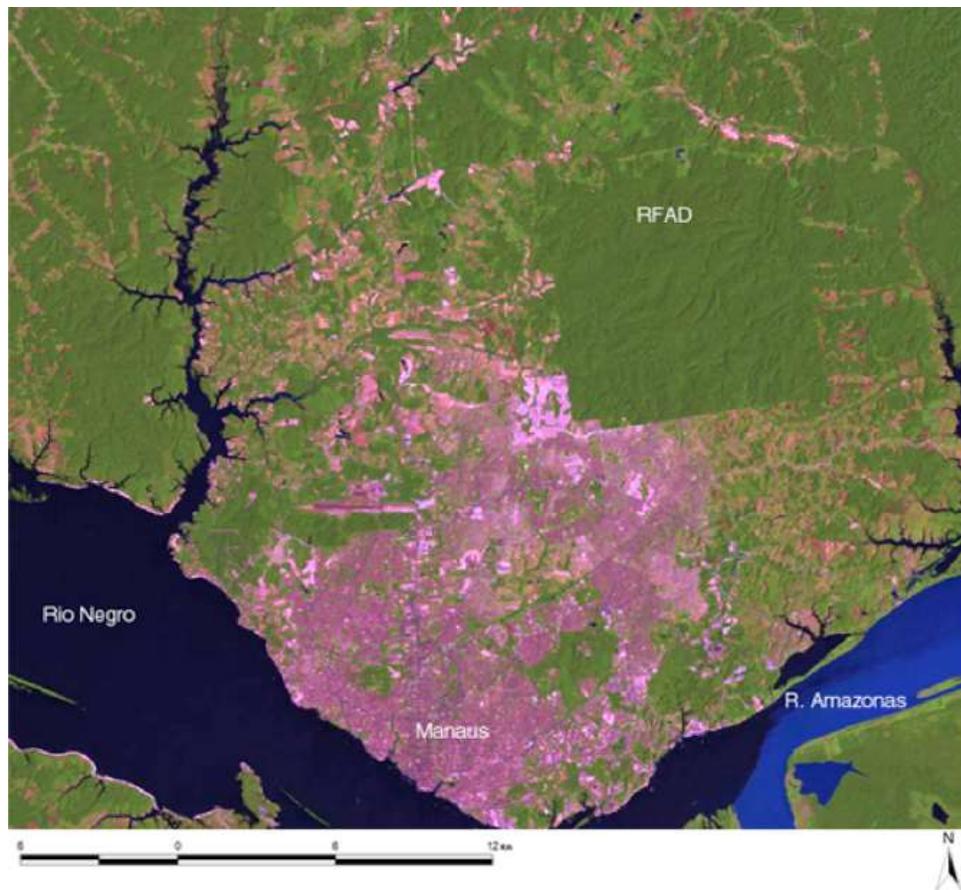


Figura 1 – Reserva Adolpho Ducke (RFAD) em Manaus – AM. Fonte: <http://peld.inpa.gov.br>

O relevo na reserva (Figura 2) é ondulado, a variação altitudinal é de aproximadamente 80 m entre platôs e baixios, onde podem ser encontrados quatro tipos de ambientes, que são:

- a) Florestas de platôs: situadas nas áreas mais altas e planas, presença de solo argiloso, bem drenado e considerado pobre em nutrientes. O dossel tem entre 30-40 m de altura, algumas árvores emergentes podem chegar entre 50-60 m de altura e o sub-bosque é caracterizado pela presença de palmeiras acaules;
- b) florestas de baixio: situadas nas áreas mais baixas e próximas aos igarapés, presença de solo arenoso, úmido e encharcado na época mais chuvosa; O sub-bosque é caracterizado por palmeiras acaules e ervas de ambientes encharcados;
- c) florestas de vertentes: ocorrem nas inclinações dos platôs para o baixio, presença de solo arenoso na porção mais baixa da reserva e solo argiloso na parte superior;
- d) florestas de campinarana ocorrem nas planícies próximas dos igarapés (RIBEIRO et al., 1999; HOPKINS, 2005).

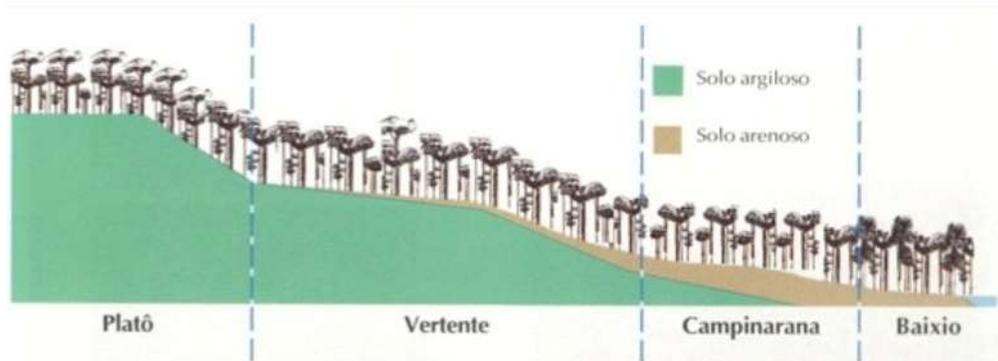


Figura 2 – Unidades topográficas típicas encontradas na Reserva Ducke. RIBEIRO et al., 1999.

A precipitação anual média na Reserva Adolpho Ducke é de aproximadamente 2.400 mm, sendo os meses de março e abril os de maior precipitação (estação chuvosa) e agosto e setembro os meses com menor precipitação (estação menos chuvosa) (MARQUES-FILHO et al., 1982).

4.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL

Foram amostradas 10 parcelas ripárias de baixio instaladas pelo Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio). As parcelas ripárias do PPBio são transectos de 250 m de comprimento adjacentes aos igarapés (Figura 3). As parcelas ripárias do baixio podem ser temporariamente alagadas após chuvas fortes, principalmente durante a estação chuvosa, pelo transbordamento dos igarapés. As 10 parcelas foram amostradas, durante os anos de 2014, nos meses de março (estação chuvosa) e setembro (estação menos chuvosa) e no ano de 2015 no mês de (março).



Figura 3 – Parcela ripária no baixio instalada na reserva florestal Adolpho Ducke. A parcela está adjacente ao igarapé.

4.3 QUANTIFICANDO A DOMINÂNCIA DAS ESPÉCIES DE FORMIGAS

Estudos têm avaliado relações de dominância em assembleias de formigas de diferentes maneiras (PARR e GIBB, 2012). Neste trabalho, usamos o domínio numérico (ANDERSEN 1992; CERDÁ *et al.*, 1997) para avaliar o papel da hierarquia de dominância na estrutura das assembleias de formigas de serapilheira. Escolhemos esse método por quatro razões: 1) é um método eficaz quando o objetivo é avaliar quais as espécies de formiga são mais efetivas na dominação de recursos (ANDERSEN 1992; PARR e GIBB, 2012); 2) o domínio numérico e comportamental normalmente são extremamente correlacionados (DEJEAN e CORBARA, 2003; SANTINI *et al.*, 2007; PARR 2008; PARR e GIBB, 2012); 3) normalmente poucas interações competitivas entre espécies de formigas são observáveis no campo, o que dificulta a construção de um modelo de interação para todas as espécies de formigas; e 4) devido às diferenças de condições fisiológicas e ontogenéticas de cada colônia, as interações em um dado momento, pode não ser a melhor maneira de quantificar a hierarquia comportamental em assembleias de formigas (HÖLLDOBLER e WILSON, 2008; WITTMANN e GOTELLI, 2011).

Em cada ponto de coleta (par amostral: palmeira acaule e área adjacente) foram oferecidas 4 iscas, sendo 2 na base da palmeira e outras 2 na área adjacente à palmeira, resultando em 146 amostras. As iscas foram compostas de 50% de sardinha em óleo comestível misturada com 50% de farinha de mandioca, dispostas no centro de quadrados de guardanapo de papel de 6 x 6 cm. Em

cada ponto de amostragem, uma isca foi oferecida por 15 minutos e a segunda isca oferecida por 1 h. Todas as formigas presentes nas iscas foram amostradas e colocadas em sacos plásticos para identificação e contagem.

Atribuímos valores de dominância para as espécies mais frequentes que visitaram as iscas oferecidas por uma hora, usando a fórmula de dominância numérica:

$$Nd = \left(\frac{D_i}{D_i + S_i} \right)$$

Onde, i representa cada espécie analisada, D_i = o número de iscas monopolizadas pela espécie i ; e S_i = o número de iscas onde a espécie i estiver presente e subordinada. As iscas foram consideradas monopolizadas quando >20 indivíduos da mesma espécie estavam usando o recurso sem a presença de outras espécies. Esse índice varia de 0 (espécies totalmente submissas) a 1 (espécies totalmente dominantes), e é similar ao “*monopolizing index*” usado por Santini *et al.* (2007) e Parr & Gibb (2012). Este procedimento de amostragem, associado com as informações das espécies que visitaram as iscas nos primeiros 15 minutos, permite quantificar a existência de uma diferença na capacidade de cada espécie em descobrir e monopolizar os recursos. O índice de dominância foi calculado somente para as espécies que foram coletadas no mínimo em cinco iscas. Após a triagem e identificação, as formigas foram colocadas em micro tubo plásticos contendo álcool 95%.

