



DIVISÃO DO
CURSO DE
PÓS-GRADUAÇÃO
EM ENTOMOLOGIA

MINISTÉRIO DA
**CIÊNCIA, TECNOLOGIA,
INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES**

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
DIVISÃO DO CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA – DIENT

**ESTRUTURA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM FLORESTAS DE VÁRZEA E TERRA-FIRME
NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Talitha Ferreira dos Santos

Manaus, AM

Maio, 2017

Talitha Ferreira dos Santos

**ESTRUTURA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM FLORESTAS DE VÁRZEA E TERRA-FIRME
NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Dr. Fabricio Beggiato Baccaro

Co-orientadores: Dra. Elizabeth Pringle

Dr. Carlos Peres

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia.

Manaus, AM

Maio, 2017

S237 Santos, Talitha Ferreira dos

Estrutura taxonômica e funcional das assembleias de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em florestas de várzea e terra-firme na Amazônia Central / Talitha Ferreira dos Santos. ---Manaus:[sem editor], 2017.

49 f.: il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2018.

Orientador: Fabricio Beggiato Baccaro.

Coorientador: Carlos Peres.

Programa: Entomologia.

1. Forrageamento. 2. Filtro ambiental. 3. Formigas. I. Título

CDD 595.796

Sinopse: Foi avaliado o efeito da inundação sobre a ocorrência, riqueza, composição e os traços funcionais de assembleias de formigas em florestas de terra-firme e várzea, no período sazonal de cheia e seca do rio.

Palavras-chave: Diversidade funcional, filtro ambiental, forrageamento, inundação, traços funcionais.

DEDICATÓRIA

À minha família e amigos.

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia pela oportunidade de realizar o mestrado. Ao corpo docente e demais pesquisadores, pelos ensinamentos. À CAPES pela concessão da bolsa e à *Darwin Initiative* pelo auxílio financeiro do projeto.

Ao meu orientador Fabricio Baccaro, por sempre colocar fé em seus orientados, pela ajuda com as ideias do projeto, e por facilitar certos problemas do trabalho ou do dia-a-dia sempre com muita inteligência e bom humor. Aos meus coorientadores Elizabeth Pringle e Carlos Peres pelas ideias durante o mestrado.

Ao Dr. Rogério Silva por me ensinar mais sobre Ecologia funcional e pelo auxílio com as análises de dados. Agradeço também Rodrigo, Emília, Itanna, Jorge, Tiago, Alê e Flávio por conferir a identificação de várias espécies de formigas.

Ao Dr. Márcio Oliveira, Tiago, Danilo e Daniell pelo auxílio com o microscópio de auto-montagem e pelo uso da coleção do INPA durante as medições das formigas.

Às pessoas que me receberam em Carauari, em especial ao Hugo, que me ajudou com os detalhes antes do campo, à Dona Maria e sua família maravilhosa que me hospedaram na sua casa durante todo o período de coleta. Ao Almir e Adão, por serem meu GPS e pela ajuda com os barcos.

À todos da turma de mestrado 2015 pelo companheirismo, principalmente durante as disciplinas. Principalmente ao povo da “sala dos alunos 2”, Cris, Larissa, Jéssica, Dayana, Marta e Tiago. Também à Luana e Matheus pelas conversas pelas madrugadas no INPA.

Agradeço também a Marta e ao Tiago pela grande amizade formada em tão pouco tempo. À Milagros, companheira de apê, por me aturar e me escutar, por cozinhar e assistir todas as prévias das apresentações, por estar sempre presente quando eu mais precisei. Obrigada, peruana!

À Juliana Araújo por ser orientadora, mãe-bióloga e amiga. Obrigada pelo grande apoio desde o início da minha vida acadêmica, desde o primeiro projeto com invertebrados de solo.

À Marcelle pelo auxílio na triagem e identificação das formigas na UFAM.

Aos amigos Gabi, Havle, Carmel, Tiago, Ayra e Neto pelo apoio e companheirismo nos momentos alegres e também difíceis desde a graduação.

Por fim, agradeço aos meus pais Ítalo e Leda, pelo incentivo durante a minha formação como pessoa e como profissional, e por sempre acreditarem em mim, e aos membros da minha família por cada palavra de motivação.

RESUMO

O pulso de inundação dos grandes rios pode ser considerado um tipo de perturbação natural que afeta diversos organismos de ecossistemas tropicais. Esse processo natural modifica a paisagem, alterando a estrutura de florestas localizadas próximas aos rios. O objetivo desse estudo foi avaliar o efeito da inundação sobre a ocorrência, riqueza, composição e os traços funcionais de assembleias de formigas em florestas de terra-firme e várzea, no período sazonal de cheia e seca do rio. Coletamos formigas em 14 transectos, localizados próximo ao Rio Juruá em Carauari, Amazonas, utilizando *pitfall* terrestre, extratores de Winkler, guarda-chuva entomológico e *pitfall* arbóreo. Medimos treze traços morfológicos para avaliar a diversidade funcional de formigas. Utilizamos Análise de Variância para comparar as métricas de diversidade taxonômica (ocorrência e riqueza de espécies) entre períodos (cheia e seca) e tipos florestais (várzea e de terra-firme) em cada estrato (terrícola e arborícola). A composição de espécies foi comparada por Análises de Permutação Multivariada. Calculamos três índices de diversidade funcional para cada transecto: riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve) e dispersão funcional (FDis). Usamos o efeito padronizado de FRic e FDis para controlar possíveis efeitos de diferença de riqueza entre os transectos. Por fim, comparamos as médias ponderadas pela ocorrência das espécies de quatro traços funcionais diretamente relacionados com respostas a inundação através de *bootstrap*. De maneira geral, o período sazonal não teve relação significativa, tanto para diversidade taxonômica, quanto para diversidade funcional. As formigas arborícolas foram mais frequentes na várzea, comparando com as florestas de terra-firme, mas o número de espécies foi similar entre os dois tipos florestais. As formigas terrícolas foram mais frequentes e diversas nas florestas de terra-firme. Ao total, 36% das espécies arborícolas e 56% das espécies terrícolas correram exclusivamente nas florestas de terra-firme. A equitabilidade e dispersão funcional foram diferentes entre os tipos florestais para espécies arborícolas. Já para as espécies terrícolas, os índices foram similares entre os tipos florestais. O espaço funcional utilizado pelas espécies entre os tipos florestais, em geral, foi similar. No entanto, houve diferenças nos quatro traços funcionais entre os tipos florestais. As formigas arborícolas tendem a ser maiores na várzea. Já as formigas terrícolas tendem possuir pernas proporcionalmente menores nas florestas de terra-firme. Em conjunto, esses resultados sugerem que a várzea é um hábitat mais seletivo para formigas arborícolas, uma vez que formigas maiores sofrem menos efeito de dissecação. As formigas terrícolas exploram os recursos disponíveis na serrapilheira de terra-firme, já que pernas proporcionalmente menores facilitam a locomoção entre os interstícios da serrapilheira. A menor diversidade taxonômica de assembleias de formigas na várzea sugere que o período de inundação do Rio Juruá afeta fatores importantes para o estabelecimento das formigas, como a nidificação, a dieta e o forrageamento, além de causar mudanças nos traços funcionais relacionados às funções das espécies.

Palavras-chave: Diversidade funcional, filtro ambiental, forrageamento, inundação, traços funcionais.

ABSTRACT

The flood pulse of the great rivers can be considered a natural disturbance affecting diverse organisms in tropical ecosystems. This natural process modifies the landscape, changing the forest structure located near the rivers. Flooded forests are called igapós, when they are periodically flooded by nutrient-poor rivers and várzea forests, when they are periodically flooded by rivers relatively richer in nutrients. The main goal of this study was to evaluate the effect of periodic flooding on the occurrence, richness, composition and functional diversity of ant assemblages during the flood and dry season. We collected ants in 14 transects located near the Juruá River in Carauari, Amazonas, using terrestrial pitfall, Winkler extractors, beating the vegetation and arboreal pitfall. We measured thirteen morphological traits used to evaluate the functional diversity of ants. We used Analysis of Variance to compare taxonomic diversity metrics (occurrence and species richness) between periods (flooded and unflooded) and forest types (várzea and terra firme forests) in each stratum (soil/litter and arboreal). The species composition was compared by Multivariate Permutation Analysis. We calculated three functional diversity indexes for each transect: functional richness (FRic), functional evenness (FEve) and functional dispersion (FDis). We used the standardized effect size (SES) of FRic and FDis to control possible effects of differences in species richness between transects. Each index was compared following the same analytical procedure described above. Finally, we compared the weighted means by the occurrence of the species of four functional traits directly related to flood responses. In general, the sampling period (flooded or unflooded) was not related to any metric used for both taxonomic diversity and functional diversity. Terrestrial ants were more frequent and diverse in terra firme forests compared to várzea forests. Conversely, arboreal ants tend to be more frequent in várzea forests compared to terra firme forests, but the number of species was similar. In total, 36% of arboreal species and 56% of terrestrial species occurred only in terra firme forests. Functional evenness and dispersion were different among forest types for arboreal species. For the terrestrial species, the indices were similar among forest types. The functional space used by the species was similar between forests types for both, terrestrial and arboreal species. However, separately, the four functional traits showed differences between forest types. Arboreal ants tend to be larger than arboreal ants that live on terra-firme forests. Terrestrial ants, on the other hand, tend to have proportionally smaller legs in terra-firme forests. Together, these results suggest that floodplain forests are more selective habitat for arboreal ants, since larger bodies have less dissecting risks and that terrestrial ants exploit the available resources in the litter of terra-frime forests, since proportionally smaller legs facilitate the locomotion between the interstices of the litter. The relative lower diversity of ants assemblages in the varzea forests suggests that the flooding period affects important factors for the establishment of ants, such as nesting, diet and foraging, and causes changes in the morphological traits related to the specific functions of the species.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
1. INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS	14
Objetivo geral	14
Objetivos específicos	14
3. MATERIAL E MÉTODOS	15
Área de estudo e delineamento amostral	15
Métodos de amostragem	16
Variáveis ecológicas	18
Triagem e identificação das formigas	18
Escolha dos traços funcionais	19
Análise de dados	21
Diversidade Taxonômica	21
Diversidade Funcional	21
4. RESULTADOS	23
Ocorrência e riqueza de espécies	23
Composição de espécies	24
Diversidade Funcional	28
5. DISCUSSÃO	32
Ocorrência e riqueza de espécies	32
Composição de espécies	33
Diversidade Funcional	35
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A, B) Localização da cidade Carauari, Amazonas, Brasil, ressaltando a RDS Uacari e a RESEX Médio Juruá. C) Delineamento amostral. Os transectos vermelhos e amarelos representam as parcelas nas florestas de terra-firme e várzea, respectivamente.

Figura 2. A) *Pitfall* terrestre. B) Extrator de Winkler. C) Figura *Pitfall* arbóreo. D) Guarda-chuva entomológico.

Figura 3: Localização dos traços morfológicos realizados nas formigas: a) Comprimento da cabeça, b) Largura da cabeça, c) Distância entre os olhos, d) Distância entre o olho e a inserção da mandíbula, e) Altura do clípeo, f) Comprimento da mandíbula, g) Comprimento máximo do olho, h) Comprimento do mesossoma, i) Altura do pecíolo (altura do pós-pecíolo, quando houver), j) Largura do pecíolo (largura do pós-pecíolo, quando houver), l) Comprimento do fêmur da perna posterior.

Figura 4. Ocorrência das espécies (A) e número de espécies de formigas (B) por transecto, amostradas no estrato arborícola, no período de cheia (círculos) e seca (triângulo).

Figura 5. Ocorrência das espécies (A) e número de espécies (B) por transecto amostrados no estrato terrícola durante o período de seca.

Figura 6. Transectos ordenados pela composição de espécies amostradas no estrato arborícola em florestas de terra-firme (barras vermelhas) e florestas de várzea (barras pretas) no período de cheia e seca.

Figura 7. Transectos ordenados pela composição de espécies amostradas no estrato terrícola em florestas de terra-firme (barras vermelhas) e florestas de várzea (barras pretas) no período de seca.

Figura 8. Riqueza funcional padronizada (SES FRic), equitabilidade funcional (Feve) e dispersão funcional padronizada (SES FDis) por transecto das assembleias de

formigas amostradas no estrato arborícola, nas florestas de terra-firme e várzea durante os períodos de cheia (círculos) e seca (triângulos).

Figura 9. Riqueza funcional padronizada (SES FRic), equitabilidade funcional (Feve) e dispersão funcional padronizada (SES FDis) por transecto das assembleias de formigas amostradas no estrato terrícola, nas florestas de terra-firme e várzea durante o período de seca.

Figura 10. Dois primeiros eixos da PCA que resume o espaço funcional ocupado pelas espécies de formigas arborícolas (A) e terrícolas (B). Cada ponto representa uma espécie. Para o estrato arborícola, linhas verdes e vermelhas representam o espaço ocupado pelas formigas no período de cheia e seca, na floresta de terra-firme, respectivamente. Linhas azuis e cinzas representam o espaço ocupado no período de cheia e seca, na floresta de várzea, respectivamente. Para as formigas terrícolas, amostradas no período de seca, linhas verdes representam o espaço ocupado na floresta de terra-firme e linhas vermelhas na floresta de várzea.

Figura 11. Distribuição dos traços morfológicos das espécies de formigas arborícolas amostradas nas florestas de terra-firme e várzea, durante os períodos de cheia e seca. Com exceção do comprimento do messosoma, os traços foram padronizados pelo comprimento do mesossoma. Em todos os casos os valores apresentados aqui foram ponderados pela abundância relativa dos traços (ocorrência das espécies).

Figura 12. Distribuição dos traços morfológicos das espécies de formigas terrícolas, durante o período de seca, nas florestas de terra-firme e várzea. Com exceção do comprimento do messosoma, os traços foram padronizados pelo comprimento do mesossoma. Em todos os casos os valores apresentados aqui foram ponderados pela abundância relativa dos traços (ocorrência das espécies).

1. INTRODUÇÃO

Perturbações ambientais modificam a estrutura das assembleias em diversos ecossistemas (Carvalho & Vasconcelos 1999; Levine 2000). Diferentemente de perturbações moderadas, que podem ajudar a manter a diversidade local por facilitar a coexistência de espécies competitivas (Petraitis *et al.* 1989), distúrbios severos geralmente reduzem a diversidade (Bobbink *et al.* 1998; Levine 2000). O efeito das perturbações antrópicas como conversão de terras para agricultura, e fragmentação florestal são exemplos de distúrbios severos que podem reduzir consideravelmente a riqueza e modificar a composição de espécies (Lopes & Ferrari 2000; Pautasso & McKinney 2007; Martensen *et al.* 2012).

O pulso de inundação dos grandes rios é considerado um tipo de perturbação natural e cíclico para muitos organismos terrícolas em diferentes ecossistemas tropicais (Junk *et al.* 1989; Wittmann *et al.* 2004). Na Amazônia, a área alagada pela cheia dos grandes rios pode cobrir até $8,4 \times 10^5$ km², ou cerca de 14% do total da Bacia Amazônica (Hess *et al.* 2015). As florestas inundadas na Amazônia podem ser classificadas em várzeas, áreas inundadas periodicamente por rios de água “branca” ricos em nutrientes, devido a presença de material em suspensão; e igapós, áreas inundadas periodicamente por rios de água “preta”, relativamente pobres em nutrientes (Prance 1979; Walker 1990). O período de inundação nas florestas de várzea está relacionado com a distância até a margem dos rios (Junk 1997), e dependendo da elevação do terreno algumas áreas podem permanecer alagadas por até sete meses ao longo de um ano (Junk 1997; Wittmann *et al.* 2004; Junk *et al.* 2012). Consequentemente, a estrutura do solo e da vegetação são diretamente afetadas pela intensidade e pela duração da inundação (Prance 1979; Junk *et al.* 1989). Por exemplo, áreas mais próximas às margens dos rios possuem vegetação mais aberta, pois poucas espécies estão adaptadas a longos períodos de inundação (Wittmann *et al.* 2004). No entanto, o ciclo sazonal (aumento e redução do nível da água) pode atuar como um filtro para muitas espécies de animais, onde apenas espécies com determinadas características morfológicas, fisiológicas e funcionais conseguem se estabelecer (Adis 1997, Adis & Junk 2002).

As formigas possuem diversas estratégias para lidar com o ciclo sazonal. Por exemplo, certas espécies do gênero *Pheidole* podem evacuar rapidamente o ninho,

caso detectem água em seu interior (Wilson 1986), ou podem construir diques de terra em torno da entrada do formigueiro para proteção contra inundações menores e imprevisíveis (LeBrun *et al.* 2011). Algumas espécies arborícolas têm a capacidade de regurgitar a água que entram em seus ninhos (Klein *et al.* 1993; Moog *et al.* 1997) e outras espécies que habitam a serrapilheira podem construir placas com gravetos e barro para flutuação (Lude *et al.* 1999). Apesar dessas adaptações, é provável que a maioria das espécies de formigas que vivem no solo e serrapilheira das florestas de várzea migrem verticalmente durante a inundação, se estabelecendo em troncos e copas de árvores e arbustos (Adis & Junk 2002). Com a maior agregação, uma hipótese plausível é o aumento da competição nas árvores e arbustos, uma vez que os recursos se tornam proporcionalmente mais escassos (Majer & Delabie 1994). Diversos trabalhos com assembleias de formigas foram realizados em áreas alagáveis. Estudos que comparam a riqueza e composição de espécies em florestas de terra-firme e florestas alagáveis destacam que há diferença na composição e menor riqueza em áreas suscetíveis a inundação (Milford 1999; Majer & Delabie 1994; Mertl *et al.* 2009), onde o aumento da duração da inundação pode influenciar na distribuição das espécies (Ballinger *et al.* 2007). Alterações mais sutis do nível do lençol freático também podem modificar a estrutura das assembleias de formigas (Baccaro *et al.* 2013). No entanto, ainda não foi avaliado como a inundação afeta a diversidade funcional de formigas.

Historicamente, a forma de avaliar o efeito da inundação periódica e as interações entre espécies tem focado em medidas de diversidade taxonômica (Milford 1999; Majer & Delabie 1994; Mertl *et al.* 2009). No entanto, o uso de atributos funcionais das espécies pode oferecer mais detalhes sobre o funcionamento dessas assembleias frente ao alagamento. A diversidade funcional surgiu como um conceito-chave para explicar a resiliência das comunidades às alterações ambientais (Silva & Brandão 2014). De acordo com Violle e colaboradores (2007), traços funcionais são definidos como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas, medidas no nível dos indivíduos, que afetam indiretamente fatores como reprodução, crescimento e sobrevivência de uma espécie. As medidas morfo-anatômicas dos organismos são usadas frequentemente como traços funcionais, na qual se relaciona traços morfológicos mensuráveis a diferentes funções ecológicas (Petchey & Gaston 2006; Violle *et al.* 2007; Cadotte *et al.* 2011). Segundo Maire e colaboradores (2015), o número de traços mensurados para descrever as espécies depende do táxon e do foco do estudo, mas geralmente cinco traços são confiáveis para representar o espaço

funcional de uma espécie. A diversidade funcional de uma assembleia pode ser mensurada de diferentes formas, como classificar as espécies em grupos funcionais (Barton *et al.* 2011; Baccaro *et al.* 2013), calcular índices de diversidade funcional diretamente com base nos valores dos traços funcionais (Petchey & Gaston 2002; Mason *et al.* 2005; Cornwell *et al.* 2006; Villéger *et al.* 2008) ou comparar os traços funcionais diretamente (Yates *et al.* 2014; Cosme *et al.* 2017). Além disso, os estudos baseados em traços funcionais podem envolver diferentes níveis de organização, desde indivíduos até ecossistemas (Violle *et al.* 2007, Silva & Brandão 2014; Bishop *et al.* 2014).

Alguns traços funcionais das formigas podem estar diretamente relacionados a resposta à inundação, como o comprimento do mesossoma, distância entre olho e a inserção da mandíbula, comprimento da mandíbula e comprimento do fêmur. O comprimento do mesossoma é uma medida do tamanho da formiga (Kaspari & Weiser 1999), e formigas maiores são relativamente mais abundantes em áreas mais perturbadas (Yanoviak & Kaspari 2000; Weiser & Kaspari 2006). A distância entre o olho e a inserção da mandíbula está relacionada principalmente com o uso dos recursos alimentares e complexidade do hábitat (Weiser & Kaspari, 2006; Bishop *et al.* 2015). Distâncias maiores entre olhos e mandíbula indicam hábito predatório, e estas possuem melhor desempenho na captura de presas (Silva & Brandão 2010). O tamanho da mandíbula também indica o hábito alimentar, onde espécies com mandíbulas mais compridas possuem maior hábito predatório, e conseguem locomover materiais relativamente grandes para a construção de ninhos (Gronenberg *et al.* 1997). Sugerimos que formigas com mandíbulas relativamente grandes e com olhos mais distantes das mandíbulas sejam mais abundantes nas florestas de terra-firme, onde a distribuição das presas disponíveis na serrapilheira são mais estáveis ao longo do tempo comparado com as florestas de várzea. Por último, o tamanho do fêmur em relação ao tamanho do corpo indica a eficiência de forrageio em diferentes estratos (Franks *et al.*, 1999). Pernas relativamente mais longas propicia a locomoção mais rápida e eficiente dos indivíduos e pernas relativamente mais curtas em relação ao corpo facilitam o forrageio em ambientes mais complexos como a serrapilheira (Kaspari & Weiser 1999; Yates *et al.* 2014). Dessa forma, esperamos que formigas com fêmur relativamente menores serão mais comuns nas florestas de terra-firme onde o folhiço é mais profundo e estável ao longo do ciclo periódico.

Através da análise dos traços funcionais será possível complementar os trabalhos realizados anteriormente, sobre os efeitos do alagamento em florestas de várzea na riqueza e composição das espécies de formigas. Mais precisamente, o uso da diversidade funcional contribuirá para entender quais mecanismos estão operando, e se as características ecológicas ou funcionais dos organismos são afetadas pela inundação. Além disso, apesar de muitas espécies de formigas utilizarem o dossel de florestas tropicais para alimentação ou nidificação (Tobin 1991; Tobin *et al.* 1995; Kaspari 2000), pouco se sabe sobre o efeito do alagamento nas assembleias de formigas encontradas no dossel, pois a maioria dos trabalhos investigaram o efeito da inundação somente em espécies de solo e serrapilheira. O objetivo principal desse estudo foi avaliar o efeito da inundação sobre a riqueza, composição e traços funcionais de assembleias de formigas em florestas de várzea, usando como base comparativa a estrutura das assembleias de formigas de terra-firme.

2.OBJETIVOS

Objetivo geral

Avaliar os efeitos da inundação sazonal sobre a diversidade taxonômica e funcional das assembleias de formigas arborícolas e terrícolas, antes e durante o período de inundação do rio Juruá, em dois tipos florestais (várzea e terra-firme) na Amazônia Central.

Objetivos específicos

Comparar a ocorrência, riqueza e composição de assembleias de formigas arborícolas e terrícolas, antes e durante o período de inundação, em dois tipos florestais (várzea e terra-firme) na Amazônia Central.

Avaliar como a inundação periódica afeta os traços funcionais das assembleias de formigas arborícolas e terrícolas em dois tipos florestais (várzea e terra-firme).

3. MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e delineamento amostral

O estudo foi realizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS Uacari) e Reserva Extrativista do Médio Juruá (RESEX Juruá) localizadas no médio rio Juruá, na cidade de Carauari, no estado do Amazonas (Figura 1A). A RDS Uacari (05° 43' 58" S, 67° 46' 53"W) foi criada em 2005, possui 632.949 hectares (Lima *et al.* 2011) e faz limite com outras três áreas, que são legalmente protegidas: a Reserva Extrativista do Médio Juruá/IBAMA (253.227 ha), as Terras Indígenas Deni (1.532.000 ha) e o Rio Biá (1.186.000 ha). A RDS Uacari é cortada pelo rio Juruá ao longo de 228 km (SDS 2008). A RESEX do Médio Juruá (5° 33' 54"S, 67° 42' 47W) foi criada em 1997, está localizada na margem esquerda do Rio Juruá e possui cerca de 253.227 hectares (Figura 1B) (ICMBio 2011). A vegetação é caracterizada pela predominância de Floresta Ombrófila Densa Aluvial de Terras Baixas e a Floresta Ombrófila Aberta de Terras Baixas (Velooso *et al.* 1991). A área faz limite ao norte com o Rio Ipixuna, ao sul com o Rio Juruá, ao leste com o Igarapé Arrombado e a oeste com o Igarapé Traçoá. Nas áreas de estudo existem dois tipos florestais: as florestas de várzea que inundam no período entre janeiro e julho, por estarem próximas ao canal principal, e as florestas de terra-firme, mais distantes do canal, que não passam por inundação periódica (ICMBio 2011).

As coletas foram realizadas em setembro de 2014 (período de seca do rio) e maio de 2015 (período de cheia do rio) em 14 transectos, sendo 7 posicionados nas florestas de terra-firme e 7 nas florestas de várzea. Os transectos mediram 100 metros de comprimento, cada um, e foram instalados seguindo o curso do rio (Figura 1C).