4.4 AMOSTRAGEM DAS FORMIGAS NA SERRAPILHEIRA

Em cada parcela, foram coletadas seis amostras da serapilheira da base da palmeira acaule (*Attalea microcarpa* Mart. (Arecaceae)) e seis amostras da área adjacente à ela (total de 240 amostras) na estação chuvosa e na estação seca (Figura 4). A escolha dos pontos de amostragem dentro da parcela foi determinada pela presença das palmeiras acaules, mas tentamos distribuí-las o mais regularmente possível (~25 m entre si) ao longo da parcela.

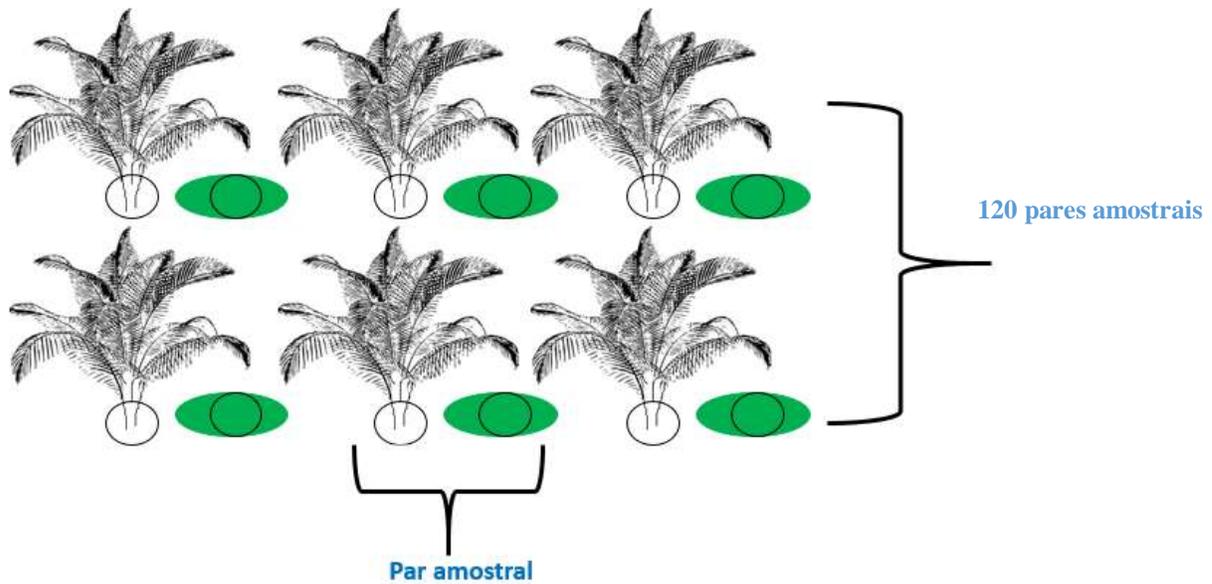


Figura 4 – Representação esquemática do desenho amostral empregado. Em cada parcela foram 6 réplicas por evento de coleta, sendo uma amostragem realizada na base da palmeira acaule e outra em uma área adjacente à palmeira (em verde).

As palmeiras acaules e as áreas de serapilheira no solo amostradas foram devidamente marcadas com uma fita de cor rosa para facilitar a localização e evitar que as mesmas palmeira e área no solo fossem reamostradas durante o próximo evento de coleta (estação menos chuvosa). O volume das subamostras foi padronizado de acordo com o par (serapilheira da base da palmeira e da área adjacente a ela) com o uso de um balde graduado de 8 litros. O tempo de agitação da serapilheira no funil de mini-Winkler foi padronizado em um minuto. A serapilheira peneirada de cada subamostra foi transportada em sacos de pano até os extratores de mini-Winkler instalados no laboratório da Reserva Ducke. Na época mais chuvosa, as coletas de serapilheira só ocorreram no mínimo três horas após chuva forte.

4.4.1 EXTRATOR MINI-WINKLER

O extrator de mini-Winkler é um instrumento de captura não atrativa de formigas que vivem na serapilheira. A serapilheira (Figura 5a) foi colocada dentro de um funil e agitada por um período de 60 segundos (Figura 5b), em seguida, esse material peneirado foi acondicionado em sacos de pano (Figura 5c) e então encaminhado até o laboratório da Reserva Ducke.

No laboratório da Reserva Ducke, os mini-Winkler foram pendurados e então a serapilheira peneirada foi colocada em redes de 1 cm de diâmetro (Figura 5d), posteriormente, essas redes foram, individualmente, colocadas dentro dos sacos de mini-Winkler (Figura 5e) (BESTELMEYER *et al.*, 2000). A serapilheira permaneceu dentro dos sacos de mini-Winkler por um período de 48 horas, para a extração das formigas presentes na serapilheira (MAJER *et al.*, 1997; ALONSO e AGOSTI, 2000). Essa técnica de amostragem é eficiente para captura de formigas de serapilheira de tamanho reduzido e que possuem comportamento críptico (PARR e CHOWN, 2001).

Esse material foi devidamente etiquetado e transportado ao Laboratório de Zoologia da Universidade Federal do Amazonas. No laboratório, o material foi separado de outros artrópodes e as formigas foram triadas e posteriormente montadas a seco, para a identificação.

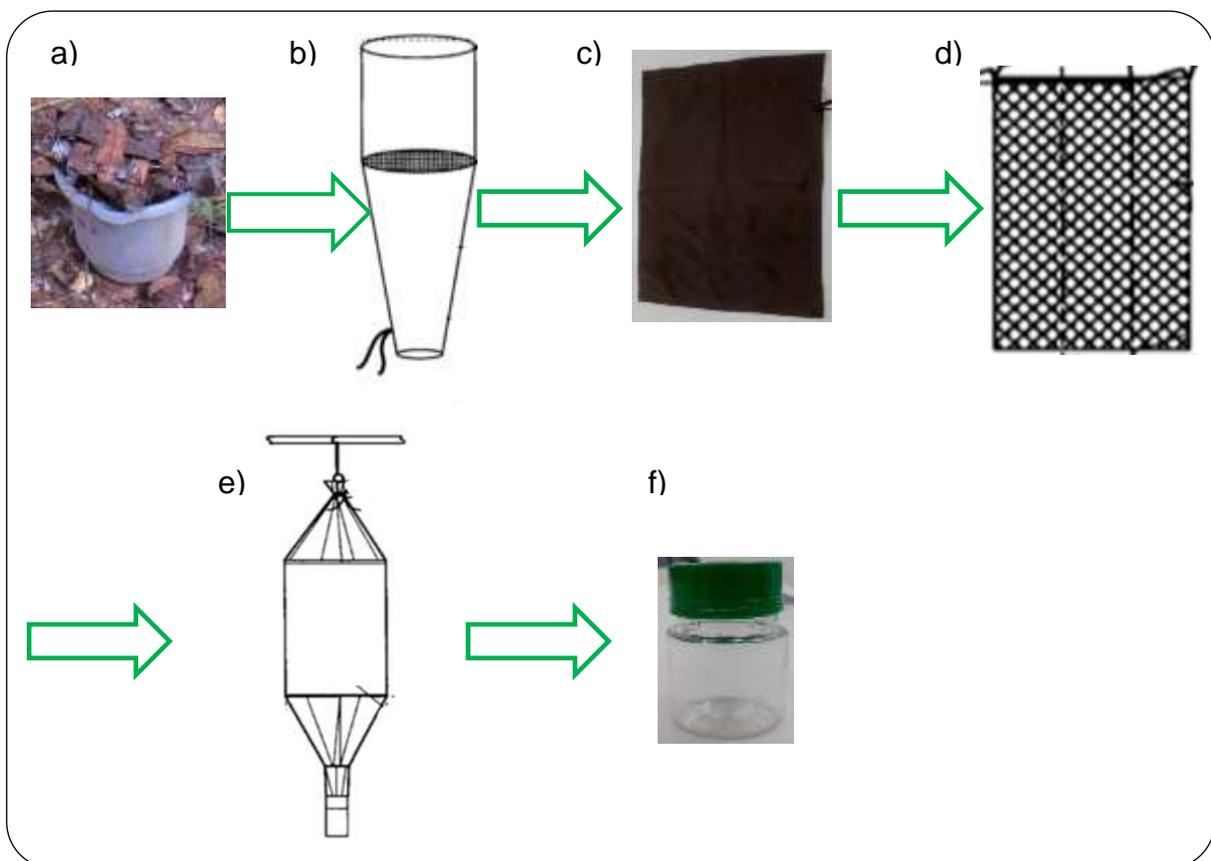


Figura 5 – Representação esquemática do processo de obtenção das formigas através de mini-Winkler.

4.5 EXPERIMENTO DE COLONIZAÇÃO

Das 10 parcelas ripárias de baixo coletadas, 5 parcelas foram amostras no experimento de colonização. Esse experimento também consistiu em pares de palmeiras acaules e áreas adjacentes a ela, sujeitas às variações no nível do lençol freático (Figura 6). Ao total foram coletados 23 pares de amostras, totalizando 46 amostras. Em cada par, foi retirado e mensurado, usando um balde graduado de 8 L, toda a serapilheira da base da palmeira acaule. O mesmo volume de serapilheira foi retirado em uma área adjacente à palmeira acaule escolhida ao acaso. Posteriormente, a mesma quantidade de serapilheira que foi retirada do par, foi repostada usando serapilheira previamente processada (Figura 6). Definimos aqui serapilheira processada, como aquela serapilheira que foi coletada na base da Reserva Ducke, espalhada na calçada próximo ao alojamento, e exposta por pelo menos 2 dias ao sol. O processo mecânico de manipulação da serapilheira, bem como da exposição ao sol, modifica as características microclimáticas desse hábitat, forçando a mudança de possíveis colônias de formigas. Após a instalação do experimento, as palmeiras e a áreas manipuladas adjacente a ela foram marcadas.

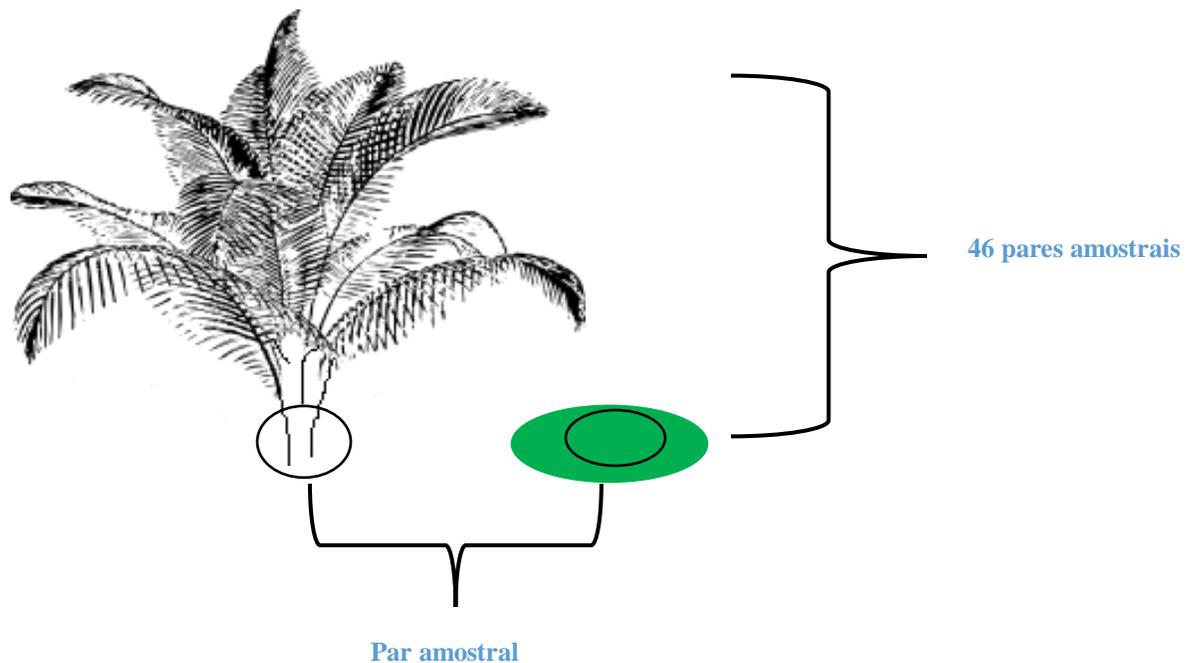


Figura 6 – Representação esquemática do experimento de colonização.

Seis meses após a instalação, 13 pares experimentais foram retirados e o restante, 10 pares experimentais, após um ano. Tanto nas palmeiras acaules como nas áreas adjacentes à ela, a serapilheira processada foi cuidadosamente coletada e inspecionada e todas as colônias de formigas foram coletadas e contadas. Posteriormente, todo o material foi processado usando extratores de mini-Winkler, seguindo o mesmo processo de coleta anteriormente descrito.

4.6 ANÁLISE DOS DADOS

Para conseguirmos uma amostra mais completa das assembleias estudadas, a unidade amostral de todas as análises foi a parcela. A abundância das espécies dominantes (estimada pelo número de ocorrências) e o número total de iscas monopolizadas por parcela foi comparado usando testes-t pareados entre as formigas presentes nas iscas amostradas na serapilheira acumulada na base das palmeiras acaules no período com lençol freático superficial e profundo, a mesma análise foi realizada para a área adjacente à palmeira. Como formigas são organismos coloniais (Kaspari, 2000) usamos a ocorrência como medida da abundância das espécies, ou seja, a ocorrência refletiu o provável número de colônias de formigas de cada parcela.

Também usamos testes-t pareados para comparar a riqueza e a ocorrência de espécies de formigas entre a serapilheira acumulada na base das palmeiras acaules no período que o lençol freático estava superficial e profundo. A mesma análise foi realizada para a área adjacente à palmeira.

A mesma estrutura lógica foi usada na comparação da capacidade de colonização das espécies. Usamos o total de novas colônias, definida pela presença de rainhas (indivíduos reprodutivos), usando testes-t pareados entre serapilheira na base das palmeiras acaules e na área adjacente à palmeira após 6 e 12 meses do início do experimento de colonização.

5 RESULTADOS

Foram coletadas 41,907 mil formigas em 432 amostras, sendo 286 amostras de serapilheira (incluindo serapilheira acumulada na base das palmeiras acaules, serapilheira sobre o solo da floresta e nos experimentos de colonização) e 146 amostras provenientes das iscas. Ao total foram coletadas 9 subfamílias, 50 gêneros, 110 espécies e 67 morfotipos de formigas. Cabe observar que algumas espécies de formigas coletadas no estudo foram classificadas em morfotipos, decorrente da ausência de chaves taxonômicas apropriadas, principalmente para gêneros como: *Solenopsis*, *Pheidole*, *Hypoconera* e *Azteca*. (Tabela 1).

Tabela 1. Sumário das espécies de formigas coletadas na reserva Adolpho Ducke.

Legendas: AA= serapilheira adjacente à palmeira; SP= serapilheira da base da palmeira; SUP: lençol freático superficial; PROF= lençol freático profundo.

Subfamília	Gênero	Espécie/ morfotipos	Local			
			AA	SP	SUP	PROF
Amblyoponinae	<i>Prionopelta</i>	<i>P. punctulata</i>	X	X	X	X
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus</i>	<i>D. imitator</i>	X	X	X	X
		<i>D. bispinosus</i>	-	X	-	X
		<i>D. crassus</i>	-	X	-	X
	<i>Azteca</i>	<i>sp1</i>	X	X	X	X
	<i>Tapinoma</i>	<i>sp1</i>	X	-	-	X
	-	<i>sp1</i>	X	X	X	X
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys</i>	<i>relicta</i>	X	X	X	X
		<i>horni</i>	X	X	X	X
		<i>acuminata</i>	X	-	-	X
		<i>minuta</i>	X	X	X	X
		<i>moelleri</i>	X	X	X	X
		<i>mordax</i>	-	X	X	-
	<i>Ectatoma</i>	<i>lugensis</i>	X	-	X	-
		<i>tuberculatum</i>	-	X	X	-

Formicinae	<i>Agropyga</i>	<i>sp1</i>	X	X	X	X	
	<i>Brackymyrmex</i>	<i>brevicornocides</i>	X	-	-	X	
		<i>sp1</i>	X	-	-	X	
	<i>Camponotus</i>	<i>ager</i>	X	X	-	X	
		<i>atriceps</i>	X	X	X	X	
		<i>balzani</i>	X	X	-	X	
		<i>burtoni</i>	X	X	X	X	
		<i>crassus</i>	-	X	-	X	
		<i>fastigatus</i>	-	X	-	X	
		<i>trapeziceps</i>	-	X	X	X	
		<i>femuratus</i>	-	X	X	-	
		<i>Nylanderia</i>	<i>guatemalensis</i>	X	X	X	X
			<i>caeciliae</i>	X	X	X	X
	<i>sp1</i>		X	X	X	X	
	<i>sp5</i>		X	X	-	X	
	Myrmicinae	<i>Crematogaster</i>	<i>tenuícula</i>	X	X	X	X
<i>flavosensitiva</i>			X	X	X	X	
<i>erecta</i>			-	X	X	X	
<i>brasiliensis</i>			X	X	X	X	
<i>carinata</i>			X	-	X	X	
<i>limata</i>			X	X	X	X	
<i>nigropilosa</i>			X	X	X	X	
<i>sotobosque</i>			X	X	X	X	
<i>longispina</i>			-	X	-	X	
<i>Adelomyrmex</i>			<i>longinodus</i>	X	X	X	X
<i>Apterostigma</i>		<i>pilosum</i>	X	X	X	X	
		<i>sp1</i>	-	X	X	X	
		<i>sp2</i>	X	-	X	-	
		<i>sp3</i>		X	-	X	
		<i>sp4</i>	X	-	-	X	
<i>Basiceros</i>		<i>singulars</i>	-	X	X	-	