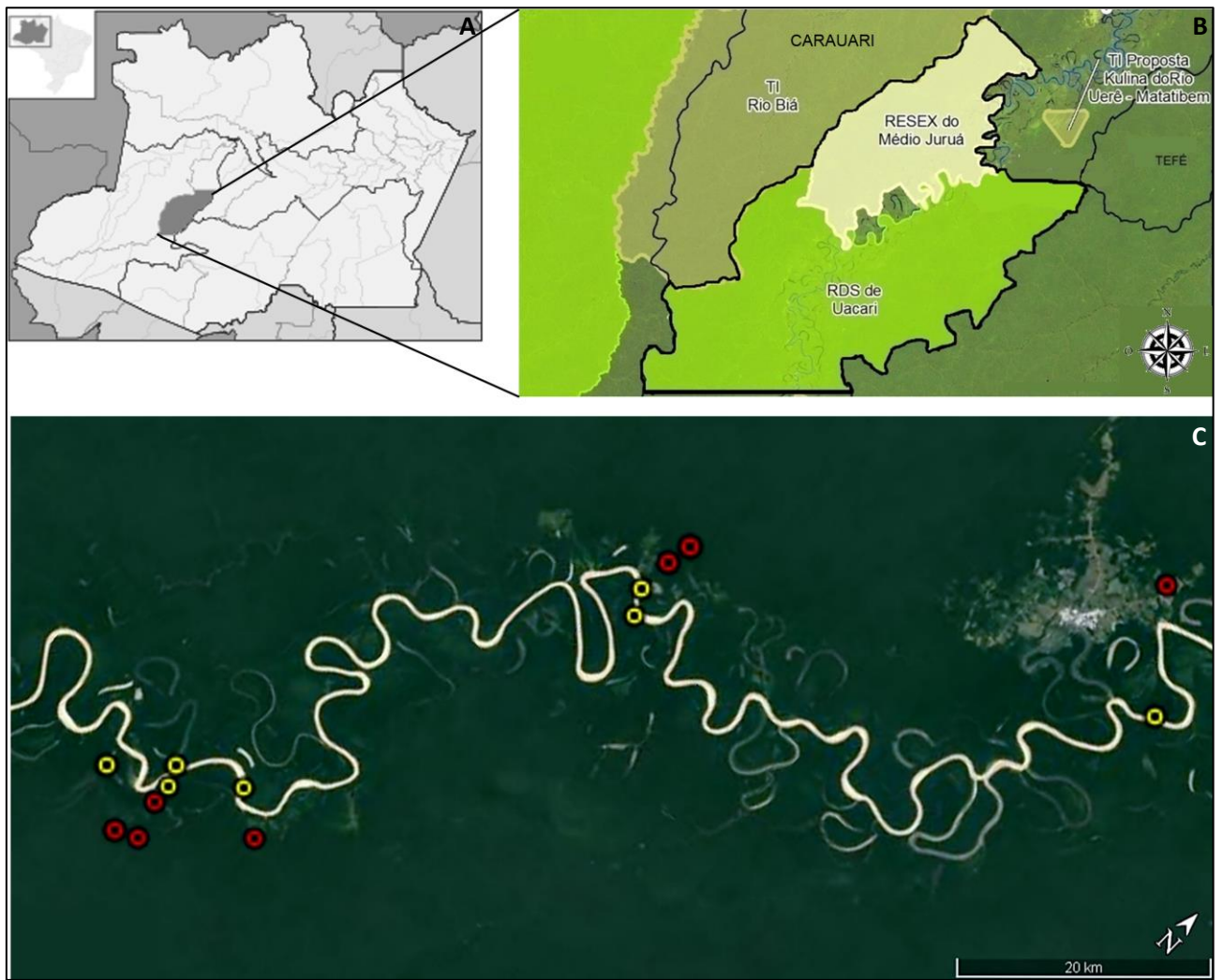


Figura 1. A, B) Localização da cidade Carauari, Amazonas, Brasil, ressaltando a RDS Uacari e a RESEX Médio Juruá. C) Delineamento amostral. Os transectos vermelhos e amarelos representam as parcelas nas florestas de terra-firme e várzea, respectivamente.

Métodos de amostragem

Dentro de cada transecto, as formigas foram amostradas com quatro métodos de coleta: *pitfall* terrestre, extratores de Winkler (Parr & Chown 2001), *pitfall* arbóreo (Oliveira-Santos *et al.* 2009) e guarda-chuva entomológico (Almeida *et al.* 1998).

Para a coleta de formigas terrícolas (realizada somente no período de seca), em cada transecto foram instalados 10 *pitfalls* terrestres, sem isca, a cada 10 metros. Foram utilizados copos de plásticos de 500 ml com 10 cm de diâmetro, e parcialmente preenchidos com solução de álcool 70% e detergente. Colocamos uma cobertura sobre

a armadilha para proteger a armadilha, em caso de chuva (Figura 2A). Os *pitfalls* terrestres permaneceram no solo por 48 horas.

Na coleta com o extrator de Winkler, 1 m² de serrapilheira foi amostrada a cada 10 m ao longo do transecto e armazenado em um balde plástico até atingir 18 litros (capacidade máxima do balde). Em seguida, a serrapilheira foi filtrada em uma peneira com trama de 1 cm². Após a amostragem em campo, o material foi colocado em uma rede dentro do extrator de Winkler, com período de extração de 48 horas (Figura 2B). As formigas que caíram da rede foram capturadas em um recipiente coletor na parte inferior, parcialmente preenchido com álcool 70%.

Para a coleta de formigas arborícolas, em cada transecto foram instalados 5 *pitfalls* arbóreos, um *pitfall* a cada 20 m. A armadilha constitui de um recipiente de 500 ml e 10 cm de diâmetro, com quatro furos próximo à borda, por onde passam duas cordas que o fixam no galho de uma árvore (Figura 2C). Antes da instalação, colocamos óleo de sardinha em lata em toda a borda do recipiente e os *pitfalls* arbóreos foram parcialmente preenchidos com álcool 70% e detergente. Para alcançar os galhos mais altos, um peso de chumbo preso a um fio de náilon foi arremessado com o uso de um estilingue. Posteriormente, o fio de náilon foi substituído por uma corda, com o objetivo de equilibrar e fixar o recipiente na árvore. O *pitfall* foi içado à altura do dossel da árvore no qual foi instalado. O recipiente com a isca de sardinha ficou encostado em um galho, com o objetivo de atrair as formigas. Os *pitfalls* arbóreos permaneceram nas árvores por 48 horas. Este método coleta principalmente invertebrados arborícolas, e seu alcance atinge o dossel das árvores (Ribas *et al.* 2003).

O guarda-chuva entomológico foi utilizado para a coleta de formigas que habitam plantas de médio e pequeno porte. Como o objetivo era coletar o maior número de formigas possível, usamos uma lona plástica em vez de pano para facilitar a varredura usando pincel, principalmente nas florestas de várzea. A lona plástica construída possuiu dimensões de 1m², com duas hastes de madeira, cruzadas e encaixadas no meio e em cada vértice da lona, para dar sustentação à estrutura (Figura 2D). Para cada amostra, o guarda-chuva entomológico foi colocado sob uma árvore ou arbusto e os ramos e folhas foram sacudidos cinco vezes com uma vara de madeira. As formigas que caíram sobre a lona foram retiradas com o auxílio de pinças e pincel umedecido, e em seguida, fixadas em álcool 70%.



Figura 2. A) *Pitfall* terrestre. B) Extrator de Winkler. C) Figura *Pitfall* arbóreo. D) Guarda-chuva entomológico.

Variáveis ecológicas

As variáveis ecológicas utilizadas foram: 1) os períodos sazonais, sendo nesse caso, a seca do ano de 2014 e cheia de 2015, 2) o tipo florestal, floresta de terra-firme e floresta de várzea e 3) os estratos: o estrato arborícola que compreende as formigas coletadas com *pitfall* arbóreo e guarda-chuva entomológico, e o estrato terrícola que compreende as formigas coletadas com *pitfall* terrestre e extratores de Winkler. Os métodos de coletas foram agrupados de acordo com o estrato para simplificar as análises.

Triagem e identificação das formigas

Primeiramente, as formigas foram separadas do restante do material e morfotipadas. Em cada amostra, em média sete espécimes por morfotipo foram montados através de alfinetes e triângulos entomológicos, dependendo da disponibilidade, para posteriormente serem identificadas. Para a separação das

formigas em nível de sub-família e gênero utilizamos o Guia de identificação de formigas do Brasil (Baccaro *et al.* 2015). Para a identificação em nível de espécie usamos chaves dicotômicas específicas e fizemos comparações com a Coleção Entomológica do INPA. O processo de triagem e identificação das formigas foi realizado através de um microscópio estereoscópio.

Escolha dos traços funcionais

Para medir os traços funcionais dos indivíduos de cada espécie seguimos a metodologia de Silva e Brandão (2010). Os autores utilizaram 18 medidas que estão relacionadas com o tamanho das presas e comportamento de forrageamento. Utilizamos um subconjunto dessas medidas para representar o espaço funcional das formigas (Figura 3). No total foram realizadas 13 medidas, onde explicamos a funcionalidade de cada traço na tabela 1. Dependendo da disponibilidade, até cinco espécimes foram mensurados para capturar a variação de tamanho entre indivíduos. Para melhor standardização dos dados, as medidas foram feitas pela mesma pessoa, realizadas com o software Leica LAS EZ, versão 3.3, e um microscópio de auto-montagem (Leica M205 C).

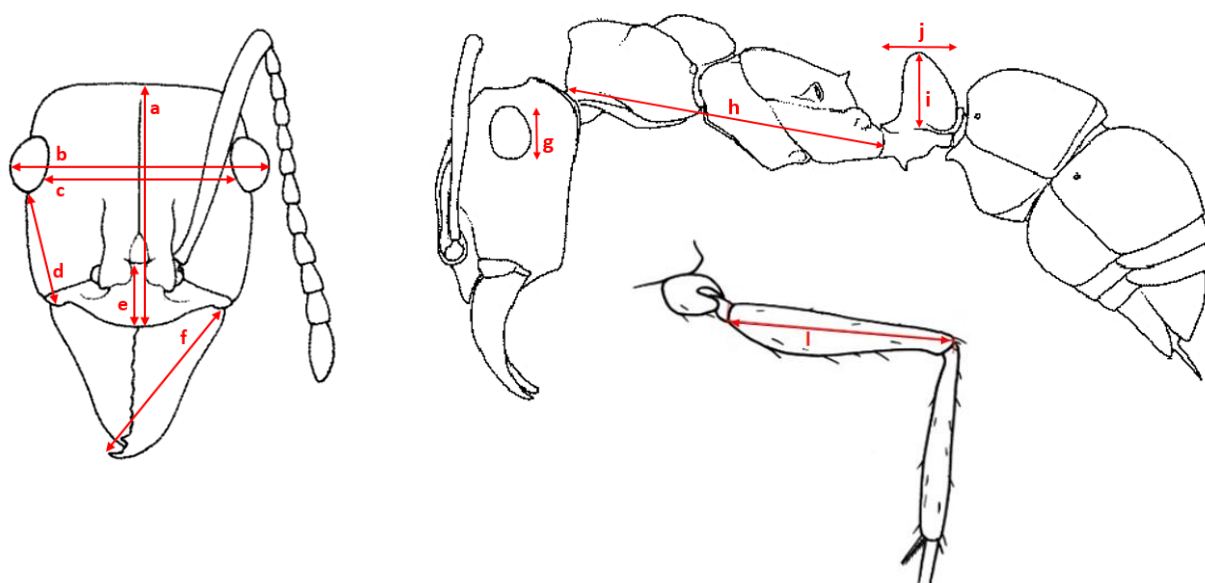


Figura 3: Localização dos traços morfológicos realizados nas formigas: a) Comprimento da cabeça, b) Largura da cabeça, c) Distância entre os olhos, d) Distância entre o olho e a inserção da mandíbula, e) Altura do clipeo, f) Comprimento da mandíbula, g) Comprimento máximo do olho, h) Comprimento do

mesossoma, i) Altura do pecíolo (altura do pós-pecíolo, quando houver), j) Largura do pecíolo (largura do pós-pecíolo, quando houver), l) Comprimento do fêmur da perna posterior.

Tabela 1. Caracteres selecionados para descrever o espaço morfológico e seu significado funcional. Adaptado de Silva e Brandão (2010).