<i>Blepharidatta</i>	<i>brasiliensis</i>	X	X	X	X
<i>Carebara</i>	<i>sp1</i>	-	X	X	-
	<i>uruchi</i>	X	X	X	X
	<i>brevipilosa</i>	X	-	X	-
<i>Cryptomyrmex</i>	<i>longinodus</i>	-	X	X	X
<i>Cyphomyrmex</i>	<i>rimosus</i>	X	X	X	X
	<i>petratus</i>	X	X	X	X
	<i>laevigatus</i>	X	X	X	X
	<i>sp2</i>	X	X	X	X
<i>Daceton</i>	<i>armigerum</i>	-	X	-	X
<i>Eurhopalotrix</i>	<i>coronate</i>	-	X	X	-
<i>Hylomyrma</i>	<i>rlitteri</i>	-	X	X	-
	<i>immanis</i>	X	X	X	X
	<i>sp4</i>	-	X	-	X
	<i>sp6</i>	X	X	X	X
<i>Lachnomyrmex</i>	<i>amazonicus</i>	X	X	X	X
<i>Megalomyrmex</i>	<i>leoninos</i>	X	X	X	X
	<i>sp8</i>	X	-	X	-
	<i>nocarina</i>	-	X	X	-
	<i>goeldii</i>	X	X	X	X
	<i>illvestri</i>	X	-	-	X
	<i>incisus</i>	X	X	X	X
<i>Monomorium</i>	<i>pharaonis</i>	X	X	X	X
	<i>sp1</i>	X	-	X	X
<i>Myrmicocryta</i>	<i>sp1</i>	X	X	X	X
	<i>sp2</i>	X	X	X	X
<i>Ochetomyrmex</i>	<i>semipolitus</i>	X	X	X	X
	<i>neopolitus</i>	X	-	X	-
<i>Octostruma</i>	<i>balzani</i>	X	X	X	X
	<i>iheringi</i>	X	X	X	X
<i>Pheidole</i>	<i>biconstricta</i>	X	X	X	X

	<i>deima</i>	X	X	-	X
	<i>embolopix</i>	X	X	X	X
	<i>exigua</i>	X	X	X	X
	<i>meinerti</i>	X	X	X	X
	<i>quadrada</i>	X	X	X	X
	<i>sp nova</i>	X	-	-	X
	<i>sp12</i>	X	X	-	X
	<i>sp14</i>	X	X	X	X
	<i>sp15</i>	X	X	X	X
	<i>sp19</i>	X	X	X	X
	<i>sp20</i>	X	X	X	X
	<i>sp27</i>	X	X	X	X
	<i>sp32</i>	X	X	X	X
	<i>sp4</i>	X	X	X	X
	<i>sp41</i>	X	X	-	X
	<i>sp44</i>	X	X	X	X
	<i>p48</i>	-	X	-	X
	<i>sp50</i>	X	X	X	X
	<i>sp53</i>	X	X	X	X
	<i>sp64</i>	X	X	X	X
	<i>sp8</i>	X	X	X	X
	<i>sp9</i>	-	X	X	-
	<i>vorax</i>	X	X	X	X
<i>Pyramica</i>	<i>sp1</i>	X	X	X	X
<i>Rhopalotrix</i>	<i>sp1</i>	X	-	X	-
<i>Rogeria</i>	<i>belti</i>	X	X	X	X
	<i>blanda</i>	X	X	X	X
	<i>alzatei</i>	X	-	X	X
	<i>citiosa</i>	-	X	X	-
	<i>sp nova</i>	-	X	-	X
<i>Solenopsis</i>	<i>geminata</i>	X	X	X	X

	<i>brevicornis</i>	X	X	X	X
	<i>castor</i>	X	X	X	X
	<i>clytemnestra</i>	X	X	X	X
	<i>saevissima</i>	-	X	-	X
	<i>sp1</i>	-	X	-	X
	<i>sp2</i>	-	X	-	X
	<i>sp9</i>	X	X	X	X
<i>Strumigenys</i>	<i>deletrix</i>	X	X	X	X
	<i>beebei</i>	X	-	-	X
	<i>biolleyi</i>	X	X	X	X
	<i>borgoneteri</i>	X	X	X	X
	<i>denticolata</i>	X	X	X	X
	<i>elongata</i>	X	X	X	X
	<i>furtiva</i>	-	X	-	X
	<i>hyphata</i>	-	X	-	X
	<i>infidelis</i>	X	X	X	X
	<i>inusitada</i>	X	X	X	X
	<i>perissognatha</i>	X	X	-	X
	<i>precava</i>	X	X	-	X
	<i>sp</i>	-	X	-	X
	<i>sp10</i>	X	X	-	X
	<i>sp12</i>	-	X	-	X
	<i>sp20</i>	X	X	X	X
	<i>sp3</i>	X	X	-	X
	<i>sp4</i>	X	X	-	X
	<i>sp7</i>	X	-	-	X
	<i>sp9</i>	X	X	-	X
	<i>trinidadensis</i>	X	X	X	X
	<i>vitillieri</i>	X	X	X	X
	<i>zeteki</i>	X	X	X	-
<i>Trackymyrmex</i>	<i>diversus</i>	X	X	X	X

		<i>burgnioni</i>	X	X	X	X
		<i>opulentus</i>	X	-	X	X
		<i>relectus</i>	X	-	-	X
	<i>Wasmania</i>	<i>europunctata</i>	X	X	X	X
		<i>scrobifera</i>	X	-	X	X
Ponerinae	<i>Thaumatomyrmex</i>	<i>sp1</i>	-	X	X	-
	<i>Anochetus</i>	<i>horridus</i>	X	X	X	X
		<i>diegensis</i>	X	X	X	X
	<i>Gigantiops</i>	<i>destructor</i>	-	X	-	X
	<i>Hypoponera</i>	<i>sp1</i>	X	X	X	X
		<i>sp11</i>	X	X	X	X
		<i>sp2</i>	X	X	X	X
		<i>sp3</i>	-	X	-	X
		<i>sp4</i>	X	-	X	X
		<i>sp5</i>	X	X	X	X
		<i>sp6</i>	-	X	X	X
		<i>sp9</i>	X	X	X	X
	<i>Mayaponera</i>	<i>constricta</i>	X	X	X	X
	<i>Neoponera</i>	<i>unidentata</i>	X	X	X	X
		<i>verenae</i>	X	X	X	X
		<i>sp1</i>	-	X	-	X
		<i>sp3</i>	-	X	-	X
		<i>apicalis</i>	-	X	X	-
	<i>Odontomachus</i>	<i>caelatus</i>	X	X	X	X
		<i>haematodus</i>	X	X	X	X
		<i>meinerti</i>	X	X	X	X
		<i>scalptus</i>	X	X	X	X
		<i>yucatecus</i>	-	X	-	X
	<i>Pachycondyla</i>	<i>harpax</i>	X	X	X	X
	<i>Plathythyzea</i>	<i>punctata</i>	-	X	-	X
	<i>Leptogenys</i>	<i>mavaca</i>	-	X	X	-

		<i>sp1</i>	-	X	-	X
		<i>guianensis</i>	-	X	X	
Dorylinae	<i>Labidus</i>	<i>spininodis</i>	X	X	-	X
		<i>caecus</i>	-	X	X	-
	<i>Neivamyrmex</i>	<i>sp1</i>	X	X	X	X
Proceratiinae	<i>Discothyrea</i>	<i>humulis</i>	-	X	X	-
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex</i>	<i>sp1</i>	X	X	-	X

Foram coletadas 52 espécies de formigas nas iscas de sardinha. O número máximo de espécies coletadas em uma mesma isca foi 5, com média de 2,8 espécies por isca. Aproximadamente 26% das espécies coletadas dominaram pelo menos uma isca, dentre estas 7 espécies (*Crematogaster limata*, *Crematogaster tenuicula*, *Megalomyrmex goeldii*, *Ochetomyrmex semipolitus*, *Pheidole biconstricta*, *Pheidole vorax* e *Pheidole* sp.8) apresentaram um índice de dominância maior de 0.25 (i.e. monopolizaram mais de 25% das iscas que ocorreram) e foram consideradas como dominantes (Tabela 2). Das 146 iscas oferecidas 77 (53 %) foram consideradas monopolizadas, e 17 iscas não foram visitadas por formigas após uma hora de exposição.