Caráter/ Medidas	Significado Funcional	Fonte
Comprimento e largura da cabeça	Cabeças mais largas acomodam músculos mandibulares maiores, permitindo a captura de presas maiores.	Kaspari (1993)
Comprimento máximo do olho, sua distância até a inserção da mandíbula e distância interocular	O tamanho e a posição dos olhos compostos são caracteres importantes na busca por recursos alimentares, especialmente para espécies predadoras. Olhos maiores e mais próximos da mandíbula indicam maior atividade predatória.	Weiser & Kaspari (2006) Fowler <i>et al.</i> (1991)
Altura do clipeo	Muitos gêneros que se baseiam fortemente na alimentação de líquidos, como em Dolichoderinae e Formicinae, possuem o clipeo altamente modificado. Clipeos maiores podem carregar mais líquido (alimentação predominantemente por líquido).	Wilson & Eisner (1957), Davidson <i>et al.</i> (1994)
Comprimento da mandíbula	Mandíbulas maiores permitem a predação de presas maiores. Uma abertura mais larga da mandíbula permite que estas se abram mais ao morder predadores ou presas.	Weiser & Kaspari (2006), Fowler <i>et al.</i> (1991)
Altura e largura do pecíolo (e do pós-pecíolo, quando presente)	Espécies predadoras possuem pecíolo grande e uma articulação muito eficiente, que lhes conferem uma grande flexibilidade do pecíolo e do gáster. Um pecíolo grande pode influenciar o comportamento e a performance de espécies predadoras, pois facilita o uso do ferrão para subjugar as presas.	Fowler <i>et al.</i> (1991)
Comprimento do fêmur da perna posterior	Pernas maiores podem permitir uma locomoção mais rápida e eficiente sobre a serrapilheira, mas por outro lado, aumenta a área transversal, e portanto, pode limitar seu acesso nos interstícios da serapilheira.	Feener <i>et al.</i> (1988); Kaspari & Weiser (1999)
Comprimento do mesossoma	É um indicador do tamanho do corpo, que é chave para muitos traços de história de vida, como o uso de recursos.	Kaspari (1996), Kaspari & Weiser (1999)

Análise dos dados

Diversidade taxonômica

Para as análises de diversidade taxonômica (ocorrência e riqueza de espécies) a unidade amostral foi o transecto. Como as formigas são organismos coloniais, a ocorrência de cada espécie por amostra, em cada transecto, foi usada como estimativa da abundância de colônias. Já a riqueza de formigas representou o número de espécies amostrado em cada transecto. A ocorrência e a riqueza de formigas foram as variáveis dependentes, e o período do ciclo sazonal (seca ou cheia) e o tipo florestal (floresta de terra-firme ou várzea) foram as variáveis preditoras. Para formigas arborícolas (dados de *pitfall* arbóreo e guarda-chuva entomológico combinados) utilizamos Análise de variância de dois fatores (two-way ANOVA). Para as formigas terrícolas (dados de *pitfall* terrestre e winkler combinados) usamos Análise de variância simples (ANOVA), devido a impossibilidade de coleta no período inundado. Nesse estrato somente a comparação entre tipo florestal durante o período seco foi possível.

A composição de espécies de formigas foi estimada através da matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis, utilizando dados de presença-ausência. Usamos presença e ausência porque combinamos os métodos de coleta em cada estrato. Posteriormente, comparamos os eixos utilizando Análise de Variância Multivariada por permutação (PERMANOVA) (Anderson 2001), seguindo a mesma sequência lógica descrita acima. Para representar a distribuição das espécies, geramos um gráfico de ordenação direta mostrando a presença/ausência de cada espécie encontrada, por transecto, em função do tipo florestal.

Diversidade funcional

Para construir o espaço multifuncional, os 13 atributos ecomorfológicos foram inicialmente centrados em média zero e desvio padrão um. Calculamos três índices multidimensionais, que investigaram aspectos diferentes da diversidade funcional: 1) riqueza funcional (FRic), medida para analisar a quantidade de espaço funcional utilizado pelas espécies em cada transecto, 2) equitabilidade funcional (*evenness* - FEve), que mede a regularidade da distribuição dos traços funcionais das espécies nos transectos, e 3) dispersão funcional (FDis), que é a distância média de cada espécie

em relação ao centroide de todas as espécies amostradas em um transecto (Mason *et al.* 2005; Mouchet *et al.* 2010; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010). Nessas análises a unidade amostral foi o transecto, e as métricas funcionais foram sempre ponderadas pela ocorrência das espécies por transecto.

Como a riqueza e dispersão funcional estão frequentemente correlacionadas com a riqueza taxonômica (Mason *et al.* 2013) comparamos os valores de FRic e FDis em relação a modelos nulos que preservaram o número de espécies amostrado por transecto. Esse tipo de permutação é conhecido como “swap” (Manly & Sanderson 2002). Posteriormente, calculamos o tamanho do efeito padronizado (SES) para cada transecto (Gotelli & McCabe 2002), e usamos esses valores nos testes estatísticos descritos a seguir. O tamanho do efeito padronizado (SES) nada mais é que o valor observado menos o valor médio de 1000 permutações dos dados, dividido pelo desvio padrão dos valores permutados. Essa padronização retira qualquer possível efeito de amostragens desiguais (no nosso caso são referentes a número de espécies diferentes entre os tipos florestais e períodos). Aplicamos essa padronização nos índices FRic e FDis, denominados SES-FRic e SES-FDis a partir daqui. FEve observada não foi padronizada por modelos nulos, uma vez que é independente da riqueza de espécies (Mason *et al.* 2013). Usamos análises de variância (ANOVA) para comparar os índices de diversidade funcional (SES-FRic, FEve e SES-FDis) entre ambientes (terra-firme e várzea) para formigas amostradas no estrado terrícola durante o período de seca, e entre ambientes e períodos (seca e cheia) para as formigas arborícolas.

Usamos Análise de Componentes Principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade dos dados e plotar as espécies no espaço funcional das assembleias. A distância entre espécies no espaço multifuncional está relacionada com suas semelhanças funcionais; quanto mais próximas, mais similares funcionalmente (Villéger *et al.* 2008). A partir do espaço funcional construído na PCA, foi delimitado o *convex hull*, um polígono utilizado para representar o espaço multidimensional, onde todas as espécies de uma assembleia estão inseridas, onde os vértices correspondem a espécies mais diferentes funcionalmente (Cornwell *et al.*, 2006). Quanto maior o volume do polígono, maior a riqueza funcional de uma assembleia e essa medida é equivalente a FRic descrita acima. Aqui, os valores brutos do volume funcional de cada assembleia foram padronizados entre 0 e 1 do volume funcional global preenchido por todas as assembleias em conjunto. A unidade amostral para essas análises foram as espécies e foram representados somente os *convex hull* de cada assembleia por período. Os

testes inferenciais para diferentes métricas funcionais foram feitos usando o transecto como unidade amostral e foram descritos acima.

Para investigar o efeito da inundação e dos tipos florestais, comparamos a média dos seguintes traços: comprimento do mesossoma, distância entre o olho e a inserção da mandíbula, comprimento da mandíbula e comprimento do fêmur, individualmente. As funções desses traços estão relativamente bem estabelecidas e podem estar relacionados diretamente com respostas a inundação. Como o número de espécies (e consequentemente o número de traços funcionais) variou muito entre tipos florestais, comparamos as médias de cada traço por *bootstrap* baseado em 10.000 permutações do universo total dos traços. A cada permutação a média dos traços das espécies foram calculados para cada transecto. Posteriormente, os valores de bootstrap gerados foram comparados com os valores observados para cada traço. Para melhor comparação visual utilizamos o *bloxpot*, onde equiparamos a mediana de cada traço entre períodos e estratos. Todas as análises foram realizadas através do *software* R (2014).

4. RESULTADOS

Ocorrência e riqueza de espécies

Ao total, foram coletadas 17.696 formigas, divididas em 8 subfamílias, 56 gêneros e 213 espécies/morfoespécies. As subfamílias amostradas foram: Myrmicinae (100 espécies), Formicinae (38), Ponerinae (32), Dolichoderinae (16), Pseudomyrmecinae (12), Dorylinae (7), Ectatomminae (7) e Amblyoponinae (1).

No estrato arborícola, a ocorrência de espécies por transecto foi maior na floresta de várzea, quando comparada com a terra-firme (ANOVA; $F_{2,25} = 5.471$; $p = 0,027$). As formigas foram 25% mais frequentes (maior ocorrência) nas florestas de várzea, chegando a 44 ocorrências em um transecto no período de cheia (Figura 4A). O número de espécies (riqueza) variou pouco entre a terra-firme e várzea (ANOVA; $F_{2,25} = 0,05$; $p = 0,825$; Figura 4B). Não houve diferença entre os períodos do ciclo sazonal, tanto para ocorrência, como para riqueza de formigas (ANOVA; $F_{2,25} = 0,970$; $p = 0,334$; $F_{2,25} = 0,451$; $p = 0,508$, respectivamente).

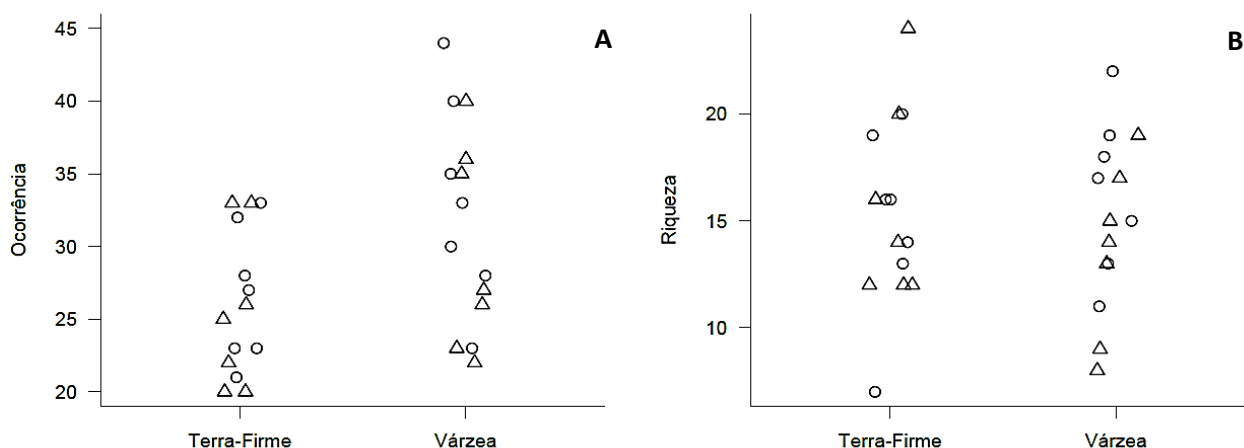


Figura 4. Ocorrência das espécies (A) e número de espécies de formigas (B) por transecto, amostradas no estrato arborícola, no período de cheia (círculos) e seca (triângulo).

Como não foi possível coletar formigas no estrato terrícola no período de cheia, foram comparados a ocorrência de espécies e o número de espécies por transecto entre os tipos florestais (terra-firme e várzea), na época seca. Ao contrário do que foi verificado para as espécies de formigas do estrato arborícola, ocorreram mais espécies de formigas terrícolas na floresta de terra-firme, quando comparado a floresta de várzea (ANOVA; $F_{1,18} = 4,512$; $p = 0,047$). As formigas foram 33% mais frequentes na floresta de terra-firme, quando comparada com a floresta de várzea (Figura 5A). O número de espécies de formigas do estrato terrícola amostrada na terra-firme foi aproximadamente o dobro do número de espécies amostradas nas florestas de várzea (ANOVA; $F_{2,18} = 14,789$; $p = 0,001$, Figura 5B).

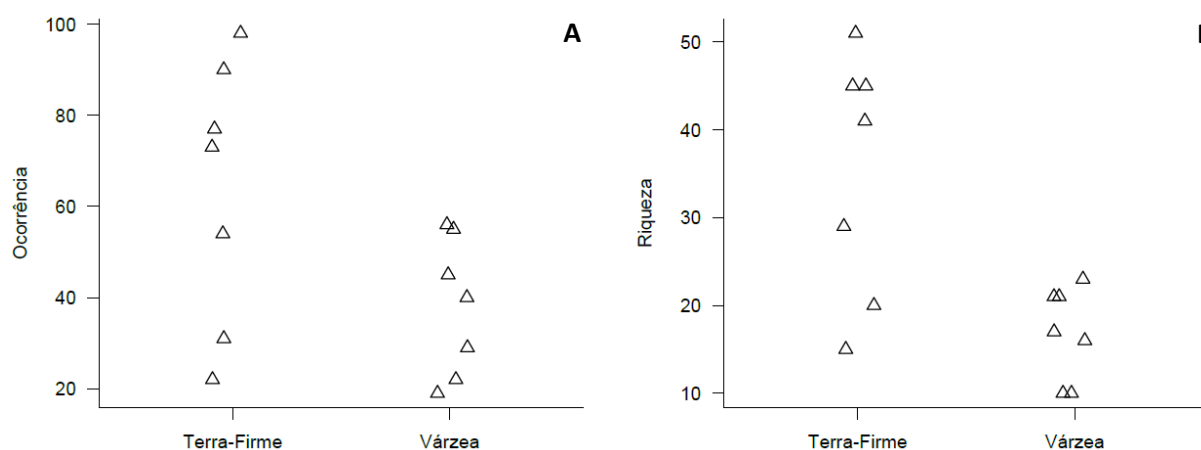


Figura 5. Ocorrência das espécies (A) e número de espécies (B) por transecto amostrados no estrato terrícola durante o período de seca.

Composição de espécies

As espécies mais frequentes do estrato arborícola, coletadas no período de cheia e seca, foram *Crematogaster limata*, *C. brasiliensis*, *C. tenuicula* e *Azteca sp. 1*. Ao total, 44 espécies de formigas arborícolas foram coletadas exclusivamente em florestas de terra-firme e 38 espécies especificamente nas florestas de várzea, resultando em uma composição diferente entre os tipos florestais (PERMANOVA; $R^2 = 0,10$, $p = 0,002$; Figura 6). Das espécies encontradas exclusivamente na terra-firme, *Ectatomma tuberculatum* foi a mais frequente. Já na floresta de várzea, as espécies foram pouco frequentes, ocorrendo no máximo em 3 transectos. A composição de espécies arborícolas foi similar entre os períodos do ciclo sazonal (np-MANOVA; $R^2 = 0,02$, $p = 0,633$).

As formigas amostradas no estrato terrícola (somente no período seco) mostraram um padrão bem diferente. Enquanto 66 espécies foram amostradas exclusivamente nas florestas de terra-firme, somente 14 foram coletadas exclusivamente nas florestas de várzea. No geral, a composição de espécies de formigas terrícolas foi diferente entre os tipos florestais (PERMANOVA; $R^2 = 0,232$, $p < 0,001$; Figura 7). As espécies mais frequentes no solo foram *Crematogaster limata*, *Odontomachus haematodus* e *Nylanderia sp. 2*. As espécies terrícolas também foram pouco frequentes na floresta de várzea, ocorrendo no máximo em 2 transectos.



Figura 6. Transectos ordenados pela composição de espécies amostradas no estrato arbóreo em florestas de terra-firme (barras vermelhas) e florestas de várzea (barras pretas) no período de cheia e seca.

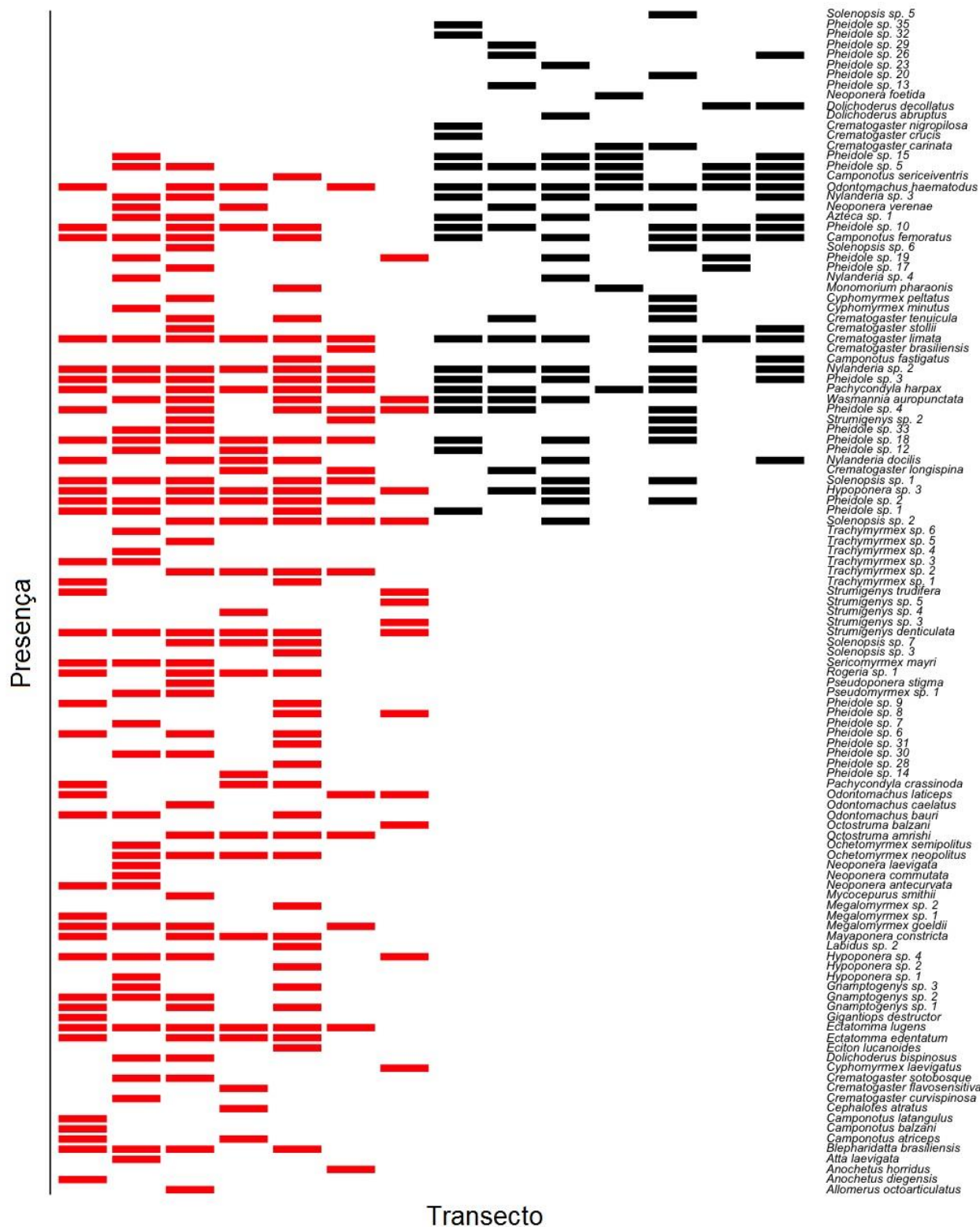


Figura 7. Transectos ordenados pela composição de espécies amostradas no estrato terrícola em florestas de terra-firme (barras vermelhas) e florestas de várzea (barras pretas) no período de seca.

Diversidade Funcional

A riqueza funcional padronizada por transecto, ou seja, o espaço funcional utilizado pelas espécies arbóricolas, foi similar entre estratos e entre períodos (ANOVA; $F_{2,25} = 0,852$, $p = 0,252$ e $p = 0,568$, respectivamente). No entanto, a equitabilidade funcional por transecto (regularidade da distribuição dos traços funcionais das espécies) e a dispersão funcional (distância média de cada espécie do centroide do total de espécies) foram diferentes entre estratos (Figura 8). A regularidade da distribuição dos traços funcionais foi aproximadamente 11% maior nos transectos da terra-firme (ANOVA; $F_{2,25} = 5,757$, $p = 0,002$). A dispersão dos traços funcionais foi aproximadamente 40% maior na terra-firme (ANOVA; $F_{2,25} = 2,864$, $p = 0,024$). Em nenhum caso houve diferenças entre SES FRic, FEve e SES FDis entre os períodos do ciclo sazonal.

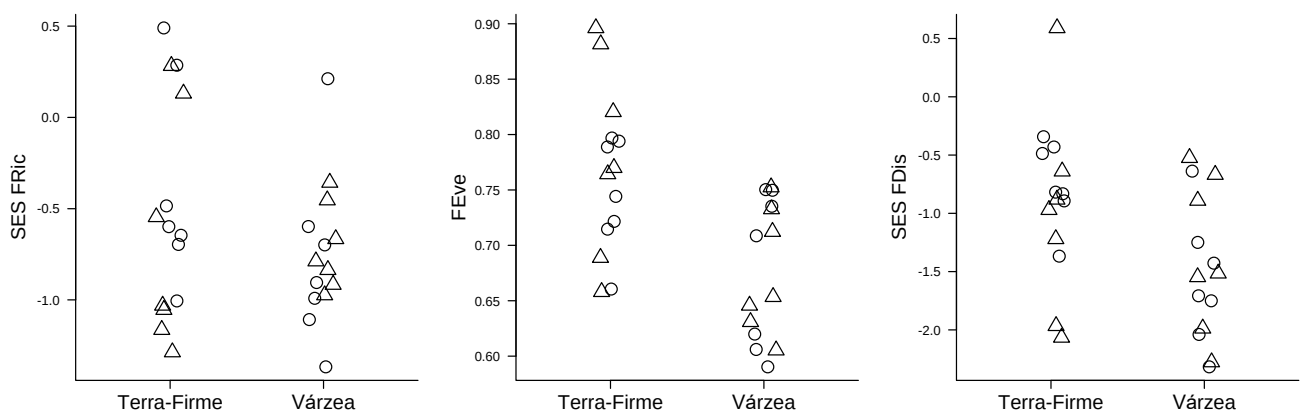


Figura 8. Riqueza funcional padronizada (SES FRic), equitabilidade funcional (FEve) e dispersão funcional padronizada (SES FDis) por transecto das assembleias de formigas amostradas no estrato arbóricola, nas florestas de terra-firme e várzea durante os períodos de cheia (círculos) e seca (triângulos).

Para as espécies do estrato terrícola a riqueza funcional padronizada, a equitabilidade funcional e a dispersão funcional padronizada foram similares entre períodos e estratos durante o período de seca (ANOVA; $F_{1,12} = 2,531$, $p = 0,138$; $F_{1,12} = 0,803$, $p = 0,388$ e $F_{1,12} = 1,398$, $p = 0,259$, respectivamente) (Figura 9).

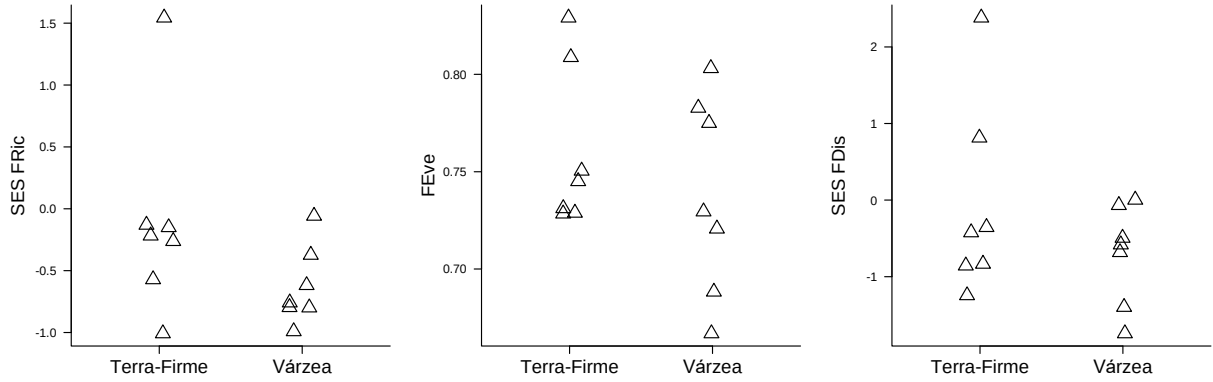


Figura 9. Riqueza funcional padronizada (SES FRic), equitabilidade funcional (Feve) e dispersão funcional padronizada (SES FDis) por transecto das assembleias de formigas amostradas no estrato terrícola, nas florestas de terra-firme e várzea durante o período de seca.

A figura 10 representa o espaço funcional utilizado pelas espécies de formigas coletadas nos períodos (cheia e seca) e tipos florestais (terra-firme e várzea). Nessa ordenação, cada ponto representa uma espécie, e não um transecto. Para as espécies arborícolas, não houve diferença significativa em relação ao uso do espaço funcional (riqueza funcional da assembleia) entre períodos e tipos florestais, existindo uma alta sobreposição dos traços funcionais das espécies. Apesar de não ser diferente, o espaço funcional utilizado corroborou com nossas previsões, onde as assembleias de formigas ocuparam maior espaço funcional durante o período de cheia na floresta de terra-firme (linha verde), sendo as outras assembleias os sub-conjuntos desta. Na floresta de várzea, o espaço ocupado pelas espécies foi menor no período de seca (linha cinza) (Figura 10A).

O espaço funcional utilizado pelas espécies terrícolas no período de seca, também foi muito similar entre tipos florestais (Figura 10B). Pode-se observar que somente nove espécies foram restritas da floresta de terra-firme, e o espaço funcional das formigas nas florestas de várzea (108 espécies) é um sub-conjunto de espécies da floresta de terra-firme.