Tabela 2. Sumário do número de iscas onde as espécies ocorreram e número de iscas monopolizadas após 15 minutos e 60 minutos de exposição das iscas para as sete espécies consideradas dominantes (em negrito) e as sete espécies mais abundantes e não consideradas como dominante nas iscas de sardinha e farinha.

Espécie	Número de iscas onde a espécie ocorreu		Número de iscas monopolizadas		Índice de dominância
	15 min.	60 min.	15 min.	60 min.	
<i>Pheidole biconstricta</i>	7	20	3	14	0.62
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i>	1	6	0	4	0.57
<i>Crematogaster tenuicula</i>	19	41	6	23	0.48
<i>Megalomyrmex goeldii</i>	5	11	2	5	0.43
<i>Crematogaster limata</i>	5	13	0	7	0.38
<i>Pheidole sp.8</i>	2	4	0	2	0.33
<i>Pheidole vorax</i>	1	5	0	2	0.33
<i>Crematogaster brasiliensis</i>	2	7	0	2	0.22
<i>Nylanderia caeciliae</i>	14	10	1	1	0.08
<i>Pheidole sp.19</i>	2	11	0	1	0.07
<i>Trackymyrmex sp.1</i>	6	8	0	0	0
<i>Mayaponera constricta</i>	3	2	0	0	0
<i>Azteca sp.1</i>	2	2	0	0	0
<i>Crematogaster nigropilosa</i>	3	1	0	0	0

O número de iscas monopolizadas no período que o nível do lençol freático estava superficial foi em média aproximadamente 3 vezes maior do que o número de iscas monopolizadas quando o nível do lençol freático estava profundo para iscas oferecidas na serapilheira adjacente a palmeira (Teste-t, $t = 3.285$, $p = 0.009$, Figura 7). No entanto, o número de iscas monopolizadas se manteve estável entre os períodos com o nível do lençol superficial e profundo na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules (Teste-t, $t = 0.738$, $p = 0.479$, Figura 7).

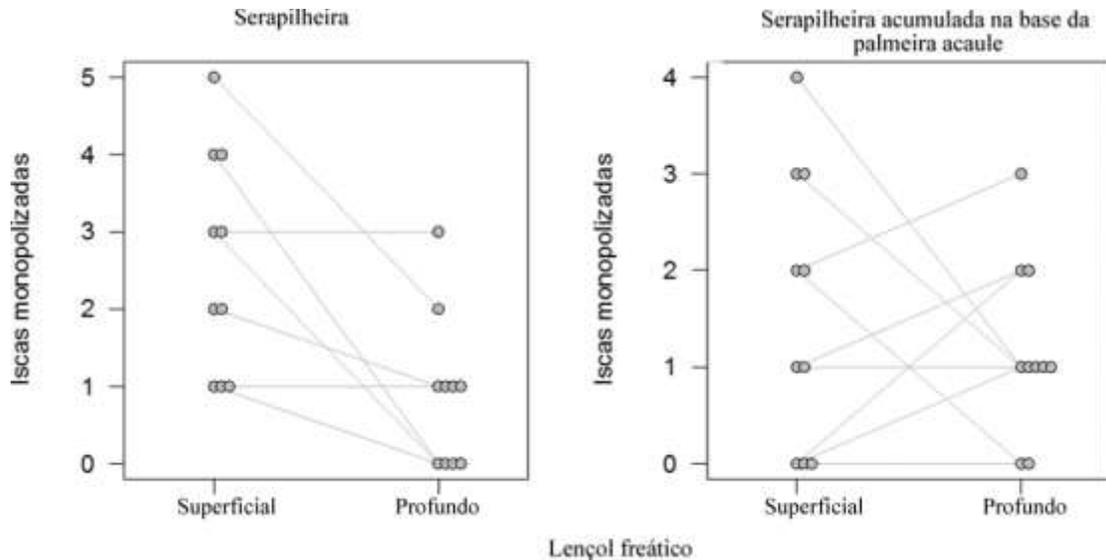


Figura 7 – Números de isclas monopolizadas nas isclas oferecidas no solo da floresta e na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico.

O padrão de isclas monopolizadas, de maneira geral, refletiu o investimento em monopolização das espécies. A ocorrência das sete espécies dominantes no período com o nível do lençol freático superficial foi aproximadamente 2,5 vezes maior do que a ocorrência dessas espécies quando o nível do lençol freático era profundo para isclas oferecidas nas serapilheiras. (Teste-t, $t = 2.635$, $p = 0.027$, Figura 8). Já na mesma comparação utilizando os dados de ocorrência das espécies dominantes na serapilheira acumulada nas bases de palmeiras acaules se mantiveram estáveis entre períodos com lençol superficial e profundo (Teste-t, $t = 1.077$, $p = 0.309$, Figura 8).

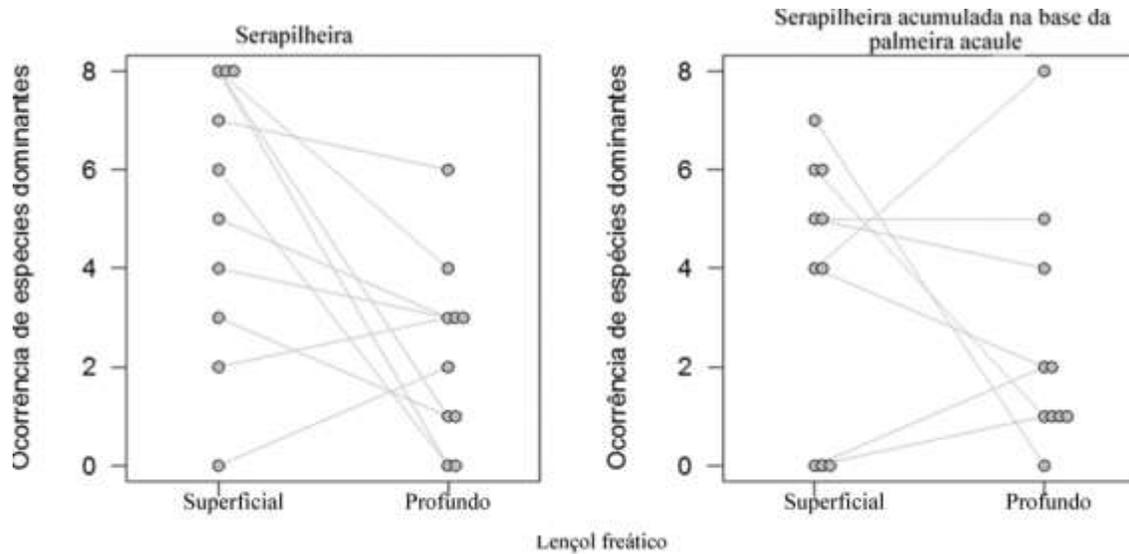


Figura 8 – Ocorrência de espécies dominantes nas iscas oferecidas no solo da floresta e na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico.

A diferença média do número de espécies amostradas nas serapilheiras entre o período com lençol freático superficial e profundo foi de aproximadamente 10 espécies, ou seja, em média, foram coletadas 10 espécies de formigas a mais na serapilheira quando o lençol freático estava profundo (Teste-t, $t = 2.536$, $p = 0.031$, Figura 9). Já o número de espécies de formigas se manteve constante na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules entre os períodos com lençol superficial e profundo (Teste-t, $t = 1.033$, $p = 0.328$, Figura 9).

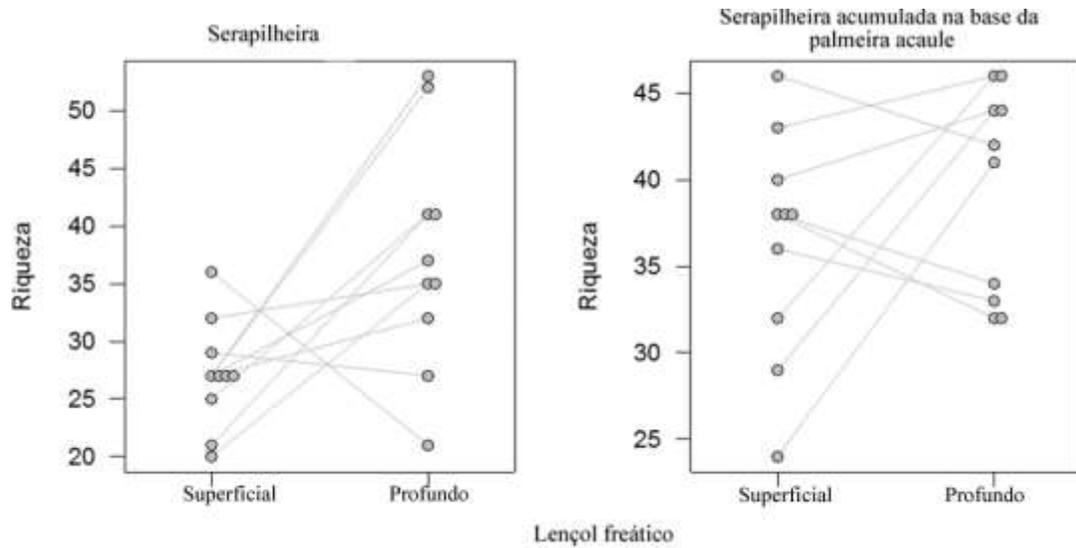


Figura 9 – Riqueza das espécies de formigas amostradas nas serapilheiras (mini-Winkler) do solo da floresta e nas serapilheiras acumuladas nas bases de palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico.

A ocorrência das espécies de formigas na serapilheira no período com lençol freático profundo foi aproximadamente 1,5 vezes menor do que a ocorrência de espécies de formigas quando o lençol freático estava superficial (Teste-t, $t = 2.633$, $p = 0.027$, Figura 10). Já a ocorrência de formigas se manteve constante na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules entre os períodos com lençol freático superficial e profundo (Teste-t, $t = -2.061$, $p = 0.069$).

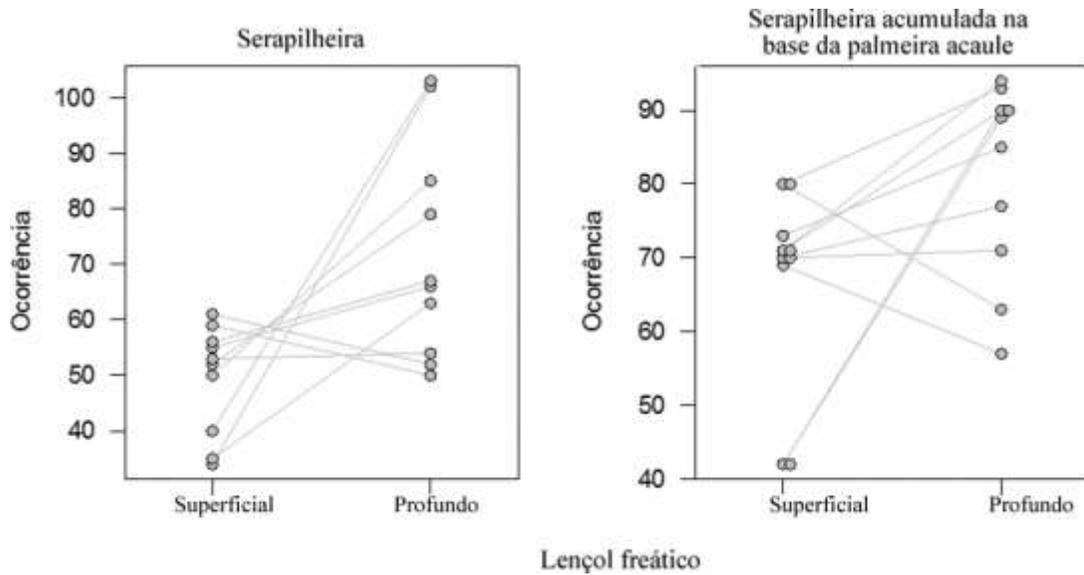


Figura 10 – Ocorrência das espécies de formigas amostradas na serapilheira (mini-Winkler) do solo da floresta e na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules em dois períodos do ciclo hidrológico.

Em média, o número de novas colônias fundadas foi 4 vezes maior nos primeiros 6 meses do experimento nas áreas de serapilheira (Teste-t, $t = -2.131$, $p = 0.05$, Figura 11). Já a fundação de novas colônias se manteve constante na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules entre os dois períodos do experimento de colonização (Teste-t, $t = -1.359$, $p = 0.245$, Figura 11).

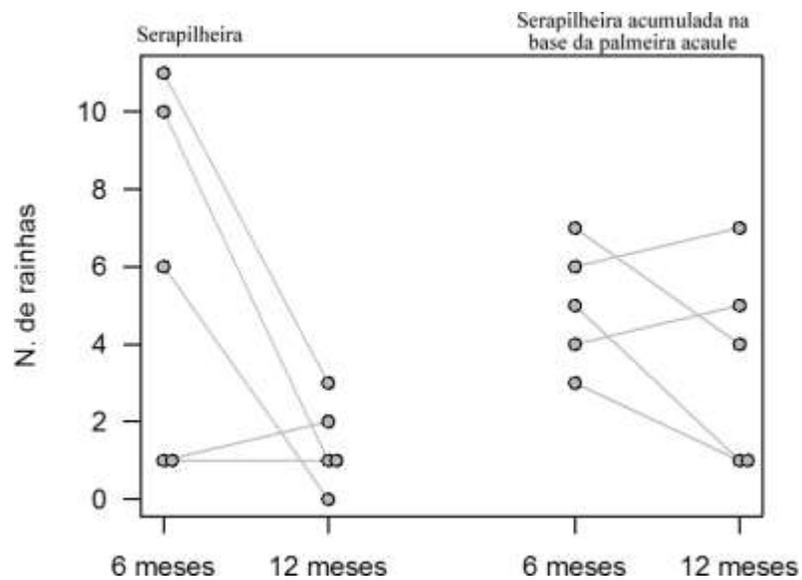


Figura 11 – Número de novas colônias de formigas fundadas (com presença de rainha e operárias) nos experimentos de colonização.

6 DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho demonstram que o nível do lençol freático pode atuar como um distúrbio intermediário para assembleias de formigas, corroborando com outros trabalhos (Seal & Tschinkel, 2010; Tschinkel *et al.*, 2012; Baccaro *et al.*, 2013). Locais com lençol freático superficial abrigam menor número e ocorrência e menor riqueza de espécies de formigas de serapilheira, quando comparado com locais mais estáveis como a serapilheira acumulada na base de palmeiras acaules. Da mesma forma, o número de novas colônias estabelecidas na serapilheira foi menor entre os primeiros 6 e 12 meses do experimento se manteve estável na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules. No entanto, a atividade das formigas, como recrutamento e investimento em monopolização de recursos parece seguir o gradiente natural de umidade (LEVINGS 1983, KASPARI e WEISER 2000), com maior investimento em monopolização nas épocas mais chuvosas, quando o lençol freático fica mais superficial.

As formigas possuem feromônios, sendo responsáveis pela formação de trilhas e no recrutamento de outras operárias para os locais de forrageamento e na localização de recursos (VILELA e DELLA LUCIA, 1987). Muitos desses feromônios podem ser degradados por altas temperaturas (VAN OUDENHOVE *et al.*, 2012) ou lavados pela água. O número de iscas monopolizadas e a abundância de formigas dominantes nas iscas foi aproximadamente três vezes maior na serapilheira adjacente à palmeira durante o período em que o nível do lençol freático estava superficial (Figuras 7 e 8). Esse resultado, sugere que as pequenas poças temporárias que podem se formar quando o lençol freático está superficial, principalmente logo após as chuvas, não dificultam a localização e recrutamento das formigas para as fontes de alimentos através das trilhas químicas. A abundância de espécies dominantes e o investimento em monopolização de recursos parece seguir o gradiente de umidade. A hipótese proeminente para explicar esse padrão, defende que em épocas mais úmidas a produtividade de fungos e bactérias decompositoras que servem de base para alimentação de colêmbolos, ácaros e outros pequenos invertebrados é maior (LEVINGS E WINDSOR, 1984). Dessa forma, o investimento na monopolização de recursos e consequentemente na abundância de espécies dominantes pode aumentar nos períodos chuvosos, seguindo esse gradiente de recursos (LEVINGS, 1983, KASPARI e WEISER, 2000). A maior ocorrência de espécies dominantes na serapilheira adjacente à palmeira na época com lençol freático superficial reforça a hipótese de que o lençol freático pode atuar como modulador nos

padrões de atividade das espécies de formigas dominantes e confirmam os resultados encontrados em outra floresta tropical próximo a Manaus (BACCARO et al., 2013).

Formigas dominantes necessitam de maior área de forrageamento para manter os altos níveis energéticos das colônias, que são em média maiores do que o das espécies subordinadas. Portanto, uma estratégia comumente adotada por espécies dominantes é a construção de ninhos polidômicos (quando uma colônia ocupa vários locais de nidificação independentes). Ninhos polidômicos garantem uma área maior de forrageamento com menor competição (LONGINO, 2003) e podem ser mais competitivos em áreas com menor quantidade de recursos (BACCARO et al., 2010). Das sete espécies consideradas dominantes, quatro (*C. tenuícula*, *C. limata*, *P. biconstricta*, e *M. goeldii*) formam ninhos polidômicos (LONGINO, 2003; DEBOUT *et al.*, 2007) e possivelmente a espécie *O. semipolitus* também forme ninhos polidômicos (FERNANDEZ, 2003). De fato, a proporção de espécies com ninhos polidômicos é maior nas áreas com lençol superficial (BACCARO et al., 2013), sugerindo que esse comportamento pode fornecer vantagens adaptativas para um ambiente que sofre distúrbios naturais constantes.