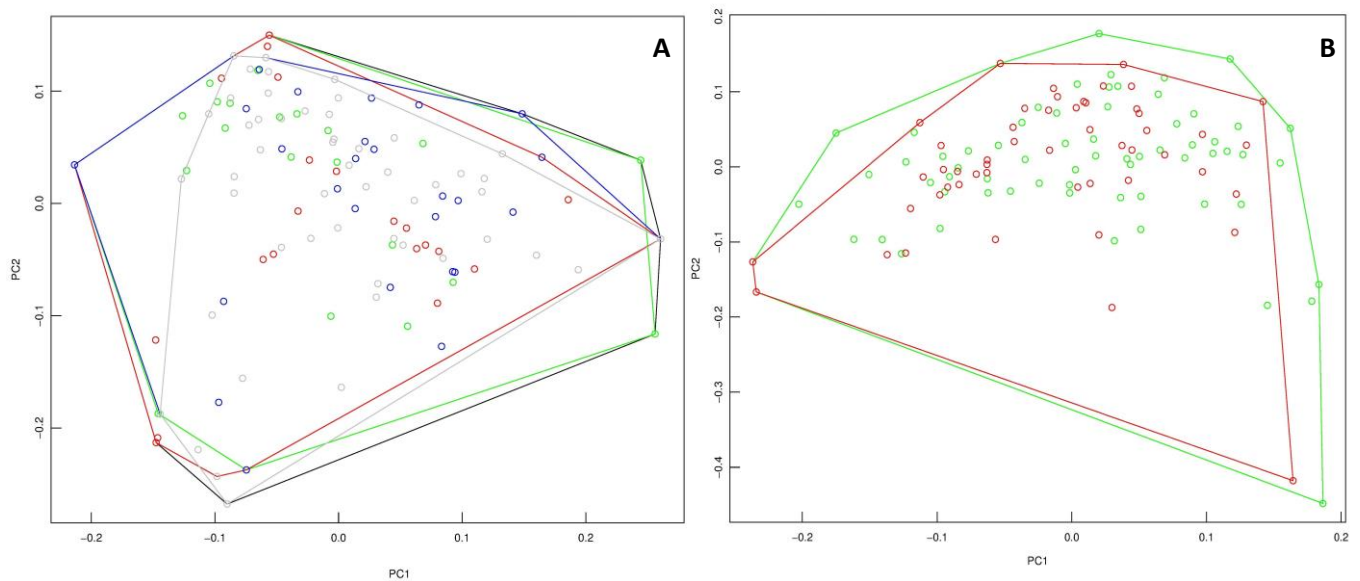


Figura 10. Dois primeiros eixos da PCA que resume o espaço funcional ocupado pelas espécies de formigas arborícolas (A) e terrícolas (B). Cada ponto representa uma espécie. Para o estrato arborícola, linhas verdes e vermelhas representam o espaço ocupado pelas formigas no período de cheia e seca, na floresta de terra-firme, respectivamente. Linhas azuis e cinzas representam o espaço ocupado no período de cheia e seca, na floresta de várzea, respectivamente. Para as formigas terrícolas, amostradas no período de seca, linhas verdes representam o espaço ocupado na floresta de terra-firme e linhas vermelhas na floresta de várzea.

Apesar do espaço funcional ocupado pelas espécies ser similar entre períodos, ao avaliar os traços morfológicos individualmente detectamos algumas diferenças relevantes entre os estratos. Avaliamos os traços que esperamos responder melhor à inundação, como o comprimento do mesossoma, distância entre olho e a inserção da mandíbula, comprimento da mandíbula e comprimento do fêmur (Figura 11). O comprimento do mesossoma é um indicativo de tamanho do corpo, e encontramos formigas arborícolas maiores nas florestas de terra-firme (ANOVA; $F_{2,26} = 2,25$, $p = 0,047$). Já a distância entre olho e inserção da mandíbula (ANOVA; $F_{2,26} = 0,482$, $p = 0,526$), o tamanho das mandíbulas (ANOVA; $F_{2,26} = 0,047$, $p = 0,838$) e o tamanho relativo do fêmur das espécies arborícolas (ANOVA; $F_{2,26} = ,75$, $p = 0,456$) foram similares entre os tipos florestais. Em todos os casos, o tamanho médio dos traços investigados aqui não variou entre os períodos.

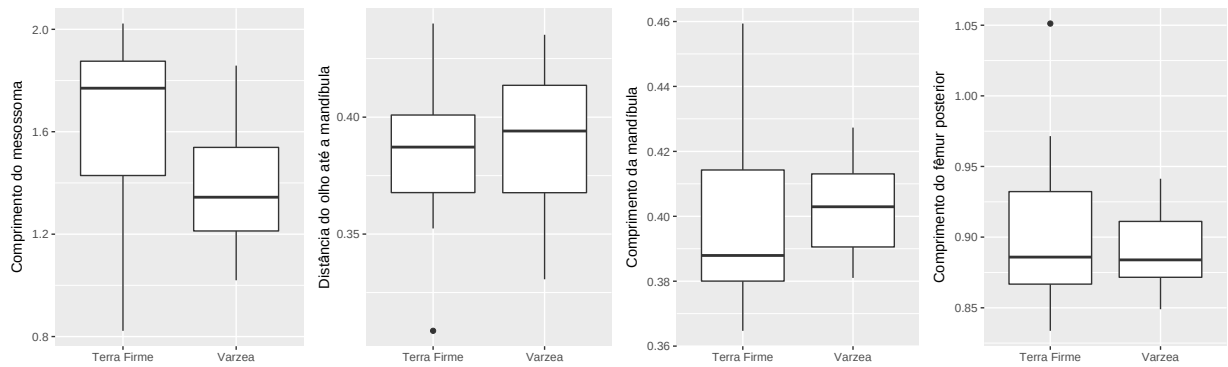


Figura 11. Distribuição dos traços morfológicos das espécies de formigas arborícolas amostradas nas florestas de terra-firme e várzea, durante os períodos de cheia e seca. Com exceção do comprimento do mesossoma, os traços foram padronizados pelo comprimento do mesossoma. Em todos os casos os valores apresentados aqui foram ponderados pela abundância relativa dos traços (ocorrência das espécies).

As formigas terrícolas, coletadas durante o período de seca, obtiveram tamanho similar entre os ambientes (ANOVA; $F_{1,12} = 0,933$, $p = 0,353$). Detectamos uma tendência sutil, onde as formigas de solo amostradas na várzea apresentaram uma distância entre olho e inserção da mandíbula maior do que as formigas encontradas na floresta de terra-firme (ANOVA; $F_{1,12} = 4,3$, $p = 0,060$). No entanto, uma tendência inversa foi encontrada para o tamanho da mandíbula, com formigas amostradas na várzea tendendo a possuir mandíbulas menores que as formigas de terra-firme (ANOVA; $F_{1,12} = 4,391$, $p = 0,058$). Já o tamanho do fêmur foi notavelmente maior nas formigas terrícolas encontradas nas florestas de várzea (ANOVA; $F_{1,12} = 17,8$, $p = 0,001$) (Figura 12).

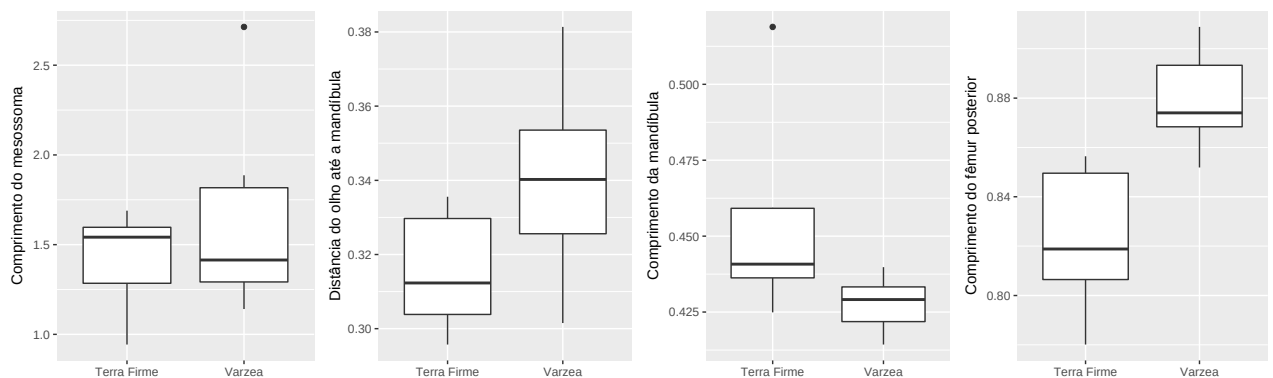


Figura 12. Distribuição dos traços morfológicos das espécies de formigas terrícolas, durante o período de seca, nas florestas de terra-firme e várzea. Com exceção do comprimento do mesossoma, os traços foram padronizados pelo comprimento do mesossoma. Em todos os casos os valores apresentados aqui foram ponderados pela abundância relativa dos traços (ocorrência das espécies).

5. DISCUSSÃO

Ocorrência e riqueza de espécies

Neste trabalho, a ocorrência de formigas no estrato arborícola foi maior na várzea, quando comparada a terra-firme. Inúmeros pesquisadores observaram que as formigas arborícolas das florestas tropicais são mais notáveis pela abundância somada em amostras de copas do que pela diversidade encontrada em outros habitats (Floren *et al.* 1996; Davidson & Patrell-Kim 1996). Além disso, sabe-se que as formigas podem representar até 50% da biomassa de artrópodes encontrada em árvores (Stork 1988), mas relativamente pouco se sabe sobre a abundância relativa de formigas arborícolas entre tipos florestais. Também registramos que a maior ocorrência foi encontrada durante a época de cheia do rio, sugerindo que parte das espécies de formigas presentes em árvores e arbustos podem migrar do solo para as árvores (Adis & Junk 2002). Neste caso, tais espécies podem estar adaptadas com a dinâmica nas planícies de inundação, e como estratégia de sobrevivência as formigas realizam migração vertical (Adis 1997), co-ocorrendo com as espécies exclusivamente arborícolas. A maior abundância de formigas na floresta de várzea também pode estar relacionada com a alta produtividade nessas áreas. Sabe-se que a produtividade primária e biomassa de plantas é maior devido à grande quantidade de nutrientes dissolvidos carregados pelos rios que inundam as florestas de várzea (Junk 1989; Junk & Piedade 1993). Portanto, apesar da instabilidade nas áreas inundáveis, a entrada de nutrientes pode estar resultando em um habitat tolerável para as formigas arborícolas.

Mas apesar da maior abundância nas florestas de várzea, o número de espécies de formigas arborícolas é semelhante entre os tipos florestais. Davidson e Patrell-Kim (1996) e Davidson (1997) sugerem que, apesar da abundância de formigas arborícolas ser grande nas florestas tropicais, normalmente as colônias disputam por recursos semelhantes, como o uso de néctar extrafloral e excretas de hemípteros na alimentação. Essa disputa possibilita o aumento da dominância nesses ambientes, onde as espécies dominantes impedem a ocorrência de outras espécies na mesma planta (Camarota *et al.* 2016).

No estrato terrícola, maior ocorrência e número de espécies nas florestas de terra-firme foram semelhantes a resultados de trabalhos anteriores. Segundo Adis & Junk (2002), a maioria dos invertebrados, incluindo formigas, são menos diversas em florestas de várzea. Majer e Delabie (1994) avaliaram a riqueza de espécies de

formigas em três áreas (floresta de terra-firme, floresta de várzea e planaltos florestais) na Amazônia Central, com menor número de espécies na floresta de várzea, representando 22% do total. O número de ninhos de formigas é maior em florestas de terra-firme, quando comparado com áreas inundáveis (Mertl *et al.*, 2009). Além disso, o número de espécies diminui progressivamente com o aumento da frequência das inundações. O distúrbio causado pela água pode ser detectado até em locais onde o alagamento é temporário e menos severo. Baccaro e colaboradores (2013) encontraram que a ocorrência de espécies é menor em áreas onde o nível do lençol freático está mais próximo da superfície por longos períodos.

A diversidade de espécies de formigas é maior em áreas com recursos mais heterogêneos e diversos (Ambrecht *et al.* 2004). A menor diversidade de assembleias de formigas na floresta de várzea sugere que a inundação afeta a disponibilidade de áreas para nidificação, assim como, restringem o comportamento de forrageio, devido às perturbações imprevisíveis. Por exemplo, os colêmbolos que são frequentemente citados como presas de diversas espécies de formigas, são encontrados em menor abundância nas florestas de várzea quando comparado com as florestas de terra-firme (Gauer 1997). Além disso, as formigas são animais relativamente sésseis, principalmente as espécies que habitam a serrapilheira (Kaspari & Weiser 2000), e devido a inundação muitas espécies acabam passando por um processo de extinção local, pois não resistem às mudanças que ocorrem na planície de inundação (Ward *et al.* 1999). Nesses locais provavelmente ocorre um processo de recolonização a cada ciclo sazonal, como acontece em alguns rios da Austrália (Ballinger *et al.* 2007). O processo de recolonização ajuda a explicar as grandes diferenças entre a composição de espécies entre os tipos florestais.

Composição de espécies

A composição de espécies foi marcadamente diferente entre os tipos florestais tanto no estrato arbóreo, como no estrato terrestre. Nos dois estratos as assembleias compartilharam um número relativamente baixo de espécies entre os tipos florestais. No estrato arborícola, as espécies mais frequentes pertenceram aos gêneros *Crematogaster* (*C. limata*, *C. brasiliensis* e *C. tenuicula*) e *Azteca* (*Azteca* sp. 1). As espécies de *Crematogaster* são estritamente arborícolas sendo consideradas numericamente dominantes, e podem modificar a abundância de outras espécies

(Majer & Delabie 1994). As operárias praticam recrutamento em massa e a dieta é diversificada, pois são capazes de capturar presas relativamente grandes (Majer & Delabie 1994) ou podem se alimentar de néctar extrafloral (Davidson & Patrell-Kim 1996). As espécies de *Azteca* também são consideradas exclusivamente arborícolas e são mais agressivas que as espécies de *Crematogaster*. Apesar de serem encontradas forrageando no solo, são consideradas arborícolas por nidificar exclusivamente em árvores ou arbustos e porque muitas espécies possuem interações específicas com alguns gêneros de plantas mirmecófitas como *Cecropia* e *Inga*. Espécies de *Azteca* podem formar enormes ninhos em epífitas conhecidos popularmente como “jardins de formigas” (Longino 1991; Longino 2007). Devido a sua representatividade no estrato arbóreo, as espécies desse gênero podem estar aptas a sobreviver durante o período de cheia dos grandes rios.