Entretanto, os padrões encontrados para assembleias de formigas amostradas com iscas, não necessariamente se aplica às assembleias amostradas com outros métodos de coleta. Por exemplo, HAHN e WHEELER (2002) estudando uma floresta tropical no Panamá, observaram que a composição de formigas amostrada foi diferente ao longo de um ciclo hidrológico. Segundo esses autores, além da composição, os tipos de estratégias de forrageamento (ninhas polidômicos, trilhas de forrageio, exploração de recursos temporalmente estáveis como nectários extraflorais, etc.) também diferiram durante um ciclo anual sazonal. Apesar das iscas serem comumente usadas em estudos comportamentais, esse método amostra uma pequena porção da diversidade local (BESTELMYER *et al.* 2000). Consequentemente, é comum encontrar resultados contrastantes entre métodos de coletas diferentes (SOUZA et al., 2009) e o padrão geral das assembleias (quando todas as espécies são incluídas) pode ser diferente.

A riqueza e abundância de espécies de formigas amostradas com um método mais inclusivo (mini-Winkler) foi maior na fase com o nível do lençol freático mais profundo. Ou seja, maior riqueza e abundância de espécies de formigas na época menos chuvosa do ciclo hidrológico na serapilheira adjacente à palmeira. No entanto, como tanto a riqueza como a abundância de formigas encontradas na serapilheira acumulada na base de palmeiras acaules se mantiveram estáveis ao longo do ciclo hidrológico. Em conjunto, esses resultados sugerem que o nível do lençol freático

pode atuar como um distúrbio mais severo para as assembleias de formigas que vivem na serrapilheira.

A Hipótese do Distúrbio Intermediário (CONNELL, 1978) propõe que uma maior diversidade de espécies é mantida sob níveis intermediários de perturbação, pois perturbações moderadas promovem um aumento na heterogeneidade ambiental. Posteriormente, outros autores sugeriram que distúrbios moderados são vitais para a manutenção das assembleias (PETRATIS et al., 1989, ROSENZWEING, 1995). No entanto, estimar se um distúrbio é moderado ou mais severo não é simples. No nosso caso, o lençol freático parece funcionar como uma perturbação mais severa, controlando o número e abundância de formigas durante o período com lençol freático superficial. Os resultados das coletas realizadas na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras também corroboram essa hipótese. Tanto a riqueza, como a ocorrência das formigas foram maiores no período com o lençol freático profundo nas áreas de serapilheira adjacente à palmeira, mas se mantiveram estáveis na serapilheira acumulada nas bases das palmeiras acaules (local que sofre menos influência do nível do lençol freático).

Os resultados obtidos para o experimento de colonização e nidificação mostram que a taxa de colonização foi maior nos seis meses na serapilheira adjacente à palmeira no período do lençol freático profundo, no entanto, no período que o lençol freático estava mais próximo à superfície, observou-se um declínio na fundação de ninhos. RYDER-WILKIE et al. (2007) descrevem que há poucas informações acerca da arquitetura de um formigueiro para florestas tropicais, todavia, a queda da fundação de ninhos pode estar associada com o nível do lençol freático. Nossos resultados corroboram com o trabalho de SEAL e TSCHINKEL (2010), que descrevem que o número de ninhos de formigas é menor em anos com o nível de chuva normal ou acima da média. Nos anos com muita chuva a disponibilidade do volume de solo acessível para as fundação e crescimento das colônias é menor, podendo limitar a distribuição espacial das espécies de formigas SEAL e TSCHINKEL (2010) que habitam o solo.

Segundo KOLAY e ANNAGIRI (2015) alguns organismos evoluíram várias adaptações para combater a entrada de água nos seus ninhos, portanto, as respostas destas formigas podem ser categorizadas em respostas comportamentais, adaptações fisiológicas e modificações arquitetônicas. Um caso bastante conhecido e estudado corresponde as colônias de algumas espécies de formigas do gênero *Pheidole* e *Solenopsis*, quando a colônia precisa abandonar completamente os seus ninhos, alguns indivíduos da colônia apresentam comportamento

especializado, chamado de “corridas de alarme”, estas espécies evacuam ninhos inundados de forma rápida e organizada e, assim, conseqüentemente, minimizam o impacto das inundações (WHEELER, 1910; MORRILL, 1974; ADAMS et al., 2011; WILSON, 1986). Essas possíveis adaptações permitem que esses organismos sobrevivam às inundações imprevisíveis em locais onde o lençol freático é mais superficial ou em áreas periodicamente alagáveis como, várzeas ou igapós. Nossos resultados sugerem que o nível do lençol freático pode atuar como um distúrbio mais severo para as assembleias de formigas que vivem na serapilheira das florestas tropicais. Entretanto, há uma grande necessidade de se conseguir mais informações sobre a biologia das espécies, e quais estratégias são mais usadas para conseguir lidar com a variação do nível do lençol freático e possivelmente a inundação frequente de suas colônias.

7 REFERÊNCIAS

- ADAMS, B.J.; STRECKER, R.M.; HOOPER-BÙI, L. H.; O'BRIEN, D.M.; Raft formation by the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Science*, 11:171, 2011.
- ALONSO, L.; & AGOSTI, D. Biodiversity studies, Monitoring, and Ants: An Overview, p. 1-8. In D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso & T. R. Schultz (eds), *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. *Smithsonian Institution Press*, Washington, 2002.
- ANDERSEN, A. N. Regulation of “momentary” diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist*, 140:401-420, 1992.
- ANDERSEN, A. N. A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22:15-29, 1995.
- ANDERSEN, A. N. Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology*. 1:8, 1997a.
- ANDERSEN, A. N. Ants as indicators of ecosystem restoration following mining: a functional group approach. Conservation outside nature reserves. In P. Hale & D. Lamb (eds), pp. 319-325. Centre for conservation biology, *The University of Queensland*, Brisbane, 1997b.
- ANDERSEN, A. N. Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology*, 33: 211-220, 2008.
- ANDERSEN, A. N.; HOFFMANN, B. D.; MULLER, W. J. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology*, 39:8-17, 2002.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26:32-46, 2001.

- ARMBRECHT, I.; PERFECTO, I. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 97:107-115, 2003.
- BACCARO, F.B.; KETELHUT, S.M. & DE MORAIS, J.W. Distribution And Soil Moisture Content Can Regulate Bait Control In An Ant Assemblage In Central Amazonian Forest Resource. *Austral Ecology*, 35: 274–281, 2010.
- BACCARO, F.B.; DE SOUZA, J. L. P.; FRANKLIN, E.; LANDEIRO, V.L.; MAGNUSSON, W. E. Limited effects of dominant ants on assemblage species richness in three Amazon forests. *Ecological Entomology*, 37:1-12, 2012.
- BACCARO, F. B.; ROCHA, I. F.; DEL AGUILA, B. E. G.; SCHIETTI, J.; EMILIO, T.; PINTO, J. L. P. V. Changes in ground-dwelling ant functional diversity are correlated with water-table level in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 46:755-763, 2013.
- BESTELMEYER, B. T.; WIENS, J. A. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications*, 6:1225-1240, 1996.
- BESTELMEYER, B.T., D. AGOSTI, F. LEEANNE, T. ALONSO, C.R.F. BRANDÃO, W.L. BROWN, J.H.C. DELABIE & R. SILVESTRE. Field techniques for the study of ground-living ants: An Overview, description, and evaluation, p. 122-144. In D. Agosti, J.D. Majer, A. Tennant & T. de Schultz (eds), *Ants: standart methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, 280p, 2000.
- BROWN, J. H.; KELT, D. A.; FOX, B. J. Assembly Rules and Competition in Desert Rodents. *American Naturalist*, 160:815-818, 2002.
- CARVALHO, K. S.; VASCONCELOS, H. L. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, 91(2/3):151-157, 1999.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. *University of Chicago Press*, Chicago, 2003.

- CERDÁ, X.; RETANA, J.; CROS, S. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, 66:363-374, 1997.
- CONNELL, J.H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1302-1310, 1978.
- DEBOUT, G. SCHATZ, B., ELIAS, M., MCKEY, D. Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society* 90, 319–348, 2007.
- DEJEAN, A.; CORBARA, B. A review of mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. In Basset, Y, Novotny, V.; Miller, S. E.; Kitching, R. L. (eds), *Arthropods of tropical forests: spatio- temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press*, p. 341-347, 2003.
- ERNEST, S. K. M.; BROWN, J. H.; THIBAUT, K. M.; WHITE, E. P.; GOHEEN, J. R. Zero-sum, the niche, and metacommunities: long-term dynamics of community assembly. *American Naturalist*, 172:257-269, 2008.
- FAN, Y.; LI, H.; MIGUEZ-MACHO, G. Global Patterns of Groundwater Table Depth. *Science*, 339:940-942, 2013.
- FELLERS, J. H. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68:1466-1478, 1987.
- FERNÁNDEZ, F.C. Myrmicine Ants of the Genera *Ochetomyrmex* and *Tranopelta* (Hymenoptera: Formicadae). *Sociobiology*, 41: 633-661, 2003.
- FLOREN, A.; FREKING, A.; BIEHL, M.; LINSENMAIR, K. E. Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical ant communities. *Ecography*, 24:547-54, 2001.
- FRANKEN, E. P.; GASNIER, T. R. Applicability of the Ant Mosaic theory on floor litter in a forest of Central Amazon, Brazil. *Entomotropica*, 25: 37-42, 2011

- FRANKEN, E. P.; BACCARO, F. B; GASNIER, T. R. Is there a refuge for ants in litter accumulated at the base of *Attalea attaleoides* (Barb.Rodr.) Wess Boer (Arecaceae)?. *Entomotropica*, 28:27-37, 2013.
- HAHN, D.A.; WHEELER, D.E. Seasonal Foraging Activity and Bait Preferences of Ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 34: 348-356, 2002
- HARRISON, S.; CORNELL, H. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11:969-979, 2008.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. Field Guide to the Palms of the Americas. United Kingdom, *Princeton University Press*. 416, 1995.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. Cambridge: *Harvard University Press*, 732, 1990.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. The Superorganism: The Beauty, Elegance and Strangeness of Insect Societies. *W.W. Norton and Company*, New York, 2008.
- HOPKINS, M. J. G. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia*, 56: 9-25, 2005.
- HUSTON, M. A. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 86: 393-401, 1999.
- KAHN, F.; CASTRO A. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17:210-216, 1985.
- KASPARI, M.; WEISER, M.D. Ant activity along moisture gradients in a Neotropical forest. *Biotropica*, 32: 703-711, 2000.
- KOLAY, S. & ANNAGIRI, S. Dual response to nest flooding during monsoon in an Indian ant. *Scientific Reports*. **5**, 13716; doi: 10.1038, 2015.
- LAURANCE, W. F.; VASCONCELOS, H. L. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. *Oecologia Brasiliensis*, 13: 434-451, 2009.

- LEVINGS, S. C. Seasonal, annual and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest. *Ecological Monographs*, 53:435-455, 1983.
- LEVINGS, S.C.; D.M. WINDSOR. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 16:125-131, 1984.
- LONGINO, J.T. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151: 1-150, 2003.
- MAJER, J. D. Ant recolonization of rehabilitated bauxite mines of Poços de Caldas, Brazil. *Journal Tropical Ecology*, 8:97-108, 1992.
- MAJER, A, J. D. Ant recolonization of rehabilitated bauxite mines at Trombetas, Pará, Brazil. *Journal Tropical Ecology*, 12:257-273, 1996.
- MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C.; MCKENZIE, N. L. Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux*, 44(3):255-266, 1997.
- MARQUES-FILHO, A. O.; RIBEIRO, M. N. G.; SANTOS, H. M.; SANTOS, J. M. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke. IV. Precipitação. *Acta Amazônica*, 11:759-768, 1982.
- MERTL, A. L.; WILKIE, K. T. R.; TRANIELLO, J.F.A. Impact of flooding on the species richness, density and composition of Amazonian litter-nesting ants. *Biotropica*, 41:633-641, 2009
- MORRILL W.L. 1974. Dispersal of red imported fire ants by water. *Florida Entomologist*, 57: 39-4. 1974
- PARR, C. L.; CHOWN, S. L. Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in South African savanna. *Journal of Insect Conservation*, 5:27-36, 2001.

- PARR, C. L. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology*, 77:1191-1198, 2008.
- PARR, C. L.; GIBB, H. Competition and the role of dominant ants. Ant Ecology. In L. Lach, C.L. Parr & K.L. Abbott (eds), *Oxford University Press*, Oxford, 77-96, 2010.
- PARR, C. L. GIBB, H. The discovery-dominance trade-off is the exception, rather than the rule. *Journal of Animal Ecology*, 81:233-241, 2012.
- PETRAITIS, P. S.: R. E. LATHAM.: R. A. NIESENBAUM. The maintenance of species-diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology*, 64:393-418, 1989
- PHILPOTT, S.; ARMBRECHT, I. Biodiversity in tropical agroforestry and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31:369-377, 2006.
- PHILPOTT, S. A canopy dominant ant affects twig-nesting ant assembly in coffee agroecosystems, *Oikos*, 119:1954-1960, 2010.
- RENNÓ, C. D.; NOBRE, A. D.; CUARTAS, L. A.; SOARES, J. V.; HODNETT, M .G.; TOMASELLA, J.; WATERLOO, M. HAND, a new terrain descriptor using SRTMDEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment*, 112:3469-3481, 2008.
- RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7:1-15, 2004.
- RIBEIRO, M. N. G. Aspectos Climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica*, 6:229-233, 1976.
- RIBEIRO, M. N. G.; ADIS, J. Local rainfall variability - A potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. *Acta Amazonica*, 14:159-174, 1984.
- RIBEIRO, J. E. L. S.; HOPKINS, M. G.; VICENTINI, A.; SOTHERS, C. A.; COSTA, M. A. S.; BRITO, J. M.; SOUZA, M. A. D.; MARTINS, L. H. P.; LOHMANN, L. G.; ASSUNÇÃO, P. A. C. L.; PEREIRA, E. C.; SILVA, C. F.; MESQUITA, M. R. & PROCÓPIO, L. Flora da

- reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA, Manaus, 816, 1999.
- ROSENZWEIG, M.L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge, UK: *Cambridge University Press*, 1995.
- ROSENZWEIG, M. L. & ZIV, Y. The echo pattern in species diversity: Pattern and process. *Ecography*, 22:614-628, 1999.
- RYDER WILKIE, K.T.; MERTL, A.L. & TRANIELLO, J.F.A. Biodiversity below ground: probing the subterranean ant fauna of Amazonia. *Naturwissenschaften*, 94:725-731, 2007.
- SANTINI, G.: TUCCI, L.: OTTONETTI, L.: FRIZZI, F. Competition trade-offs in the organization of a Mediterranean ant assemblage. *Ecological Entomology*, 32:319-326, 2007.
- SANDERS, N. J.; GOTELLI, N. J.; HELLER, N. E.; GORDON, D. M. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100:2474-2477, 2003.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena* – *Oikos*, 56:3-16, 1989.
- SEAL, J.N. & TSCHINKEL, W.R. Distribution of the fungus-gardening ant (*Trachymyrmex septentrionalis*) during and after a record drought. *Insect Conservation and Diversity*, 3:134-142, 2010.
- SOMBROEK, W. Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*, 30:81-100, 2000.
- SOUZA, J.L.P. Avaliação do esforço amostral, captura de padrões ecológicos e utilização de taxa substituto em formigas (Hymenoptera, Formicidae) de serrapilheira com tres métodos de coleta na floresta amazonica, Brasil. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 97 pp, 2009.

- STANTON, M. L.; PALMER, T. M.; YOUNG, T. P. Competition-colonization trade-offs in a guild of African acacia-ants. *Ecological Monographs*, 72:347-363, 2002.
- TSCHINKEL, W. R. Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in Northern Florida in relation to habitat and disturbance. *Annals of the Entomological Society of America*, 81:76-81, 1988.
- TSCHINKEL, W. R.; MURDOCK, T.; KING, J. R.; KWAPICH, K. C. Ant distribution in relation to ground water in north Florida pine flatwoods. *Journal of insect science*, 12:1-20, 2012.
- VAN OUDENHOVE, L., BOULAY, R., LENOIR, A., BERNSTEIN, C. & CERDÁ, X. Substrate temperature constrains recruitment and trail following behavior in ants. *Journal of Chemical Ecology*, 38: 802–809, 2012.
- VASCONCELOS, H. L. Effects of litter collection by understory palms on the associated macroinvertebrate fauna in Central Amazonia. *Pedobiologia*, 34:157-160, 1990.
- VASCONCELOS, H.L. Respostas das formigas à fragmentação florestal. Série Técnica IPEF, 12:95-98, 1998.
- VASCONCELOS, H. L. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8(3):409-420, 1999.
- VASCONCELOS, H. L.; CARVALHO, K. S.; DELABIE, J. H. C. Landscape modifications and ant communities. In: Bierregaard Junior, R. O., Jr.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. (Ed.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. New Haven, *Yale University Press*, 2011. 478, 2001.
- VILELA, E. F. & DELLA LUCIA, T. M. C. Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas. *Viçosa, Imprensa Universitária*. 155 p, 1987.
- WHEELER, WM. *Ants: Their Structure, Development, and Behavior*. *Columbia University Press*, 1910.

- WILSON, E. O. The organization of food evacuation in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Sociaux*, 33: 458-469, 1986.
- WILSON, E. O. *The Insect Societies*. Cambridge, Belknap, 548, 1971.
- WILSON, E. O. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica*, 19:245-251, 1987.
- WITTMAN, S. E. & GOTELLI, N. J. Predicting community structure of ground-foraging ant assemblages with Markov models of behavioral dominance. *Oecologia*, 166:207-219, 2011,
- YODZIS, P. *Competition for space and the structure of ecological communities*. Springer - Verlag, New York, 1978.