O efeito do alagamento sobre a fauna arborícola se torna mais claro ao investigar as espécies que dominaram as florestas de terra-firme. *Ectatomma tuberculatum* foi a espécie mais frequente no estrato arbóreo das florestas de terra-firme. Essa espécie nidifica no solo, porém forrageia na vegetação. *E. tuberculatum* possui uma dieta flexível podendo se alimentar de pequenos artrópodes e nectários extraflorais. Muitas vezes é observada carregando gotículas de líquido entre as mandíbulas para o interior de seus ninhos (Wheeler 1986). Em algumas regiões podem ter interações com espécies de *Miconia* (Melastomataceae), das quais removem os frutos, transportando-os para os ninhos (Lima *et al.* 2013).

De maneira geral, as espécies terrícolas foram menos frequentes nas florestas de várzea, quando comparadas com as florestas de terra-firme, indicando que as formigas preferem áreas menos perturbadas para exercer suas atividades. Dentre as espécies terrícolas, *C. limata*, *O. haematus* e *Nylanderia sp. 2* foram frequentes nos transectos das florestas de terra-firme. Já foi citado que *C. limata* é considerada arborícola, porém é possível encontrar ninhos dessa espécie na serrapilheira, pois possuem hábitos generalistas (Wheeler 1986).

A espécie *Odontomachus haematodus* é considerada predadora e devido as suas mandíbulas alongadas, próprias para a captura de presas, forrageiam principalmente no solo (Martins & Serrão 2011). A morfologia da cabeça e mandíbula destas formigas se difere das formigas arborícolas que se alimentam de néctar extrafloral, por exemplo, conferindo-lhes assim o hábito principalmente terrícola. É possível que essas espécies não estejam adaptadas ao alagamento, mudando o ninho

para o estrato arbóreo, por exemplo; ou que estejam seguindo o gradiente de disponibilidade de recursos, já que os colêmbolos, que compõem uma parcela importante da dieta de diversas espécies de *Odontomachus*, são menos abundantes nas florestas de várzea (Gauer 1997).

As espécies de *Nylanderia*, em geral generalistas, são encontradas tanto no estrato arborícola quanto terrícola, porém preferem nidificar na serrapilheira. Espécies desses gêneros constroem ninhos temporários no solo e são ágeis no recrutamento ao encontrar recursos (LaPolla *et al.* 2001). *Nylanderia* é considerado o quinto gênero mais frequente de serrapilheira de diferentes florestas ao redor do mundo (Ward 2000), mas informações sobre adaptações frente a inundação são virtualmente inexistentes. Nossos resultados sugerem que as espécies de *Nylanderia* encontradas são particularmente sensíveis ao alagamento.

Diversidade Funcional

As assembleias de formigas arborícolas amostradas por transecto obtiveram maior regularidade da distribuição dos traços funcionais, e maior dispersão funcional nas florestas de terra-firme. Maior regularidade dos traços, significa mais similaridade na distribuição dos traços funcionais entre espécies (Mason *et al.* 2005). Nossos resultados sugerem que as espécies arbóreas estão utilizando de forma uniforme os recursos disponíveis nas florestas de terra-firme. Essa maior regularidade sugere que a competição pode ser um fator importante, já que espécies morfologicamente similares e que devem competir pelos mesmos recursos são menos frequentes (Maire *et al.* 2015). No entanto, produtividade ou heterogeneidade da distribuição dos recursos também podem gerar o padrão observado. Locais com recursos mais heterogêneos propiciam a colonização por espécies mais diferentes morfologicamente (Petchey & Gaston 2002). Acreditamos que este é o caso, nas florestas investigadas aqui. As vegetações das florestas de terra-firme são notoriamente mais diversas que as florestas de várzea, e consequentemente possui maior heterogeneidade da disponibilidade de recursos (Sioli 1991). A maior diversidade de plantas nas florestas de terra-firme também ajuda a explicar a maior dispersão funcional das espécies de formigas arborícolas nesse tipo florestal. Locais com recursos mais heterogêneos podem favorecer a ocorrência de espécies morfologicamente mais distintas do que a média de traços funcionais encontrados. Consequentemente, nesse ambiente pode estar

havendo a presença de espécies raras, que além de serem menos abundantes, possuem traços mais diferenciados (Gaston 1994; Mouillot *et al.* 2013).

Levando em consideração que quanto maior o espaço ocupado, mais diferentes funcionalmente são as espécies (Villéger *et al.* 2008), os resultados similares sobre os índices funcionais para as formigas terrícolas indicam que pode estar ocorrendo alta sobreposição de espécies, em relação a floresta de terra-firme e floresta de várzea, ou que a estrutura funcional de assembleias permanece inalterada entre os tipos florestais. Como a sobreposição de espécies foi relativamente baixa tanto para as espécies terrícolas como para espécies arborícolas, sugerimos que o segundo processo esteja atuando. Ou seja, a estrutura funcional das assembleias de formigas é muito similar entre os tipos florestais e entre os períodos do ciclo sazonal. A figura 10 indica claramente que de forma geral, as assembleias de formigas arborícolas e terrícolas ocupam um espaço funcional similar entre estratos. Esse resultado não é enviesado pela abundância das espécies, já que comparações ponderadas pela abundância relativa das espécies obtiveram os mesmos resultados (Figuras 8 e 9).

Apesar da perturbação elevada na floresta de várzea, nossos resultados sugerem que as assembleias de formigas utilizam recursos similares da floresta de terra-firme. Além disso, os resultados de riqueza taxonômica e funcional sugerem que pode estar ocorrendo grande redundância funcional, tanto na escala do transecto como da assembleia entre os tipos florestais, já que a riqueza funcional permaneceu inalterada mesmo em locais com maior riqueza taxonômica (estrato terrestre das florestas de terra-firme). A redundância funcional ocorre quando várias espécies são morfológicamente semelhantes e provavelmente desempenham funções semelhantes. Esta redundância pode garantir as funções ecológicas mesmo com a diminuição da diversidade de espécies (Rosenfeld 2002; Mouillot *et al.* 2014).

Apesar das análises gerais dos traços funcionais não terem detectado mudanças grandes, os traços morfológicos mostraram diferenças entre tipos florestais que podem estar relacionados com a inundação. Proporcionalmente, as espécies arborícolas maiores foram mais amostradas nas florestas de terra-firme. O tamanho do corpo é considerado um dos atributos funcionais mais importantes porque está relacionado fortemente com a fisiologia, ecologia e história de vida de um indivíduo (Bihn *et al.* 2010; Silva & Brandão 2010). Em relação às formigas arbóreas, esse traço reflete a capacidade das espécies de explorar diferentes recursos, pois quanto maior o indivíduo, mais alto o nível de eficiência energética (Ellington 1999; Yates *et al.* 2014).

É possível que a presença de formigas maiores nas florestas de terra-firme não seja somente pela disponibilidade de mais nutrientes (em comparação a floresta de várzea), mas pela capacidade que estas espécies possuem em explorar diversos recursos. Além disso, acreditamos que a mobilidade das formigas maiores permita o forrageamento das espécies tanto nas árvores, quanto no solo, em áreas menos perturbadas.

A distância entre o olho e inserção da mandíbula, o comprimento da mandíbula e do fêmur foram similares entre períodos e tipos florestais para as formigas arborícolas. O primeiro traço está relacionado com a posição dos olhos, que compromete a visão das formigas em relação as presas. Ou seja, formigas com olhos mais próximos da inserção das mandíbulas podem observar melhor o movimento de suas presas e provavelmente são mais orientadas visualmente (Gibb & Parr, 2013). O comprimento da mandíbula também indica o grau predatório de um indivíduo (Weiser & Kaspari, 2006; Gibb *et al.* 2015), e espécies com mandíbulas maiores possuem melhor desempenho na captura de presas (Fowler *et al.* 2001; Bishop *et al.* 2015). Diferente do que esperávamos, o tamanho do fêmur foi similar entre estratos e períodos. Sabe-se que este traço é um indicador de capacidade de movimento e amplitude de forrageamento (Franks *et al.* 1999; Gibb & Cunningham 2011). Em conjunto, nossos resultados sugerem que fatores como intensidade de predação e nidificação funcionam de maneira similar entre os tipos florestas e períodos do ciclo sazonal nas assembleias de formigas arborícolas.

A variação dos traços funcionais foi diferente para espécies terrícolas. Apesar de esperarmos que as espécies terrícolas seriam menores nas florestas de terra-firme, já que esse tipo florestal oferece uma serrapilheira muito mais complexa e estável que as florestas de várzea (Kaspari & Weiser 1999), o comprimento do mesossoma foi similar entre os tipos florestais para as espécies terrícolas. Nossos resultados sugerem que espécies com tamanho similar conseguem habitar o solo e a serrapilheira de áreas periodicamente alteradas pelo pulso de inundação, assim como áreas menos alteradas como a floresta de terra-firme. No entanto, o comprimento do fêmur das formigas terrícolas foi maior nas florestas de várzea, corroborando nossa hipótese. A serrapilheira das florestas de terra-firme oferece mais recursos e estabilidade para as formigas. Esse estrato está entre os mais diversos nas florestas tropicais (Sioli 1991), mas seus espaços e interstícios podem ser explorados apenas por espécies com pernas relativamente mais curtas (Kaspari e Weiser 1999). Dessa maneira, a ausência de uma serrapilheira complexa nas florestas de várzea funciona como um filtro

ambiental para espécies que nidificam e forrageiam estritamente na serrapilheira, ao mesmo tempo que favorece formigas com pernas relativamente maiores, que possuem alta mobilidade.

Apesar de serem apenas tendências, a distância entre os olhos e as mandíbulas e o tamanho das mandíbulas corroboram com as previsões iniciais. Nossas previsões indicavam que mais espécies predadoras seriam encontradas nas florestas de terra-firme, ou seja, mais espécies com menor distância entre olhos e mandíbulas e com mandíbulas maiores seriam encontradas nesses ambientes. A distância entre olhos e mandíbula em espécies terrícolas foi maior nas florestas de várzea, ou seja, nas áreas inundáveis há presença de espécies com hábitos mais generalistas e menos predatório. Adis & Junk (2002) afirma que invertebrados terrícolas no período próximo a inundação investem mais em nidificação do que em competição por alimento, viabilizando a perpetuação da espécie, e esse processo pode estar funcionando para as formigas. Além disso, provavelmente as espécies presentes na várzea representem formigas que forrageiam no solo, mas se alimentam de néctar extraflorais ou líquidos açucarados nas árvores e arbustos durante o período alagado. A tendência de maior abundância de formigas terrícolas com mandíbulas maiores nas florestas de terra-firme também pode refletir a presença de espécies mais predadoras. Espécies consideradas predadoras têm preferência pela terra-firme principalmente por haver maior diversidade de presas (Adis & Junk 2002).

Em conclusão, temos que ambientes com diferentes condições ambientais alteram as assembleias de formigas, podendo resultar em mudanças morfológicas das espécies, e tais mudanças foram avaliadas neste estudo através da diversidade taxonômica e funcional. Alguns traços funcionais das espécies de formigas são diferentes nas florestas de várzea comparados com as florestas de terra-firme. É bem conhecido que o alagamento periódico filtra espécies de plantas não preparadas para as fortes perturbações causadas pelo ciclo sazonal (Junk 1997; Wittmann *et al.* 2004), e sugerimos que o mesmo está ocorrendo para as formigas arborícolas e terrestres. Uma vez que as formigas arborícolas apresentam corpos maiores nas florestas de várzea e provavelmente sofrendo menos efeito de dissecação, as formigas terrestres exploram melhor os recursos disponíveis no solo das florestas de terra-firme, já que pernas proporcionalmente menores facilitam a locomoção entre os interstícios da serrapilheira. Em geral, a menor diversidade de assembleias de formigas na floresta de várzea sugere que o período de inundação afeta fatores importantes para o

estabelecimento das formigas, como nidificação, dieta e forrageamento, e causa mudanças nos traços morfológicos relacionados a funções específicas das espécies.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adis, J. 1997. Terrestrial invertebrates: Survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. *In*: Junk, W. J. (Ed). *The Central Amazon Floodplain*. Vol. 126. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Germany. p. 299-317.

Adis, J.; Junk, W. J. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology*, 47: 711-731.

Almeida, L. M.; Ribeiro-Costa, C. S. & Marinoni, L. 1998. Manual de Coleta, Conservação, Montagem e Identificação de Insetos. Holos Editora, Ribeirão Preto, 88 p.

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 26(1): 32-46.

Armbrecht, I.; Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. *Science*, 304(5668): 284-286.

Baccaro, F. B.; Feitosa, R. M.; Fernandez, F.; Fernandes, I. O.; Izzo, T. J.; Souza, J. L. P. & Solar, R. 2015. *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. Editora INPA, Manaus, AM. 388pp.

Baccaro, F. B.; Rocha, I. R.; Aguila, B. E. G.; Schietti, J. Emilio, T.; Pinto, J. L. P. V.; Lima, A. P. & Magnusson, W. E. 2013. Changes in ground-dwelling ant functional diversity are correlated with water-table level in an amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 45(6): 755–763.

Ballinger, A.; Lake, P. S. & Nally, R. M. 2007. Do terrestrial invertebrates experience floodplains as landscape mosaics? Immediate and longer-term effects of flooding on ant assemblages in a floodplain forest. *Oecologia*, 152: 227-238.

Barton, P. S.; Gibb, H, Manning, A. D.; Lindenmayer, D. B. & Cunningham, S. A. 2011. Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(1): 301-310.

Bihn, J. H.; Gebauer, G. & Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91(3): 782–792.

Bishop, T. R.; Robertson, M. P.; Rensburg, B. J. & Parr, C. L. 2015. Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography*, 42(1): 1776-1786.

Bobbink, R.; Hornung, M.; Roelofs, J. G. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86(5): 717-738.

Cadotte, M. W.; Carscadden, K. & Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5):1079-1087.

Camarota, F.; Powell, S. S.; Melo, A.; Priest, G. L.; Marquis, R. & Vasconcelos, L. H. 2016. Co-occurrence patterns in a diverse arboreal ant community are explained more by competition than habitat requirements. *Ecology and Evolution*, 6(24): 8907-8918.

Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, 91(1): 151-157.

Cornwell, W. K.; Schilck, D. W. & Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6): 1465-1471.

Cosme, L. H. M.; Schietti, J.; Costa, F. R. C. & Oliveira, R; S. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist*. 1-13.

Davidson, D. W. 1997. The role of resource, imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 153-181.

Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, 23: 484-490.

Davidson, D. W., Cook, S. C. & Snelling, R. R. 2004. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, 139(2): 255-266.

Davidson, D. W. & Patrell-Kim, L. 1996. Tropical Arboreal Ants: Why So Abundant? *Neotropical Biodiversity and Conservation*, 1: 127-140.

Ellington, C. P. 1999. The novel aerodynamics of insect flight: applications to micro-air vehicles. *Journal of Experimental Biology*, 202(23): 3439-3448.

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

Floren, A., Freking, A., Biehl, M., & Linsenmair, K. E. 2001. Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical ant communities. *Ecography*, 24(5): 547-554.

Fowler H. G., Forti, L. C.; Brandão, C. R. F.; Delabie, J. H. C., Vasconcelos H. L. 1991. Ecologia nutricional de formigas. In: Panizzi, A. R.; Parra, J. R. P. (Eds). *Ecologia nutricional de insetos*. Vol. 2 Editora Manole, São Paulo. p. 131-223.

Franks, N. R., Sendova-Franks, A. B., Simmons, J. & Mogie, M. 1999. Convergent evolution, super-efficient teams and tempo in Old and New World army ants. *Proceedings of the Royal Society*, 266:1697-1701.

Gaston, Kevin J. 1994. What is rarity? In: Gaston, K. J. (Ed). *Rarity*. Vol. 13. Springer, Amsterdam, Netherlands. 250pp.

Gauer, U. 1997. The Collembola. In: Junk, W. J. (Ed). *The Central Amazon Floodplain*. Vol. 126. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Germany. p. 351-359.

Gibb, H., & Cunningham, S. A. 2011. Habitat contrasts reveal a shift in the trophic position of ant assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 80(1): 119-127.

Gibb, H., & Parr, C. L. 2013. Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. *Plos One*, 8(5): e64005.

Gibb, H.; Stoklosa, J.; Warton, D. I.; Brown, A. M.; Andrew, N. R., & Cunningham, S. A. 2015. Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? *Oecologia*, 177(2): 519-531.

Gotelli, N. J. & McCabe, D. J. 2002. Species co-occurrence: A meta-analysis of jm diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83(8):2091-2096.

Gronenberg, W.; Paul, J.; Just, S. & Hölldobler, B. 1997. Mandible muscle fibers in ants: fast or powerful? *Cell and Tissue Research*, 289(1): 347-361.

Hess, L. L.; Melack, J. M.; Affonso, A. G.; Barbosa, C.; Gastil-Buh, M. & Novo, E. M. L. M. 2015. Wetlands of the Lowland Amazon Basin: Extent, Vegetative Cover, and Dual-season Inundated Area as Mapped with JERS-1 Synthetic Aperture Radar. *Wetlands*, 35(4): 745-756.

ICMBio. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2011. *Plano de Manejo Reserva Extrativista do Médio Juruá*. Carauari, Amazonas. 202pp.

Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: Junk, W. J. (Ed). *The Central Amazon Floodplain*. Vol. 126. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Germany. p. 3-20.

Junk, W. J.; Bayley, P. B. & Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D. P. (Ed). *Prowetlings of the International Large River Symposium. Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences*, 106(1): p. 110-127.

Junk, W. J. & Piedade, M. T. F. 1993. Biomass and primary-production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, 263(3): 155-162.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Lourival, R.; Wittmann, F.; Kandus, P.; Lacerda L.D.; Bozelli, R. L.; Esteves, F. A.; Cunha, C. N.; Maltchik, L.; Schöngart, J.; Schaeffer-Novelli, Y. & Agostinho, A. A. 2012. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(2): 5-22.

Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, 96(4): 500-507.

Kaspari, M. 2000. Do imported fire ants impact canopy arthropods? Evidence from simple arboreal *pitfall* traps. *Southwestern Association of Naturalists*, 45(2): 118-122.

Kaspari, M. & Weiser, M. D. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, 13(1): 530-538.

Kaspari M. & Weiser, M. 2000. Ant activity along moisture gradients in a neotropical forest. *Biotropica*, 32(4): 703-711.

Klein, R. W.; Maschwitz, U. & Kovac, D. 1993. Flood control by ants: a Southeast Asian bamboo-dwelling *Tetraponera* (Formicidae, Pseudomyrmecinae) bails water from its internode nests. *Insectes sociaux*, 40(1): 115-118.

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1): 299–305.

LaPolla, J. S.; Hawkes, P. G. & Fisher, B. L. 2011. Monograph of *Nylanderia* (Hymenoptera: Formicidae) of the world, part i: *Nylanderia* in the Afrotropics. *Zootaxa*, 3110: 10-36.

LeBrun, E. G.; Moffett, M. & Holway, D. A. 2011. Convergent evolution of levee building behavior among distantly related ant species in a floodplain ant assemblage. *Insectes Sociaux*, 58: 263-269.

Levin, S. A. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems*, 3(6): 498-506.

Lima, R. B. A.; da Silva, J. A. A.; Marangon, L. C.; Ferreira, R. L. C. & da Silva, R. K. S. 2011. Sucessão ecológica de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Carauari, Amazonas. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 31(67): 161-172.

Lima, M. H.; Oliveira, E. G. & Silveira, F. A. 2013. Interactions between ants and non-myrmecochorous fruits in *Miconia* (Melastomataceae) in a Neotropical Savanna. *Biotropica*, 45(2): 217-223.

Longino, J. T. 1991a. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: taxonomy, colony structure, and behavior. In: Huxley, C. & Cutler, D. (Eds.) *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 271-288.

Longino, J. T. 2007. A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the *aurita* group. *Magnolia Press*, 1491: 2-63.

Lopes, M. A. & Ferrari, S. F. 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology*, 14(6): 1658-1665.

Lude, A.; Reich, M. & Plachter, H. 1999. Life strategies of ants in unpredictable floodplain habitats of Alpine rivers (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, 24(2): 75-91.

Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. & Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1):728-740.

Majer, J. D. & Delabie J. H. C. 1994. Comparison of the ant communities of annually inundated and terra-firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux*, 41(4): 343-359.

Manly, B. & Sanderson, J. G. 2002. A note on null models: justifying the methodology. *Ecology*, 83, (2): 580-582.

Martensen, A. C.; Ribeiro, M. C.; Banks-Leite, C.; Prado, P. I. & Metzger, J. P. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology*, 26(6): 1100-1111.

Martins, L. C. B., & Serrão, J. E. 2011. Morphology and histochemistry of the intramandibular glands in Attini and Ponerini (Hymenoptera: Formicidae) species. *Microscopy research and technique*, 74(8): 763-771.

Mason, N. W. H.; de Bello, F.; Mouillot, D.; Pavoine, S. & Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(1):794–806.

Mason, N. W. H.; Mouillot, D.; Lee, W. G.; Wilson, J. B & Setälä, H. 2005. Functional Richness, Functional Evenness and Functional Divergence: The primary components of Functional Diversity. *Oikos*, 111(1): 112-118.

Mertl, A. L.; Wilkie, K. T. R. & Traniello, J. F. A. 2009. Impact of flooding on the species richness, density and composition of amazonian litter-nesting ants. *Biotropica*, 41(5): 633-641.

Milford, E. R. 1999. Ant communities in flooded and unflooded Riparian Forest of the Middle Rio Grande. *Southwestern Association of Naturalists*, 44(3): 278-286.

Moog, J.; Drude, T. & Maschwitz, U. 1997. Flood control by ants: Water-bailing behaviour in the southeast asian plant-ant genus *Cladomyrma* Wheeler (Formicidae, Formicinae). *Naturwissenschaften*, 84: 242–245.

Mouchet, M. A.; Villéger, S.; Mason, N. W. H. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867–876.

Mouillot, D.; Bellwood, D. R.; Baraloto, C.; Chave, J.; Galzin, R.; Harmelin-Vivien, M.; Kulbicki, M.; Lavergne, S.; Lavorel, S.; Mouquet, N.; Paine, C. E. T.; Renaud, J. & Thuiller, W. 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *Plos Biology*, 11(5): 1-11.

Oliveira-Santos, L. G. R.; Loyola, R. D. & Vargas, A. B. 2009. Armadilhas de Dossel: uma técnica para amostrar formigas no estrato vertical de florestas. *Neotropical Entomology*, 38(5): 691-694.

Parr, C. L. & Chown, S. L. 2001. Inventory and bioindicator sampling: Testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation*, 5: 27-36.

Pautasso, M. & McKinney, M. L. 2007. The botanist effect revisited: plant species richness, county area, and human population size in the United States. *Conservation Biology*, 21(5): 1333-1340.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(1): 402-411.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741–758.

Petratis, P. S.; Latham, R. E. & Niesenbaum, R. A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology*, 64(4): 393-418.

Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III: The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia*, 31(1): 26-38.

R Development Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07. <http://www.R-project.org/>.

Ribas, C. R.; Schoereder, J. H.; Pic, M. & Soares, S. M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*, 28(1): 305-314.

Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1): 156-162.

SDS. Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável. 2008. *Resumo Executivo do Plano de Gestão Reserva de Desenvolvimento Sustentável de Uacari*. Carauari, Amazonas, 69p.

Silva, R. R. & Brandão, C. R. F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80(1): 107–124.

Silva, R. R. & Brandão, C. R. F. 2014. Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *Plos One*, 9(3): 1-11.

Sioli, H. 1991. *Amazônia: fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. Editora Vozes, Rio de Janeiro, Brazil. 71pp.

Stork, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35: 321-337.

Tobin, J. E. 1991. A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. In: Huxley, C. R.; Cutler, D. K. (Eds.). *Ant-Plant Interactions*. Oxford Science Publications, Oxford, p. 536-538.

Tobin, J. E.; Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman, M.D. & Nadkarni, N. M. (Eds.). *Forest Canopies*. Academic Press, New York, p.129-147.

Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, *Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais*, Rio de Janeiro.

Violle, C.; Navas, M.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.

Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(2), 2290-2301.

Walker, I. 1990. Ecologia e biologia dos igapós e igarapés. *Ciência Hoje*. 11(64): 45-53.

Ward, J. V.; Malard, F.; Tockner, K. & Uehlinger, U. 1999. Influence of ground water on surface water conditions in a glacial flood plain of the Swiss Alps. *Hydrological Processes*, 13(3): 277-293.

Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In: Agosti, D. J. D., Majer, L., Alonso, E. & Schultz, T. R. (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, The United States, p. 99-121.

Weiser, M. D. & Kaspari, M. 2006. Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology*, 31(1): 131–142.

Wheeler, D. E. 1986. *Ectatomma tuberculatum*: Foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79(2): 300-303.

Wilson, E. O. 1986. The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants. In: Loefgreen, C. S. & Vander Meer, R. K (Eds). *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Vol. 1. Westview Press, Boulder. p.1-9.

Wilson, E. O. & Eisner, T. 1957. Quantitative studies of liquid food transmission in ants. *Insectes sociaux*, 4(2): 157-166.

Wittmann, F.; Junk, W. J. & Piedade, M. T. F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest ecology and management*, 196(2): 199-212.

Yanoviak, S. P. & Kaspari, M. 2000. Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, 89(2): 259–266.

Yates, M. L.; Andrew, N. R.; Binns, M. & Gibb, H. 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, 271(2):1-20.